EL NOPAL TUNERO: DESCRIPCION BOTANICA, USOS E IMPORTANCIA ECONOMICA

Dr. Eulogio Pimienta Barrios

CONTENIDO

1. INTRODUCCION.

2. ORIGEN Y DISTRIBUCION.

3. CLASIFICACION.

4. MORFOLOGIA.

5. BIOLOGIA FLORAL Y MECANISMOS DE POLINIZACION.

6. FECUNDACION DE LA FLOR.

7. MORFOLOGIA Y DESARROLLO DEL FRUTO.

8. GENETICA.

9. FISIOLOGIA.

10. FACTORES QUE AFECTAN LA DISTRIBUCION.

11. COMPOSICION QUIMICA.

    11.1 DEL CLADODIO.

    11.2 DEL FRUTO.

12. USOS E IMPORTANCIA ECONOMICA.

    12.1 FORRAJE.

    12.2 MEDICINAL.

    12.3 MISCELANEO.

    12.4 PRODUCTOS PARA EL CONSUMO HUMANO Y ANIMAL.

13. BIBLIOGRAFIA.

EL NOPAL TUNERO: DESCRIPCION BOTANICA, USOS E IMPORTANCIA ECONOMICA

Eulogio Pimienta Barrios[1]

1. INTRODUCCION

En este escrito se reunen las experiencias obtenidas en el estudio del nopal tunero a través de las siguientes fuentes de información: a) Revisión Bibliográfica; b) Acopio de información obtenida de campesinos y agricultores que realizan actividades relacionadas con el nopal tunero; c) Observación directa y cotejo de ésta, y d) Investigación realizada con esta especie en poblaciones silvestres, de solar y cultivadas.

El artículo se enfoca a la descripción de aspectos biológicos básicos, tales como origen, taxonomía, morfología y anatomía de los componentes de la planta (tallo, hoja, raíz, flor, fruto y semilla), genética, fisiología, ecología, composición química, etc., aspectos que se complementan con un capítulo de usos e importancia económica de las diferentes partes de la planta.

El propósito de este escrito es orientar a los lectores acerca de la importancia que representa esta especie en las áreas académica, de investigación y de explotación comercial.

2. ORIGEN Y DISTRIBUCION

Los nopales tuneros se originaron en la América tropical, en la que probablemente sus ancestros fueron plantas sin espinas. Actualmente se encuentran distribuidos en todo el Continente Americano, desde los litorales hasta el altiplano (Bravo, 1978a). Existen evidencias de que los nopales tuneros fueron cultivados desde 500 años antes de Cristo en Tehuacán, México. En México es común encontrarlo en las planicies áridas del centro y norte del país, creciendo en diferentes climas,

---

[1] Ex-Investigador del Centro de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de San Luis Potosí. INIFAP, SARH. Actualmente Investigador del Departamento de Investigación Científica y Superación Académica de la Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.

suelos, altitudes y tipos de vegetación; también se conoce su existencia en climas subtropicales y tropicales. Sin embargo, en las zonas áridas y semiáridas es donde existe la variación más amplia, por lo cual algunos botánicos consideran a las zonas áridas de México como el centro de origen de los nopales.

El nopal tunero fue llevado por los colonizadores españoles a Europa y de allí se ha introducido a distintas partes del mundo; ahora se le encuentra en condición cultivada y silvestre en España, Portugal, Italia, Argelia, Marruecos, Túnez, Grecia, Israel, Australia, Sudáfrica, Brasil, Argentina, Colombia y Estados Unidos. En algunos países como Australia y Sudáfrica, ha mostrado tan excelente adaptación que es ya considerado como maleza nociva (Britton y Rose, 1963).

La distribución de nopaleras silvestres en México, registra una mayor abundancia en el Centro y Noreste del país. Estas áreas han sido agrupadas por Marroquín *et al.* (1964) en tres zonas: a) Nopaleras del Noreste de México, que incluye el Norte de Tamaulipas, Oriente de Nuevo León y parte de Coahuila; b) Zona nopalera Potosina-Zacatecana, que incluye también partes territoriales de Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Jalisco y Durango, y c) Zona nopalera difusa, en donde la distribución de los nopales está afectada por factores edáficos diversos, los cuales, aparentemente, impiden que lleguen a formarse nopaleras densas. La superficie que ocupan las nopaleras silvestres es cercana a los 2 millones de hectáreas, de las cuales el 50% se localiza en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí y Jalisco.

Las nopaleras cultivadas se han incrementado significativamente en los últimos cinco años. En el año de 1980, se consignó una superficie sembrada de 10 411 ha (D.G.E.A. 1980); para el año de 1987, se estima que esta superficie supera a las 57 000 ha. Los principales estados productores de nopal tunero son Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato, Aguascalientes, México y Nuevo León (Cuadro 1).

Las nopaleras de solar, que constituyen pequeños huertos en la vecindad de las casas en las poblaciones rurales, presentan una distribución amplia en las comunidades rurales de las zonas áridas y semiáridas de los estados de Coahuila, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes y Guanajuato.

Cuadro 1. Superficie sembrada de nopal tunero en la República Mexicana en los años de 1980 y 1987[1].

Estado	Superficie (ha)	
	1980	1987
Zacatecas	3500	13000
San Luis Potosí	2078	9000
Aguascalientes	--	6100
Guanajuato	1333	6084
México	--	5968
Nuevo León	--	5359
Hidalgo	3232	4000
Durango	--	2068
Coahuila	--	1461
Tamaulipas	--	1000
Puebla	--	1000
Querétaro	--	1000
Jalisco	--	1000
Oaxaca	--	367
Sinaloa	268	268
Guerrero	--	300
Tlaxcala	--	130
Baja California Norte	--	52
Superficie Total	10411	57857

[1] Fuente: Dirección General de Economía Agrícola. Comisión Nacional de Fruticultura, Comisión Técnica para el Empleo Rural, e investigación directa.

3. CLASIFICACION

Probablemente la primera clasificación práctica de especies de nopal tunero fue realizada por los Nahuatls, quienes denominaban "nochtli" o "nopalli" a los nopales y añadiendo uno o varios términos al término "nochtli", ayudaban a precisar su clase o tipo. Por ejemplo: "iztlanochtli", se utilizaba para designar los nopales de frutos blancos, "coznochtli", nopal de frutos amarillos; "xoconochtli" nopal de frutos ácidos; "zaponochtli", nopal de tuna mansa, etc.

