

RELACIONES ENTRE CARBOHIDRATOS DE RESERVA, AZÚCARES REDUCTORES, CRECIMIENTO Y FENOLOGIA DEL PITAYO DE QUERÉTARO [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]

RELATIONSHIP BETWEEN STORAGE CARBOHYDRATES, REDUCING SUGARS, GROWTH AND PHENOLOGY OF QUERÉTARO PITAYO [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]

Enrique Pimienta Barrios^{1*}, Salvador Mena Munguía², Celia Robles Murguía³ y Eulogio Pimienta-Barrios³

¹ Departamento de Desarrollo Rural Sustentable; ²Departamento de Producción Agrícola, División de Ciencias Agronómicas; ³Departamento de Ecología, División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. 45110, Las Agujas, Nextipac, municipio de Zapopan, Jalisco. Correo electrónico: enriquep@cucba.udg.mx Tel. 01(33) 36 82 07 44.

* Autor responsable

RESUMEN

El pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum] es una especie frutal valiosa para la agricultura de subsistencia en las regiones semiáridas subtropicales de México, principalmente por su tolerancia a sequía. Estudios recientes han generado información sobre los mecanismos y estrategias que esta planta emplea para tolerar la sequía; sin embargo, no se ha considerado el papel que juegan los carbohidratos de reserva y solubles en los mecanismos y estrategias de dicha tolerancia. En este trabajo se examinó la variación estacional de carbohidratos en ramas de *S. queretaroensis*, y su relación con el desarrollo vegetativo y reproductivo de la planta y con las condiciones climáticas. Las mayores tasas de crecimiento primario en ramas de *S. queretaroensis* ocurrieron al final del otoño y no coincidió con el desarrollo de flores y frutos. Los carbohidratos de reserva almidón y mucílago alcanzaron su mayor contenido en ramas de *S. queretaroensis* en la segunda mitad del verano (67 a 265 μ mol de glucosa eq. g^{-1} y 0.035 a 0.22 $g g^{-1}$, respectivamente), y luego disminuyeron. En contraste, los azúcares reductores en ramas de *S. queretaroensis* permanecieron bajos (0.015 a 0.033 $mg g^{-1}$) al empezar el verano, y se incrementaron notablemente (0.025 a 0.132 $mg g^{-1}$) de agosto a octubre. Durante el otoño, el contenido de carbohidratos de reserva en ramas se redujo cuando ocurrió el crecimiento de las mismas y aumentó cuando el crecimiento cesó al inicio del invierno. Los patrones de variación estacional de carbohidratos de reserva y azúcares reductores registrados en ramas de *S. queretaroensis* revelaron su estrecha relación con las principales fases reproductivas y vegetativas. El almacenamiento de carbohidratos durante el verano en ramas de *S. queretaroensis* es esencial para el desarrollo y productividad de esta especie en ambientes semiáridos, debido a que el crecimiento vegetativo y reproductivo coinciden con la estación seca, que empieza al final del otoño y termina al empezar el verano.

Palabras clave: *Stenocereus queretaroensis*, almidón, mucílago, azúcares reductores, fenofases.

SUMMARY

Pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum] is a valuable fruit crop for the subtropical semiarid lands of México, mainly because their tolerance to drought. Recent works on pitayo had generated information related to mechanisms and strategies for drought tolerance; however, these studies did not consider the role of both

reserve carbohydrates and soluble carbohydrates on the mechanism and strategies for this tolerance. In this work we examined the seasonal variation on carbohydrates, and its relation with both the vegetative and reproductive development and with the climatic conditions. The greatest rate of primary stem growth occurred at the end of the Fall, and it did not coincide with flower and fruit development. The reserve carbohydrates, starch and mucilage, reached their highest content in stems of *S. queretaroensis* at the middle of the Summer (67 to 265 μ mol of glucose eq. g^{-1} and 0.035 to 0.22 $g g^{-1}$, respectively); thereafter it decreased. Conversely, reducing sugars remained low in the stems of *S. queretaroensis* (0.015 to 0.033 $mg g^{-1}$) during the early Summer, showing a remarkably increase (0.025 to 0.132 $mg g^{-1}$) from August to October. During the Autumn, the storage of reserve carbohydrates in the stems showed a reduction, which coincided with an increase in stem growth; and it increased at the time when stem growth ceased at the beginning of the Winter. The patterns of seasonal variation on both reserve carbohydrates and reducing sugars recorded in pitayo stems revealed a close relationship with the main vegetative and reproductive phenophases. Carbohydrate storage in the stem during the Summer is essential for the development and productivity of this species in semiarid environments, mainly because the vegetative and reproductive growth occur during the dry season that begins at the end of the Fall, and ends up at the end of the Summer.