La palabra "tuna" es de origen haitiano, y fue introducida por los españoles en sus numerosos viajes (Rojas, 1961).

También a través de nombres vulgares se han clasificado los nopales tuneros en los diferentes países en que se ha introducido. En España recibe el nombre de "higo chumbo"; en Francia como "Figuier-indica" o "higo de raqueta", popularizándose después como "higo de las indias", de donde se derivó el nombre científico de *Opuntia ficus-indica*. En Sicilia, Córcega y Cerdeña, donde se ha naturalizado su cultivo, lo llaman el "pan del pobre" y el "manjar de los ricos" (Díaz-Robledo, 1981). En Israel, a la tuna se le denomina "sabra", y se considera como un símbolo distintivo del habitante de este país.

En México, la Dra. Helia Bravo ha dedicado una gran parte de su trabajo científico al estudio de las cactáceas del país y en su obra "Las Cactáceas de México", incluye una clasificación taxonómica de los nopales tuneros, considerando que éstos pertenecen a la familia Cactaceae, subfamilia Opuntioideae, tribu Opuntiae, género Opuntia y subgénero Platyopuntia. El subgénero Platyopuntia o nopales con tallos aplanados, incluye a numerosas especies productoras de tunas; las especies que producen frutos comestibles son: *Opuntia ficus-indica; O. streptacanthae* y *O. lindheimeri*. En plantaciones cultivadas y nopaleras de solar, la especie más común es *Opuntia ficus-indica* y formas híbridas de *O. ficus-indica* y *O. streptacanthae*. En las poblaciones silvestres la especie más abundante es *Opuntia streptacanthae*.

A pesar de que se han realizado estudios de taxonomía en el género *Opuntia*, ésta es aún confusa porque la mayoría de las descripciones se realizaron basándose en un solo ejemplar, sin considerar la variabilidad existente en su habitat original. Esto ha ocasionado diferenciación de especies, que en realidad no son más que variedades, formas geográficas, híbridos, etc. (Bravo, 1978b).

El género *Opuntia* debe su nombre a un pueblo antiguo de Grecia llamado Opus, donde se cree que crecía una planta similar a las cactáceas (Meyer y McLaughlin, 1981).

4. MORFOLOGIA

En las zonas áridas y semiáridas de México, diferentes factores limitan el crecimiento de las plantas. El agua es el principal factor limitante; sin embargo,

otras características ambientales como vientos fuertes y secos, cambios bruscos de temperatura a través del día, deficiencia de nutrimentos en el suelo y la presencia de sales y sustancias tóxicas, agudizan más la falta de agua. La evolución de los nopales tuneros en este tipo de ambientes, en el cual predominan los factores limitantes sobre los favorables, ha conducido a que las diferentes especies del subgénero *Opuntia* desarrollen características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que le permiten adaptarse a tales condiciones adversas.

En el nopal tunero una modificación importante para enfrentar estas condiciones, es la reducción en el tamaño de la lámina foliar y lo efímero de éstas. Las hojas del nopal se diferencian durante el desarrollo de los cladodios jóvenes (brotes tiernos) y después de aproximadamente 30 a 40 días las hojas se desprenden del cladodio y son reemplazadas por las espinas, que son hojas modificadas esclerificadas. La presencia de hojas pequeñas y efímeras contribuye a reducir la pérdida de agua de las plantas por el proceso de transpiración foliar. En ausencia de hojas permanentes, el proceso fotosintético se realiza en los tallos verdes (Benson, 1963).

Otras adaptaciones importantes en esta planta se localizan en la epidermis de los cladodios, que se encuentra revestida de una cutícula gruesa que protege de la evaporación (Conde, 1975). La cutícula no es digestible para organismos pequeños que traten de penetrar en ellos (Gibson y Nobel, 1986). En las células epidermales de cladodios jóvenes se encuentra una capa de cristales de oxalato de calcio (drusas), la que es refractaria y actúa disminuyendo la absorción excesiva de energía luminosa (Jacobsen, 1960). Debido a que el tallo es el principal órgano fotosintético del nopal, su epidermis tiene un número alto de estomas que participan en el intercambio de gases (bióxido de carbono y vapor de agua) entre la planta y la atmósfera.

Debajo de la epidermis de los cladodios se distingue una capa de células de color verde intenso que constituye el tejido de clorénquima, y que debe su color al abundante contenido de cloroplastos en sus células. Este tejido es donde se realiza la fotosíntesis. En la porción interna o central de los cladodios se encuentra un cilindro de células blancas, que deben su color al reducido número de cloroplastos y a la presencia de vacuolas grandes, las cuales ocupan el 95% del volumen celular (Gibson y Nobel, 1986). Técnicamente, a este tejido se le conoce con el

nombre de parénquima medular, siendo su principal función el almacenamiento de agua; este tejido imparte el carácter de suculencia en el nopal.

Tanto en el clorénquima como en el parénquima medular, se diferencian células mucilaginosas que almacenan el mucílago, que vulgarmente se conoce como la "baba" del nopal. Las células mucilaginosas se encuentran también presentes en la cáscara de los frutos, ya que anatómicamente la cáscara se considera como un tallo modificado (Pimienta y Engleman, 1985). Algunos investigadores mencionan que el mucílago es altamente higroscópico y que actúa como elemento de absorción y almacenamiento de agua (Haberlandt, 1965); sin embargo, estudios recientes del metabolismo de carbohidratos en el género *Opuntia*, han revelado que el mucílago no funciona de esta forma (Sutton *et al.*, 1981).

Como ya se ha mencionado, las espinas son comunes en los cladodios del nopal y reemplazan a las hojas pequeñas y efímeras en los estadíos iniciales del desarrollo de cladodios. Las espinas se originan de estructuras vegetativas llamadas areolas, las que se consideran como homólogas de las yemas laterales de un brote (Buxbaum, 1950). Es importante añadir que de las areolas también se diferencian tallos, órganos foliares, glóquidas[1], raíces y flores (Boke, 1980).