Index words: *Stenocereus queretaroensis*, starch, mucilage, reducing sugars, phenophases.

INTRODUCCIÓN

Recientemente han llamado la atención algunas cactáceas que producen frutos comestibles, debido a que tales plantas presentan resistencia a la sequía. Entre éstas sobresalen los pitayos (*Stenocereus* spp.), los nopalitos (*Opuntia* spp.) y el garambullo (*Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console) (Nobel, 1994; Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Mizrahi *et al.*, 1997). Estos recursos genéticos son considerados como cultivos frutícolas potenciales para la agricultura de subsistencia en las regiones semiáridas de México y del mundo. El pitayo de Querétaro [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum] ha emergido como un

cultivo frutícola que requiere poca energía antropogénica y porque sus frutos maduran durante la primavera, que es cuando en el mercado alcanza los precios más altos, en comparación con otros tipos de frutos que se producen en la misma época (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Estas características agronómicas incrementan la viabilidad económica de las plantaciones cultivadas en las tierras semiáridas subtropicales del estado de Jalisco.

El objetivo de este trabajo fue examinar la variación estacional de carbohidratos en ramas de *S. queretaroensis*, y relacionar tal variación con el desarrollo vegetativo y reproductivo, y con las condiciones climáticas, con el fin de entender el papel de los carbohidratos en la tolerancia a la sequía en pitayo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El pitayo de Querétaro es una cactácea columnar que pertenece a la tribu *Pachycereae* de la subfamilia *Cactoideae* (Sánchez-Mejorada, 1973), con un tronco corto bien definido y numerosas ramas en su mayoría verticales y de una altura superior a 8 m. Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en el estado de Jalisco tanto en forma cultivada como silvestre. Esta investigación se efectuó con muestras de plantas adultas obtenidas de una población cultivada de *S. queretaroensis* var. "Mamey", una de las variedades cultivadas más importante de pitayo procedente de la subcuenca de Sayula en el municipio de Techaluta, Jalisco, ubicada a 68 km al suroeste de Guadalajara, entre las coordenadas 20° 05' LN, 103° 32' LW y a una altitud de 1380 m.

Los datos diarios de temperaturas del aire y de precipitación pluvial comprendidos entre los meses de febrero de 1993 a febrero de 1994 se obtuvieron de una estación meteorológica de la Comisión Nacional del Agua, Delegación Jalisco, ubicada en Atoyac (20° 01' L N, 103° 32' L W). Cada 15 días se registró durante el día de las 8:00 a las 19 h, y a intervalos de cada hora, el flujo de fotones fotosintéticos (FFF; sensible a la banda 400 a 700 nm longitud de onda) con un sensor cuántico LI-190S (LI-COR, INC. Lincoln, NE, EEUU), en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conectado a un 'datalogger' LI-1000 (LI-COR, INC. Lincoln, NE, EEUU.).

Registro de las fenofases vegetativa y reproductiva

A partir de enero de 1993 hasta enero de 1994, cada mes en siete plantas de una edad de 30 años se registró mensualmente la tasa de crecimiento axial en cuatro ramas orientadas hacia cada uno de los cuatro puntos cardinales, con la finalidad de obtener un crecimiento promedio de ramas con diferente ángulo de exposición a la radiación

solar. Para medir el crecimiento de las ramas se colocó un flexómetro a lo largo de la rama a partir del último anillo del crecimiento. El estudio de la fenología se hizo en 14 plantas adultas seleccionadas, en las cuales a partir de febrero del 1993 se registraron mensualmente y en forma visual las principales fenofases reproductivas (desarrollo de yemas florales y frutos) y vegetativas (desarrollo de ramas y nuevas raíces). La formación de nuevas raíces o raíces finas, conocidas como "raíces de lluvia" (Gibson y Nobel, 1986), se inspeccionó mediante excavaciones cada 15 d en la rizósfera de las plantas seleccionadas, con el fin de registrar el inicio y cese en la formación de este tipo de raíces.