Se han sugerido diversas funciones para las espinas. Por ejemplo, se dice que las espinas actúan como una defensa del nopal para evitar ser comido por animales, o como órgano de absorción de agua debido a su habilidad de condensar el vapor del aire. Las espinas, en conjunto con las glóquidas, ayudan a disminuir la tasa de transpiración, debido a que aumentan el grosor de la capa frontera. Otras funciones que se atribuyen a las espinas son la absorción de radiación solar de onda corta, lo que ayuda a moderar los extremos de temperatura diurna en los cladodios. Sin embargo, las espinas también pueden ser un factor adverso, si se considera que pueden reducir la cantidad de radiación que incide en la superficie de tales tallos y como consecuencia se reduce la eficiencia fotosintética de las plantas; es decir, en nopales con mayor frecuencia de espinas en la superficie del cladodio se espera menor actividad fotosintética, lo cual puede reducir la productividad neta de las plantas (Nobel, 1983a).

[1] Las glóquidas son espinas deciduas, delgadas y cortas que tienen barbas y son fácilmente removidas de la areola.

Los nopales tuneros presentan un sistema radical superficial. Esta distribución obedece principalmente al hecho de que el nopal se propaga generalmente por la vía asexual, a través de cladodios enteros o fracciones de éstos. En las plantas que se propagan por partes vegetativas, las raíces pueden originarse de yemas laterales o adventicias, y no se distingue la dominancia de una raíz principal como ocurre en las plantas que se propagan por la vía sexual. En el nopal, las raíces se diferencian a partir de las areolas que se localizan en la porción del cladodio que se encuentra enterrado en el suelo o en contacto con éste. En el caso de cladodios que se siembran en posición vertical, el sistema radical adquiere el aspecto de cabellera faciculada.

Estudios sobre la distribución radical del nopal tunero han revelado que la mayor densidad de raíces se encuentra de 0 a 30 cm de profundidad. Se ha encontrado también que en plantaciones en que periódicamente se aplica estiércol y se realizan prácticas culturales (pasos de rastra), la mayor cantidad de raíces se localiza a una distancia horizontal de la planta de 15 a 65 cm, mientras que en las plantaciones que reciben una menor frecuencia de prácticas culturales se distinguen raíces con longitudes que oscilan entre 4 y 8 m. En el primer caso las raíces son suculentas y poco ramificadas, y en el segundo caso son más ramificadas y de apariencia corchosa (Hernández, 1978).

5. BIOLOGIA FLORAL Y MECANISMOS DE POLINIZACION

Las flores de nopal son hermafroditas, es decir que en la misma flor se encuentran los órganos reproductores de los dos sexos (estambre y carpelo). Aunque en el nopal conocido vulgarmente como "tapón" (*Opuntia robusta*) es frecuente encontrar el fenómeno de dioecia, es decir la presencia de flores unisexuales, ya sea con flores macho o hembra, en las que no se diferencia el carpelo o los estambres (Felipe, 1986) (Figura 1).

El perianto (conjunto de sépalos y pétalos) de la flor presenta cambios en el color durante la apertura y cierre de la flor; en variedades como la "fafayuco", al momento de empezar la apertura el perianto presenta un color rosa claro, y al cerrar se distinguen los colores amarillo y rojo (Rosas, 1984).

Los estambres son numerosos, en cantidades que oscilan entre 480-500 en

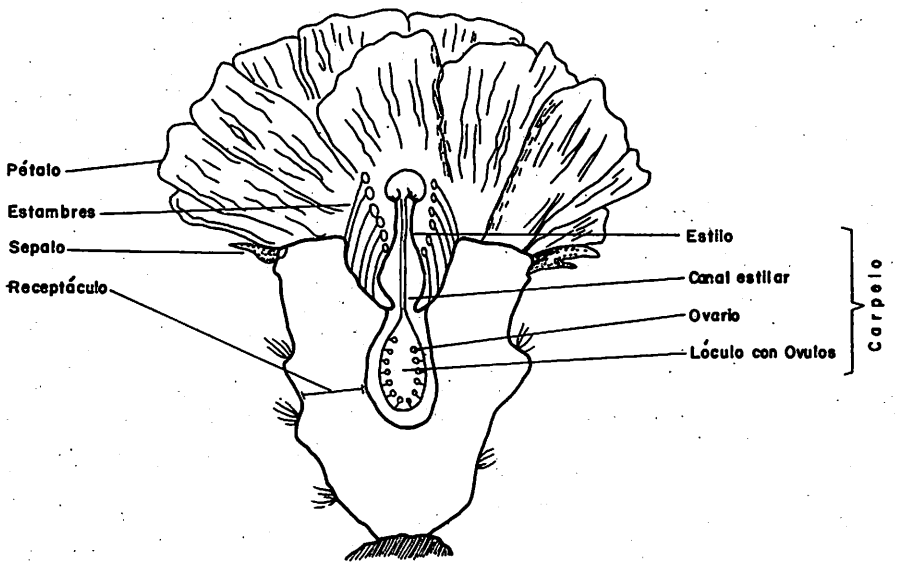


Figura 1. Morfología de la flor del nopal (Opuntia spp)tunero.

Opuntia robusta, y se encuentran insertados en la cavidad receptacular u "ombligo". El estilo es ensanchado en la base y termina en un estigma lobulado amplio; es hueco y presenta un canal con epidermis glandular en la que se desarrollan los tubos polínicos. El ovario es ínfero unilocular y está rodeado por un tejido vegetativo que se interpreta como el receptáculo, el cual a la madurez del fruto constituye la cáscara (Pimienta *et al.*, 1985).

En la cavidad del ovario se diferencian los óvulos, los que se encuentran dispuestos en una placentación parietal (Pimienta y Engleman, 1981).

Las flores se producen por lo general en el borde apical o "corona" de los cladodios de un año, aunque también puede ocurrir formación de flores en la parte plana de cladodios de más de dos años de edad. El que se diferencien flores pequeñas en la parte plana de cladodios de un año de edad, puede ser indicador de que la planta esté afectada por la enfermedad denominada "engrosamiento de cladodios" (Pimienta, 1974).

Por lo general, la floración ocurre durante los meses de abril y mayo en las formas silvestres y cultivadas que se desarrollan en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato y Jalisco. En los estados de México, Hidalgo y Puebla la floración ocurre más temprano (febrero, marzo y abril). En ocasiones aparecen flores aisladas durante el transcurso del verano.

Un aspecto distintivo de la flor de nopal es que ésta es efímera, es decir abre y cierra el mismo día; este comportamiento contrasta con el de la mayoría de las plantas, en que las flores abren y permanecen abiertas hasta que ocurre la abscisión o caída de éstas.

Las flores empiezan su apertura a las 9:00 hr y este proceso dura aproximadamente dos horas, de manera que a las 11:00 hr éstas se encuentran completamente abiertas; el cierre ocurre a partir de las 18:00 hr y éste es rápido, ya que generalmente a las 19 hr las flores se encuentran cerradas (Rosas, 1984).

Después de cerrar la flor, el perianto y el estilo permanecen adheridos a la flor por 2 o 3 días, al cabo de los cuales ocurre abscisión de estas partes, formándose la cicatriz receptacular u "ombligo" del fruto.

Otro aspecto interesante relacionado con la flor de nopal tunero, es el hecho de que su desarrollo floral ocurre en un período relativamente corto. Este proceso requiere de 50 a 60 días y ocurre durante los meses de marzo y abril en los estados de Jalisco, Guanajuato, San Luis Potosí y Zacatecas. En los estados de México, Hidalgo y Puebla ocurre durante los meses de febrero y marzo. Esto da como resultado que la floración y maduración de frutos sea más temprana en los últimos estados citados. La maduración del fruto ocurre en el mismo año en que se inicia el desarrollo floral, lo cual contrasta con otras especies frutales de clima templado (manzano, peral, durazno), que presentan la diferenciación de las yemas florales en el año anterior al desarrollo del fruto. En cambio, el nopal tunero presenta similaridad con el olivo, en el que la diferenciación floral ocurre después del letargo invernal y en el mismo año en que el fruto se desarrolla (Pimienta *et al.*, 1985).

En relación al tiempo requerido para la diferenciación de las partes florales y los gametofitos, se puede mencionar que es relativamente corto, comparado con especies frutales de clima templado que requieren de 7 a 8 meses para diferenciar la flor. La diferenciación rápida de partes florales en nopal es semejante a la de especies frutales creciendo en climas tropicales y subtropicales (Pimienta *et al.*, 1985).

Una similaridad que presenta el nopal con el resto de especies frutales, es que la iniciación floral es inhibida por la aplicación de ácido giberélico. Esta inhibición es acompañada por un incremento en la formación de espinas por areola, lo que permite sugerir que el ácido giberélico, además de inhibir la iniciación floral, causa reversión a la fase juvenil (Pimienta *et al.*, 1985). Esta aseveración se basa en la observación de que plantas de nopal en el estadío juvenil se caracterizan por presentar un número alto de espinas por areola, el cual se reduce cuando las plantas pasan al estadío adulto (Rodríguez, 1982).

Las flores efímeras son comunes en especies de bosques tropicales secos, y aparentemente este comportamiento reduce la pérdida de agua por transpiración de flores, debido a que las flores abren y cierran el mismo día. Es probable que en el caso del nopal tunero la corta apertura de sus flores efímeras, sea uno de los mecanismos que la planta usa para reducir la pérdida de agua. Otra explicación probablemente se relacione con el estigma, que es del tipo húmedo; en este tipo de estigmas la receptividad se reduce cuando prevalecen temperaturas altas y vientos

secos durante la apertura de la flor, condiciones ambientales que son comunes en las zonas áridas y semiáridas, por lo que potencialmente pueden causar desecación del estigma y por consiguiente reducir la germinación de granos de polen (Rosas, 1984).

Las flores abren únicamente un día, aunque en ocasiones algunas flores abren y cierran en dos días consecutivos; este segundo caso no es común y ocurre en un número reducido de la población total de flores. Al empezar la apertura, los estambres se encuentran firmemente agrupados alrededor del estilo, con los verticilos de estambres internos en contacto con la porción basal del estigma; en este momento los estambres se encuentran en una posición inferior con respecto al estilo. Conforme la flor abre, los estambres se expanden axialmente y se separan del estilo; cuando la flor abre completamente, los estambres quedan separados entre sí y del estilo; en este momento el polen depositado en la porción basal del estigma, proviene principalmente de las anteras que se encontraban en contacto con el estigma al empezar la apertura de la flor (autopolinización por contacto) (Rosas, 1984).

Una vez que la flor abre completamente, es polinizada la porción superior del estigma. El origen del polen en la porción superior es diverso, y puede ser debido a la transferencia por insectos de polen de plantas distintas (polinización cruzada), o bien por autopolinización estimulada por el movimiento de los estambres, causada también por insectos en búsqueda de nectarios; éste causa desplazamiento lateral de estambres que induce autopolinización por contacto entre las anteras y el estigma. Se ha observado que factores ambientales como el viento estimulan la autopolinización, al causar movimiento de estambres en flores abiertas; aunque es importante mencionar que el viento puede reducir la actividad de los insectos polinizadores (Rosas, 1984).

El estigma de las flores de *Opuntia* tiene una estructura adecuada para el aterrizaje de algunos insectos, al estar situado en la mayoría de los casos en una posición superior a la de los estambres. Estas flores son visitadas principalmente por coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros, considerándose las abejas y escarabajos como los principales insectos polinizadores en *Opuntia* (Grant y Grant, 1979). Estudios recientes de polinización por insectos, en poblaciones silvestres de nopal tunero en el Altiplano Potosino-Zacatecano, revelaron que el principal polinizador es la abeja de hábitos solitarios (*Diadasia rinconis*)(García, 1984).

Los estambres presentan sensitividad tigmotrópica, ya que se doblan y mueven en respuesta al contacto, y por este motivo los insectos y el viento pueden causar movimientos en ellos. La función de esta sensitividad no está completamente entendida, pero se sugiere que tales movimientos de los estambres facilitan que los insectos se impregnen de granos de polen durante sus visitas a las flores (Grant y Hurd, 1979).

Las observaciones anteriores indican que en los estigmas de flores de nopal ocurre tanto la autopolinización como la polinización cruzada. No obstante, existen diferencias en el tiempo y en el sitio del estigma en que ambos tipos de polinización ocurren. La autopolinización empieza al momento de la apertura (polinización por contacto) y continúa en la flor abierta (autopolinización por insectos y por el viento). La polinización cruzada es llevada a cabo principalmente por insectos (abejas). En ambos casos, el polen se puede depositar en la porción superior del estigma (Pimienta *et al.*, 1985). No se ha cuantificado la importancia del viento en la polinización cruzada.