Extracción de carbohidratos solubles y de reserva

Para estudiar la variación estacional en azúcares reductores, almidón y mucílago presentes en ramas, se eligieron ocho plantas adultas. De éstas se colectaron segmentos de tejido obtenidos de las costillas de ramas ubicadas en los cuatro puntos cardinales, a intervalos mensuales de junio de 1993 a febrero de 1994. En cada fecha de muestreo se colectaron ocho segmentos por planta, dos por cada punto cardinal, con la finalidad de obtener una muestra promedio de ramas expuestas a diferente cantidad de radiación solar, que tenían un área de 6 cm^2 , con una profundidad de 15 mm que contenían cantidades iguales de tejidos de clorénquima y de parénquima almacenador de agua.

Azúcares reductores. Para ambos tipos de tejido se empleó la metodología descrita por Carnal y Black (1989), con algunas modificaciones. A 1 g de tejido fresco se le adicionaron 5 mL de etanol (80 %) y la mezcla se homogeneizó con la ayuda de un politrón Glas-Col. El homogeneizado se colocó en baño maría a 75° C por 5 min; luego se centrifugó a 12 000 g durante 5 min; se colectó el sobrenadante y el precipitado nuevamente se centrifugó. El segundo sobrenadante combinado con el primero fue centrifugado a 27 000 g por 20 min. El sobrenadante resultante fue llevado a un volumen de 25 mL con etanol (80 %). De éste se tomaron alícuotas para evaluar el contenido de azúcares reductores por el método de Somogyi (1952). Los contenidos de azúcares reductores fueron expresados en equivalentes de glucosa (Carnal y Black, 1989).

Almidón. Las muestras de tejido se secaron durante 72 h a 80 °C hasta peso constante. Posteriormente, con un molino Braun se desmenuzó hasta obtener un polvo fino. El contenido de almidón se evaluó de acuerdo con los métodos descritos por Haissig y Dickson (1979) y Hawker y Jenner (1993). A 0.02 g de tejido seco se le añadió 1 mL de la mezcla metanol:cloroformo:agua (12:5:3 v/v) más 4 mL de agua desionizada, y se centrifugó a 2000 g durante

5 min; esta operación se repitió dos veces más, sustituyendo la mezcla metanol:cloroformo:agua con agua desionizada. El sobrenadante se colocó en baño maría (90 °C) durante 2 h y se dejó enfriar a temperatura ambiente. Enseguida se le agregó 1 mL de la enzima amiloglucosidasa (Sigma A-3514) previamente preparada con 10 mL de amortiguador de acetato de sodio 100 mM pH 4.5 más 50 μ L de la enzima. La muestra se incubó a 55 °C en baño maría durante 12 h. Se tomó una alícuota de 10 μ L de la muestra (sobrenadante) y se colocó en tubos eppendorf, para agregarle 50 μ L de agua desionizada más 100 μ L de la mezcla de las enzimas glucosa oxidasa peroxidasa (PGO; Sigma 510-6) y P60-dianizidina díclorada (Sigma 510-50). Se dejó incubar durante 45 min a temperatura ambiente. Finalmente se leyó la absorbancia a 460 nm con un espectrofotómetro Perkin Elmer Lamda Bio 10.

Mucílago. Se realizó de acuerdo con el método empleado por Goldstein y Nobel (1991). A 1 g de tejido seco se le agregaron 10 mL de etanol (80 %) caliente y se agitó en vortex; la muestra se colocó en baño maría durante 10 min a 60 °C con agitación constante; y nuevamente se agitó la mezcla en vórtex y se centrifugó a 2000 g durante 5 min, y enseguida se colectó el sobrenadante. El paso anterior se repitió tres veces, y en las dos últimas sólo se utilizaron 5 mL de etanol caliente. El sobrenadante se colocó en agua caliente (80 °C) con flujo de aire hasta dejar sólo unos cuantos mL sobre el precipitado. Posteriormente se agregaron 30 mL de acetona (80 %) y se dejó reposar la mezcla por 30 min. Se extrajo la acetona con pipeta Pasteur hasta dejar unos cuantos mL arriba del precipitado y se colocó el tubo con la muestra en una estufa (Felisa) de aire circulante durante toda la noche, a una temperatura de 80 °C. Finalmente se registró el peso de la muestra seca con una balanza analítica (Ohaus AS 2600). Se calculó la cantidad de mucílago por diferencia de peso y se expresó en gramos de peso seco.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El clima en la zona de estudio es característico de las regiones semiáridas subtropicales de México (Medina *et al.*, 1998). El promedio mensual de las temperaturas extremas del aire de febrero de 1993 a febrero de 1994 en Techaluta, Jalisco, varió de 8.2 a 17.9 °C durante la noche y de 28.5 a 34.9 °C durante el día (Figura 1 A). El mes más cálido fue mayo, antes del inicio del periodo de lluvias. El total de precipitación pluvial durante el periodo en estudio fue de 628 mm, 99 % de la cual ocurrió de junio a septiembre (Figura 1 A). La estación seca se extendió desde octubre de 1993 hasta febrero de 1994. Los valores promedio por día más altos en el flujo de fotones fotosintéticos (FFF) se registraron durante la primavera (1510 a 1765 μ mol $m^{-2} s^{-1}$) y los más bajos en el verano de 1993