Un aspecto sobresaliente de algunas especies de nopal tunero, es la ocurrencia de dehiscencia de las anteras antes de la apertura de la flor, y que ha sido clasificado como "cleistogamia preantesis". En este caso, cuando la flor abre la porción basal del estigma se encuentra cubierta con granos de polen, algunos de los cuales ya han empezado a germinar (Rosas, 1984).

6. FECUNDACION DE LA FLOR

Durante la polinización los granos de polen se depositan en el estigma. La germinación de estos granos empieza inmediatamente, de manera que 24 hr después de la polinización es posible observar tubos polínicos desarrollando en la epidermis glandular del canal estilar. Por lo común se encuentra una frecuencia alta de tubos polínicos (300-400) en la porción superior del estilo, pero la frecuencia se reduce hacia la base debido a la inhibición del desarrollo de algunos de los tubos en diferentes posiciones del estilo. Los primeros tubos polínicos llegan a la cavidad locular de la flor 24 hr después de la apertura de la flor, y la mayoría la alcanzan en 48 y 72 hr. La fecundación de los óvulos empieza 48 hr después de la apertura de la flor. Debido a que en una flor se diferencian un número alto de óvulos (250-350), la fecundación es gradual y se prolonga hasta 10 días después de la

apertura. Solamente un tubo polínico penetra en cada óvulo, a través del micrópilo, por lo que es una fecundación del tipo porogámico (Rosas y Pimienta, 1986).

El promedio de óvulos fecundados por flor fluctúa entre 70 y 80%. Por ejemplo, en la forma "fafayuco" se diferencia un promedio de 267 óvulos por flor, de los cuales 229 son fecundados (Rosas y Pimienta, 1986).

Dado que en la flor de nopal se depositan granos de polen derivados de la autopolinización y de la polinización cruzada y además que la fecundación de los óvulos se prolonga hasta 10 días después de la polinización, se puede deducir que en los frutos se forman semillas que potencialmente pueden dar origen a poblaciones homocigóticas y heterocigóticas. Esta versatilidad reproductiva puede representar una ventaja en la adaptación ecológica de esta especie a condiciones ambientales con variaciones anuales bruscas (Pimienta *et al.*, 1985).

En algunas especies de *Opuntia* se ha señalado el fenómeno de poliembrionía nucelar, es decir el desarrollo de embriones asexuales a partir de células somáticas de la nucela (Trujillo, 1986). También se ha informado de la existencia de embriones policotiledonares, aunque aparentemente éstos son debidos a la fusión de dos o más embriones adventicios que se desarrollan dentro de un mismo saco embrional (Tiagi, 1970).

Poliembrionía de origen nucelar, o sea semillas con más de un embrión, se ha detectado en diferentes especies de *Opuntia* (Maheshwari y Chopra, 1955). Esto explica que se desarrollen de dos a tres plantas a partir de una semilla.

7. MORFOLOGIA Y DESARROLLO DEL FRUTO

El fruto del nopal tunero ha sido descrito como una baya unilocular, polispérmica y carnosa, que se origina de una flor con ovario ínfero (Bravo, 1978a), cuyos óvulos están dispuestos en una placentación parietal (Pimienta y Engleman, 1981). El lóculo está circundado por un tejido que se interpreta como el receptáculo. Un estudio reciente sobre el desarrollo de la porción comestible del fruto (pulpa), reveló que ésta se origina de células papilares de la epidermis dorsal de la envoltura funicular y el funículo. La envoltura funicular contribuye con 90% de la parte comestible y el funículo con el 10% (Pimienta y Engleman, 1985).

Otro aspecto relevante es que la envoltura funicular de las semillas abortivas es capaz de desarrollar pulpa al igual que la envoltura de las semillas normales. En un fruto maduro, las semillas abortivas se distinguen por su tamaño pequeño y color café claro, en contraste con las semillas normales que son de mayor tamaño y de color oscuro. Esta observación sugiere que en frutos con una proporción mayor de semillas abortivas, se tendrá un volumen mayor ocupado por la parte comestible. Trabajos de caracterización de poblaciones silvestres y cultivadas de nopal han revelado la existencia de formas de nopal tunero que desarrollan frutos con número alto de semillas abortivas. En los frutos de formas cultivadas y de solar es mayor el número de semillas abortivas, que en frutos de semillas silvestres. También se ha observado que en los frutos con pulpa de color verde claro ("blanca"), es más común encontrar semillas abortivas (Mauricio, 1985).

Estudios comparativos entre la cáscara y el cladodio mostraron que anatómicamente son similares, por lo que se considera a la cáscara (receptáculo) como un tallo modificado (Pimienta y Engleman, 1985). Existe la posibilidad de que en la cáscara de tuna se lleve a cabo actividad fotosintética; sin embargo, aunque se ha detectado fotosíntesis en frutos verdes, ésta no es suficiente para contribuir significativamente al desarrollo del fruto. En cambio, en frutos de café la contribución fotosintética es apreciable (Kramer y Kozlowski, 1979).

La curva de crecimiento del fruto es sigmoide simple, pudiendo ser de ciclo corto, intermedio y largo. En frutos de ciclo corto el período entre floración y maduración oscila entre 120 a 140 días; en los de ciclo intermedio de 140 a 160 días; y en los de ciclo largo es entre 170 y 180 días (Cruz, 1984; Robles, 1987).

Varios estudios han revelado que el fruto de tuna presenta un patrón respiratorio similar al de los frutos cítricos, por lo que ha sido clasificado como un fruto no-climatérico (Alvarado, 1978; Laksminarayana y Estrella, 1978). Esta característica debe tenerse en cuenta en estudios de transporte y almacenamiento de frutos, ya que en general se considera que los frutos no-climatéricos se pueden almacenar por períodos más largos que los climatéricos.

Comparaciones sobre el crecimiento y desarrollo de la cáscara y el lóculo (que al madurar contiene la pulpa), revelaron que durante las primeras 8 semanas después de floración es mayor el crecimiento de la cáscara que el lóculo; posterior

mente el lóculo empieza a expanderse, dando como resultado una disminución en el grosor de la cáscara (Figuras 2 y 3). La síntesis de azúcares empieza a ser detectada cinco semanas antes de la fecha de maduración comercial (Robles, 1987).