(950 a 1240 μ mol $m^{-2} s^{-1}$), posteriormente se incrementaron de septiembre hasta febrero de 1994 (Figura 1 B). Los valores más altos del FFF durante el día se registraron entre las 13 y 14 h, y variaron entre 1800 y 2000 μ mol $m^{-2} s^{-1}$.

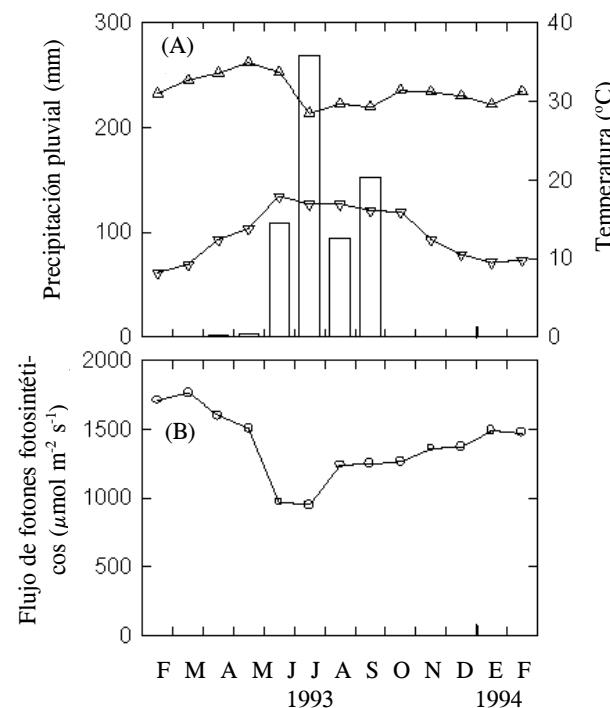


Figura 1. A) Precipitación pluvial mensual (barras), temperatura promedio mensual máxima (△) y mínima (▽) del aire. B) Promedio mensual del flujo de fotones fotosintéticos en Techaluta, Jalisco, México.

Crecimiento primario en ramas y fenología reproductiva

El crecimiento primario en ramas de plantas cultivadas de *S. queretaroensis* inició a mediados del verano (julio), pero la mayor tasa de crecimiento ocurrió al final del otoño (noviembre). La tasa de crecimiento anual de plantas adultas fue de 0.027 cm d⁻¹ y presentó la típica curva sigmoidal con tres fases: logarítmica, lineal y de senectud, sin incluir la fase lenta o "lag!". La fase logarítmica ocurrió durante el verano (julio a septiembre), seguida de la fase lineal, en la que se registraron las mayores tasas de crecimiento y que ocurrió en la segunda mitad del otoño (octubre a noviembre); la fase de senescencia que se caracteriza por una reducción en las tasas de crecimiento, dio inicio al principio del invierno (diciembre) (Figura 2 A).

S. queretaroensis es una planta de crecimiento lento, similar a otras cactáceas columnares que producen frutos comestibles. Sus tasas bajas de crecimiento se han asociado con niveles bajos de nitrógeno, clorofila y algunos micronutrientes (Fe y Mn), incluso en suelos aluviales

profundos (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995), y con niveles bajos de giberelinas (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998). El mayor crecimiento en ramas ocurrió en el otoño cuando las temperaturas mínimas del aire y el contenido de agua del suelo iniciaron su descenso. Esta especie presenta baja plasticidad debido a que aún cuando se le suministre agua, no se afecta marcadamente su elongación de tallos, aunque otros factores ambientales tales como la temperatura y la radiación sean favorables para la fotosíntesis y crecimiento (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

El desarrollo de yemas florales inició a mediados del invierno (febrero) y concluyó al final de la primavera (mayo). El desarrollo de frutos duró 81 días e inició a finales del invierno (marzo), y terminó a finales de la primavera (junio). El desarrollo y crecimiento de raíces nuevas conocidas como "raíces de lluvia", ocurrió en el verano durante la época de lluvias (junio a septiembre) (Figura 2 B).

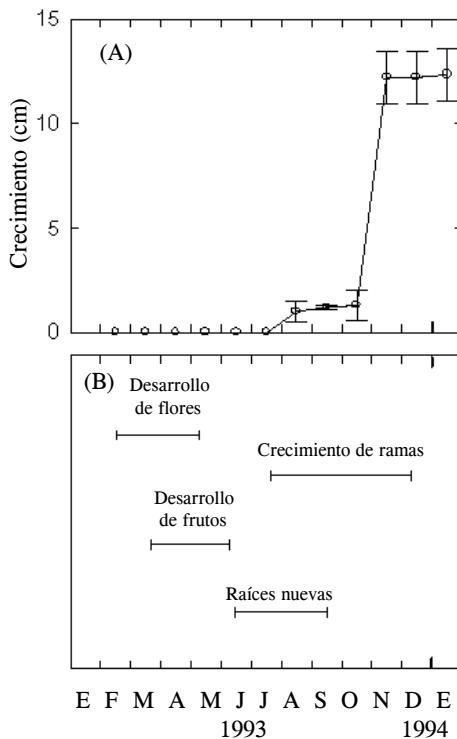


Figura 2. A) Crecimiento primario acumulado en ramas. B) Fenofases vegetativas y reproductivas en plantas cultivadas de *S. queretaroensis*. Techaluta, Jalisco. México. Los datos de crecimiento son medias \pm e.e. ($n = 7$).

Variación estacional de carbohidratos

El almidón y mucílago, considerados como carbohidratos de reserva en plantas, fueron en aumento durante el verano, hasta alcanzar su mayor acumulación en tejido de ramas de *S. queretaroensis* en el mes de agosto; y posteriormente, en otoño (septiembre) ambos carbohidratos de-

crecieron, sobre todo el contenido de almidón (Figuras 3 A y B). El almidón empezó a acumularse de nuevo al finalizar el otoño (diciembre), aunque este incremento fue menos pronunciado que en la estación previa de verano (Figura 3 A). El mucílago también se recuperó nuevamente al final del otoño (noviembre) (Figura 3 B).

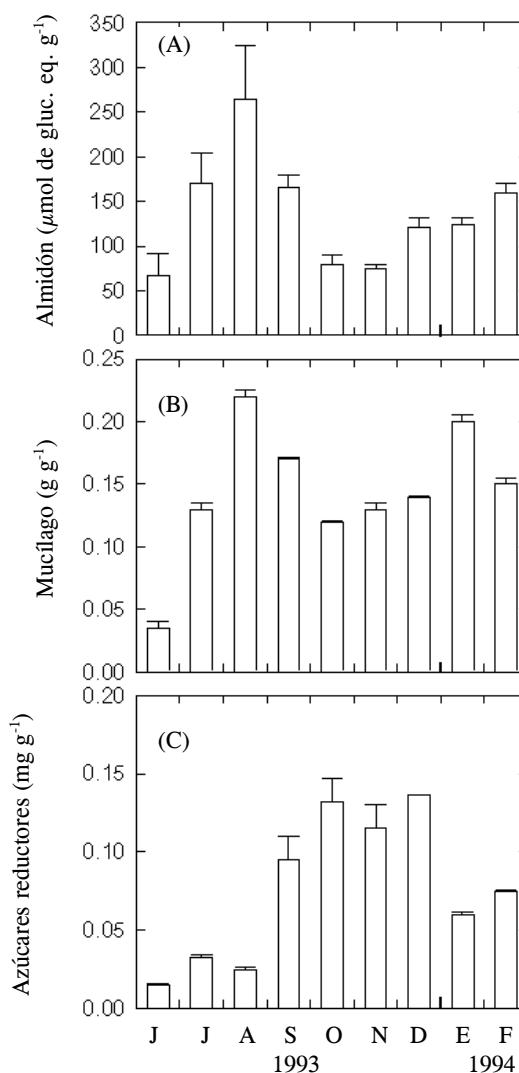


Figura 3. Niveles mensuales de A) Almidón, B) Mucílago y C) Azúcares reductores, en ramas de *S. queretaroensis*. Techaluta, Jalisco. México. Los valores son expresados con base en peso seco. Los datos son medias \pm e.e. ($n = 8$).