Uno de los factores que limitan la aceptación de la tuna para el consumo fresco, es el tamaño y número de semillas que se forman en el fruto. En Chile se ha intentado reducir esta limitante mediante la aplicación de ácido giberélico al momento de la floración. Se argumenta que esta hormona estimula la formación de frutos partenocárpicos (Gil y Espinosa, 1980); sin embargo esta observación es contradictoria debido a que con la aplicación de ácido giberélico se incrementó la proporción de "semillas falsas chicas" (semillas abortivas), lo cual indica que no hubo partenocarpia (formación de frutos sin fecundación), sino que la presencia de "semillas falsas" en tuna es probablemente el resultado de fallas en el desarrollo del embrión, por lo que sería más correcto mencionar que el ácido giberélico estimula el abortado de semillas en desarrollo. Además, las fallas en la fecundación de óvulos impedirían el desarrollo de la parte comestible, ya que la pulpa se forma a partir de la cobertura funicular y requiere el estímulo de la fecundación (Pimienta y Engleman, 1985; Rosas, 1984).

La semilla madura está formada por seis partes: testa, embrión, endosperma, perisperma, cobertura funicular e hilio. La cobertura funicular, además de contribuir en la formación de la pulpa, también se considera una adaptación ecológica que protege a la semilla de la abrasión que produce el suelo, ya que tal cobertura se endurece al madurar la semilla (Flores, 1973).

8. GENETICA

El nopal tunero es una planta que presenta un gran polimorfismo, lo cual se observa al estudiar la variación morfológica en poblaciones silvestres, de solar y cultivadas (Pimienta *et al.*, 1987). Se cree que una de las causas de esta variación es el frecuente flujo genético natural entre las diferentes especies de *Opuntia* (Gibson y Nobel, 1986), ya que en las poblaciones naturales es común la coincidencia en los períodos de floración (Rodríguez, 1981), lo que permite la formación de híbridos. Además, algunas formas de nopal tunero comparten visitadores y polinizadores florales (García, 1984).

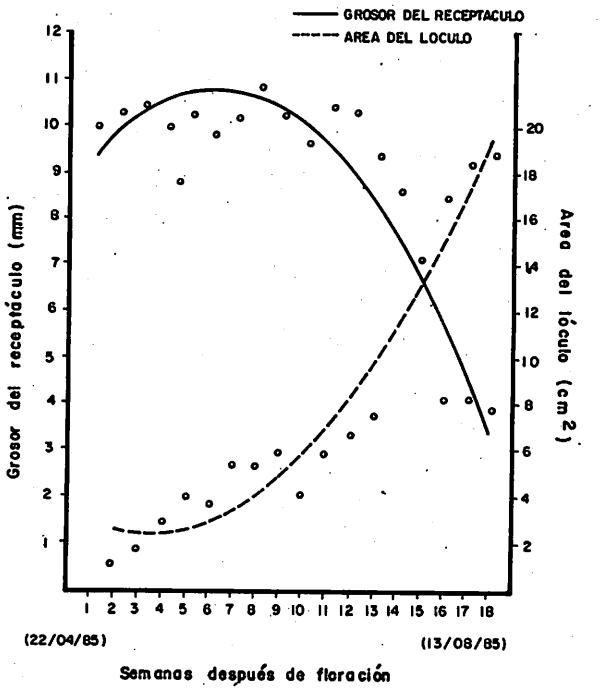


Figura 2. Curvas de crecimiento en grosor del receptáculo y el área del lóculo (Robles, 1987).

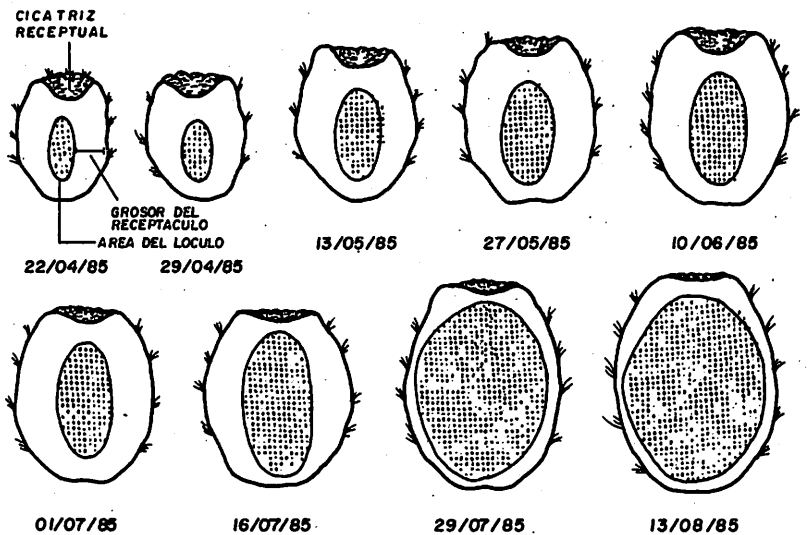


Figura 3. Desarrollo comparativo del grosor del receptáculo y del área del lóculo en frutos de nopal tunero, en diferentes fechas después de floración. (Robles, 1987).

Se considera que el proceso evolutivo que posiblemente han seguido las formas de nopal para diferenciarse, involucra la hibridación entre especies distintas seguida por la poliploidía, lo que dió origen a individuos alopoloides con dos genomas distintos (Brauer, 1976). No es rara la poliploidía en especies vegetales, siendo más frecuente en plantas perennes que en anuales, y es también más frecuente en las de reproducción asexual que en las sexuales (Brewbaker, 1967). Ambas características se combinan en las diferentes formas de nopal tunero.

El número básico de cromosomas en el subgénero *Opuntia* es de n=11 (Weddin y Powell, 1978). Se cree que las primeras especies de *Opuntia* fueron o son diploides; el cruzamiento entre ellas y la duplicación del número de cromosomas dieron lugar a que se generen plantas con un primer nivel de alopoliploidía de 44 pares de cromosomas. Estas, al cruzarse nuevamente con otras especies silvestres (n=11) y duplicarse otra vez el número de cromosomas, originaron el segundo nivel de alopoliploidía con 66 pares de cromosomas. El proceso se repitió al cruzarse las plantas con 66 pares y las silvestres (n=11), dando lugar al tercer nivel de alopoliploidía (n=88) (Brauer, 1976).