Al igual que otras plantas perennes que se desarrollan en un ambiente estacional (Ryugo, 1988; Haddad *et al.*, 1995), el almacenamiento de carbohidratos de reserva (almidón y mucílago) en ramas de *S. queretaroensis* se redujo durante el otoño cuando ocurrieron las mayores tasas de crecimiento primario, y se recobraron cuando éste terminó al empezar el invierno de 1993.

En contraste con el almidón y el mucílago, los azúcares reductores permanecieron bajos durante la mayor parte del verano (junio a agosto), y luego se incrementaron notablemente durante el otoño cuando el contenido de almidón y mucílago es menor; los azúcares reductores volvieron a disminuir durante la primera parte del invierno (enero) cuando el mucílago y almidón estaban incrementándose (Figura 3 C).

La variación estacional de carbohidratos de reserva y de azúcares reductores registrados en ramas a partir del verano de 1993 hasta el final del invierno en 1994, reveló que estos patrones están relacionados con el inicio del crecimiento vegetativo y reproductivo de *S. queretaroensis*.

El comportamiento descrito de *S. queretaroensis* contrasta con el de las plantas perennes caducifolias, porque en éstas los carbohidratos totales en ramas alcanzan su máximo en otoño, y disminuyen rápidamente al inicio de la primavera (Haddad *et al.*, 1995). Esto se debe probablemente a que las fases vegetativa y reproductiva en plantas perennes ocurren durante la primavera y el verano (Kozlowski *et al.*, 1991). En cambio, en *S. queretaroensis* el desarrollo reproductivo y vegetativo no se traslapan, debido a que el crecimiento de ramas ocurre durante el final del verano y el otoño mientras que el crecimiento reproductivo ocurre desde el final del invierno hasta el final de la primavera (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

El almacenamiento de carbohidratos de reserva en *S. queretaroensis* durante el verano fue estimulado por las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis, cuando las ganancias de carbono exceden las demandas para el crecimiento, ya que la formación de raíces nuevas fue el único principal evento fenológico que ocurrió al inicio del verano (Arceta-González *et al.*, 1999), y de esta forma disminuyó la competencia entre los tejidos de demanda de energía.

A pesar que las observaciones a largo plazo de la variación estacional en la acumulación y distribución de carbohidratos han recibido poca atención en plantas que tienen el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), se acepta ampliamente que el almidón es el mayor polisacárido de reserva (Sutton *et al.*, 1981), que abastece de carbono para la síntesis de ácido málico durante la asimilación nocturna de CO₂ (Nobel, 1994). Algunos autores descartan que el mucílago contribuya al almacenamiento de agua en cactáceas (Ting, 1994); sin embargo, otros han demostrado que la capacidad relativa de almacenamiento de agua del parénquima está relacionado con el contenido de mucílago (Nobel *et al.*, 1992). Tal vez el mucílago sirve como un polímero que contribuye al almacenamiento de carbono y también como un compuesto que contribuya al almacenamiento de agua, lo cual facilita la adaptación a la sequía y a las bajas temperaturas durante el invierno en plantas succulentas con metabolismo ácido crasuláceo. Los compuestos con múltiples funciones fisiológicas son comunes en plantas, y el grado en el que un compuesto desempeña una función de almacenamiento depende del ambiente en que se desarrolla la planta (Chapin *et al.*, 1990).

En contraste con el almidón y el mucílago, los azúcares reductores permanecieron bajos durante la mayor parte del verano (junio a agosto), y luego se incrementaron notablemente durante el otoño cuando el contenido de almidón y mucílago es menor; los azúcares reductores volvieron a disminuir durante la primera parte del invierno (enero) cuando el mucílago y almidón estaban incrementándose (Figura 3 C).