Se han encontrado también ejemplos de pentaploides en *Opuntia*, en los que se supone que la propagación vegetativa les ha permitido persistir en la naturaleza, a pesar de su desbalance en constitución cromosómica (Grant y Grant, 1982).

En especies de *Opuntia* colectadas en México se han encontrado niveles de ploidía de 2n, 4n, 6n y 8n (Darlington y Wylie, 1955). Se estima que el 40% de las especies son diploides y el 60% restantes son tanto diploides como poliploides (Lewis, 1980). En general, los nopales tuneros considerados silvestres (tapón, cardón, pachón, etc.) son diploides (2n) o tetraploides (4n); el grado más alto de poliploidía (8n) corresponde a los nopales cultivados (Sosa, 1964). Gibson y Nobel (1986), consideran relevante llevar a cabo estudios citogenéticos extensivos en las poblaciones mexicanas de *Opuntia*, ya que éstas presentan la variación más abundante, lo cual serviría para establecer las bases filogenéticas de este género.

Los nopales con los niveles más altos de poliploidía (6n y 8n) tienen mayor dispersión geográfica que los diploides (2n); de hecho, la mayoría de las variedades de nopal tunero que se han dispersado en Europa, Africa, Australia y Sudamérica corresponden a la especie *Opuntia ficus-indica*, que en la mayoría de sus formas y

variedades son octaploides (Brutsch, 1984).

Por lo general, en las formas con niveles más altos de ploidía, los frutos, cladodios y estomas son de mayor tamaño. Estas diferencias en vigor de las plantas y tamaño de los frutos han sido identificadas por los habitantes de las zonas áridas y semiáridas de México, quienes empíricamente han logrado seleccionar individuos sobresalientes en tamaño de fruto, que han sido la base para el establecimiento de las actuales plantaciones comerciales de nopal tunero. En el Cuadro 2, se presenta un listado de algunas de las principales formas de nopal tunero, en las que se anota su peso promedio de fruto, de porción comestible y no comestible, incluyendo nopaleras cultivadas, de solar o traspatios de casas y silvestres.

Los pesos de fruto anotados en el Cuadro 2 son promedios de muestras de frutos colectados en diferentes tipos de nopaleras, por lo que existen desviaciones extremas de estos pesos; por ejemplo, en la forma denominada "Cristalina"; se han llegado a registrar frutos con más de 300 g.

9. FISIOLOGIA

En este capítulo se discutirán las adaptaciones fisiológicas y bioquímicas que el nopal tunero ha desarrollado para las condiciones limitantes desérticas citadas en capítulos previos.

Una de las adaptaciones más importantes es su proceso fotosintético denominado metabolismo ácido crasuláceo (MAC). Este tipo de fotosíntesis se distingue del de la mayoría de las plantas en que los estomas se encuentran cerrados durante el día y abiertos en la noche, cuando la temperatura y el déficit de presión de vapor son ordinariamente bajos. En la fotosíntesis MAC, el CO_2 del aire es fijado y convertido a ácido málico durante la noche; este ácido se almacena en las vacuolas de las células de la corteza. Durante el siguiente período de luz, el ácido málico es liberado de la vacuola y descarboxilado en el citoplasma para liberar CO_2, el cual es finalmente refijado y reducido en los cloroplastos por medio del ciclo de Calvin. Una de las ventajas de esta ruta metabólica es que se abate la pérdida de agua por transpiración, debido a que los estomas están abiertos en la noche y cerrados en el día (Kluge y Ting, 1978; Whitting *et al.*, 1979) (Figura 4).

Cuadro 2. Variación en el peso promedio de frutos y sus componentes en formas de nopal tunero colectados en nopaleras silvestres, de solar y cultivadas. (Pimienta *et al.*, 1987).

Nombre común de la forma	Peso del fruto (g)	Peso porción comestible (g)	Peso porción no-comestible (g)	
			Cáscara	Semilla
Cristalina[1]	239.5	152.0	79.3	7.9
Pepinillo[1]	190.6	106.7	77.2	6.6
Blanca[1]	178.6	95.5	76.3	4.6
Calabazona[2]	174.9	102.8	65.5	6.1
Fafayuco[2]	166.5	77.0	81.5	6.5
Blanca de Castilla[1]	147.5	75.1	67.5	5.9
Amarilla[1,2]	143.0	79.3	59.8	3.9
Chapeada[1,2]	128.7	62.8	61.1	4.8
Camuesa[2]	128.4	72.6	50.3	5.4
Pelón[1,2]	116.1	58.7	52.3	5.1
Charola[2]	89.5	42.2	44.6	2.7
Pachona[2,3]	61.4	29.4	29.7	2.3
Cardona[3]	59.5	19.7	38.1	1.7

[1] Fruto colectado en nopalera cultivada.
[2] Fruto colectado en nopalera de solar.
[3] Fruto colectado en nopalera silvestre.

Las especies del género *Opuntia* se consideran como plantas MAC obligadas. Esta aseveración está basada en que estas plantas no cambian de metabolismo fotosintético en respuesta a la aplicación de agua de lluvia o de riego (Osmond, 1978).

Una modificación al metabolismo MAC ocurre cuando el déficit de agua es tan severo que los estomas permanecen cerrados en el día y en la noche, evitando la asimilación nocturna de CO_2. En esta condición, el CO_2 producido por la respiración es reciclado a través del mecanismo MAC, de manera que una cantidad moderada de fotosíntesis continúa durante el día (Ting, 1983).

Para ilustrar la eficiencia en el uso del agua por el nopal tunero, en el Cuadro 3 se presentan datos comparativos de un clon de nopal y otras especies vegetales.