La variación estacional de los carbohidratos de reserva y de los azúcares solubles, están relacionadas con el inicio, incremento y disminución del desarrollo vegetativo y reproductivo en pitayo durante la estación seca, lo que sugiere que los cambios en el contenido de ambos tipos de carbohidratos obedece a cambios en las fuerzas de las demandas vegetativas y reproductivas.

Las tasas más altas de crecimiento vegetativo al inicio de la estación seca se asociaron con la reducción de los carbohidratos de reserva e incremento de azúcares solubles, de modo que el incremento en azúcares solubles puede ser una respuesta a la activación de procesos anabólicos relacionados con el crecimiento y el desarrollo vegetal.

La adquisición y el almacenamiento de agua, minerales y carbohidratos durante el verano hacen posible el crecimiento de las ramas durante el otoño, y el desarrollo reproductivo en el invierno y la primavera, estaciones del año en que ocurre el periodo seco. Esto constituye parte de las estrategias de esta especie para adaptarse a un ambiente semiárido.

BIBLIOGRAFÍA

- Arceta-González I E, Eu Pimienta-Barrios, J Zañudo-Hernández, V Olalde-Portugal (1999)** Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum asociada con micorrizas vesículo-arbusculares. Agrociencia 33: 91-98.
- Carnal C W, C C Black (1989)** Soluble sugars as the carbohydrates reserves for CAM in pineapple leaves. Plant Physiol. 90: 91-100.
- Chapin S F, E D Schulze, H A Mooney (1990)** The ecology and economics of storage in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 21: 423-447.
- Gibson A C, P S Nobel (1986)** *The Cactus Primer*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 286 p.
- Goldstein G, P S Nobel (1991)** Changes in osmotic pressure and mucilage during low temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiol. 97: 954-961.
- Haddad Y, D Clair-Maczulajtys, G Bory (1995)** Effects of curtain-like pruning on distribution and seasonal patterns of carbohydrates reserves in plane (*Platanus acerifolia* Wild) trees. Tree Physiol. 15: 135-140.
- Haissig B E, R E Dickson (1979)** Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolysis. Plant Physiol. 47: 151-157.
- Hawker J S, C F Jenner (1993)** High temperatures affect the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. Austr. J. Plant Physiol. 20: 197-209.

- Kozlowski T T, P J Kramer, S G Pallardy (1991)** The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press, San Diego. 657 p.
- Medina G G, J A Ruiz C, R A Martínez (1998)** Los Climas de México. Libro Técnico Núm. 1. INIFAP. Ed. Conexión Gráfica. Guadalajara, Jalisco, México. 103 p.
- Mizrahi Y, A Nerd, P S Nobel (1997)** Cacti as crops. Hortic. Rev. 18: 291-319.
- Nobel P S, J Cavelier, J L Andrade (1992)** Mucilage in cacti: Its apoplastic capacitance, associated solutes, and influences of tissue water relations. J. Exp. Bot. 43: 641-648.
- Nobel P S (1994)** Remarkable Agaves and Cacti. Cambridge University Press, New York. 166 p.
- Nobel P S, Eu Pimienta-Barrios (1995)** Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and seasonal variations in sugar content. Environ. Exp. Bot. 35: 17-42.
- Pimienta-Barrios Eu, P S Nobel (1994)** Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): An ancient and modern fruit crop of Mexico. Econ. Bot. 48: 76-83.
- Pimienta-Barrios Eu, P S Nobel (1995)** Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. J. Amer. Soc. Hortic. Sci. 120: 1082-1086.
- Pimienta-Barrios Eu, G A Hernández, A Domínguez, P S Nobel (1998)** Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semiarid environment, including effects of gibberellic acid. Tree Physiol. 18: 59-64.
- Ryugo K (1988)** Fruit Culture. Wiley & Sons, New York. 344 p.
- Sánchez-Mejorada R H (1973)** Nuevas cactáceas de la Nueva Galicia. Rev. Soc. Mex. Cactología 18: 87-95.
- Somogyi M (1952)** Notes on sugar determination. J. Biol. Chem. 195: 19-23.
- Sutton B G, I Ting, R Sutton (1981)** Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. Plant Physiol. 68: 784-787.
- Ting P I (1994)** Carbohydrate metabolism in cacti: gums and mucilage: In: Proc. 5th Annual Texas Prickly Pear Council. E P Felker (ed). Kingsville, Texas. pp: 7-12.