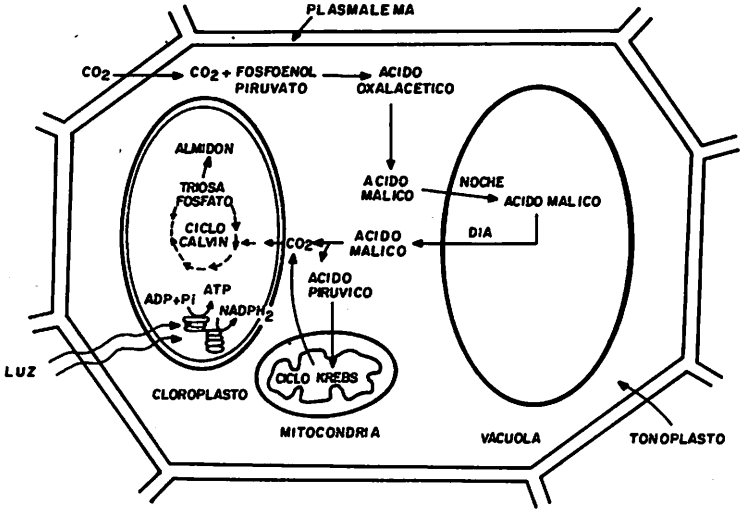


Figura 4. Mecanismos fotosintéticos en plantas MAC. (Kluge y Ting, 1978)

Cuadro 3. Eficiencia en el uso del agua por un clon de nopal tunero y otras especies vegetales (Brutsch, 1984).

Especie		Masa de agua (kg) necesaria para producir un kg de materia seca
Maguey	(*Agave americana*)	93
Nopal	(*Opuntia ficus-indica*)	267
Maíz	(*Zea mays*)	367
Trigo	(*Triticum* sp)	507
Alfalfa	(*Medicago sativum*)	750

Investigaciones realizadas en la República de Sudáfrica relacionadas con el efecto del riego en la producción de materia seca, revelaron que con una precipitación media anual de 178 mm, la aplicación de 76 mm de agua en la primavera incrementó significativamente la producción de materia seca. Estas investigaciones han permitido sugerir que para la crianza de ganado en zonas áridas puede ser más benéfico aplicar los limitados recursos de agua al nopal tunero que a la alfalfa (Brutsch, 1984). Se calcula que la productividad de materia fresca del nopal tunero puede llegar a 50 ton/ha/año en el Norte de Africa y de 93 ton/ha en Brasil (Acevedo *et al.*, 1983). La productividad del nopal puede ser incrementada con la aplicación de fertilizantes químicos y abonos orgánicos (Metral, 1965; Ramírez, 1987).

Considerando que una gran fracción de la superficie de la tierra es árida o semiárida, el cultivo del nopal tunero que requiere de poca o ninguna agua de riego, puede asumir una gran importancia agronómica en el futuro (Nobel and Hartsock, 1984).

La acumulación de ácido málico durante el transcurso de la noche, ocasiona que los cladodios reduzcan su pH; es decir, acidifican los tejidos. Esta acidificación es más intensa en cladodios jóvenes que en adultos, y dentro del cladodio es mayor en el clorénquima que en el parénquima medular. El parénquima medular se considera como un tejido de almacenamiento de agua.

Además de que la acidificación es más intensa en cladodios jóvenes, también se ha registrado que es mayor en las primeras horas del día. El consumo de cladodios

jóvenes por ganado bovino en las primeras horas del día ocasiona diarrea en estos animales. En relación al consumo de cladodios por animales domésticos, se recomienda alimentarlos con cladodios secos antes de que empiece la estación de lluvias (Samish y Ellern, 1975).

En cladodios de dos semanas de edad y en yemas florales, se ha registrado apertura de estomas durante el día e inactividad del metabolismo fotosintético MAC; ello sugiere que en estos órganos ocurre fotosíntesis directamente del ciclo de Calvin (Acevedo *et al.*, 1983).

Otro aspecto interesante del metabolismo MAC, es que la fijación nocturna de CO_2 es más eficiente cuando prevalecen días calientes y noches frías. Por este motivo, el desarrollo de plantaciones comerciales de nopal tunero es más eficiente en localidades con tales características (Nobel y Hartsock, 1984; Gerwick y Edwars, 1978).

Además de su tolerancia a la sequía, las especies del género *Opuntia* se consideran resistentes a temperaturas extremas. La mayoría de los vegetales presentan temperaturas foliares cercanas a las del ambiente en que se desarrollan; en contraste, en especies de *Opuntia* la temperatura de los órganos fotosintéticos llega a ser 15°C superior a la del ambiente, indicando que estas plantas tienen la capacidad de soportar el calor en lugar de evitarlo (Gates *et al.*, 1968).

McDougal y Working (1921) encontraron que brotes jóvenes de *Opuntia* continuaron su alargamiento a 55°C, lo cual constituye un récord de crecimiento en temperaturas altas. Esta capacidad es un reflejo de la estabilidad del sistema metabólico de cactáceas a temperaturas extremas, según indican Sanwal y Krishnan (1961). Estos autores mencionan que las enzimas fosfatasa y aldolasa de *Nopalea dejecta*, alcanzaron su velocidad máxima a 60°C; ello explica que aún en las temperaturas altas que alcanzan las cactáceas en el desierto, sus sistemas enzimáticos operen normalmente.

En el caso de bajas temperaturas, se ha observado también resistencia de estas especies; sin embargo, el grado de resistencia depende del sitio de origen o habitat en el que se desarrollan. Las especies de *Opuntia* que crecen en elevaciones inferiores a 1200 msnm, muestran daños por frío cuando se exponen a temperaturas de -4 a -7°C; por el contrario, las especies que se desarrollan en altitudes mayores

de 3000 msnm soportan temperaturas inferiores a -20°C (Nobel, 1982a).

Las variedades de nopal tunero cultivadas en México presentan diversos grados de susceptibilidad a temperaturas bajas; en general se puede mencionar que la mayoría son severamente afectadas por temperaturas inferiores a -6°C.

La suculencia de estas plantas les ayuda a adaptarse en ambientes con lluvias esporádicas y escasas, debido a su gran capacidad de almacenamiento de agua. Sin embargo, el grosor de los cladodios (pencas) afecta su actividad fotosintética, ya que la radiación fotosintética activa no puede transmitirse a través de la penca. Esta característica contrasta con las hojas de plantas con fotosíntesis C_3 y C_4, cuyas hojas son delgadas y la radiación solar logra penetrar a través del mesófilo; además, las hojas de estas especies son relativamente flexibles y su orientación puede ser cambiada por el viento, mientras que en el nopal los órganos fotosintéticos son fijos y persistentes (Nobel, 1982b).

Se ha observado también que la posición de los cladodios (verticales, horizontales, etc.) influye en su actividad fotosintética. Los verticales generalmente interceptan menos luz que los horizontales. La posición u orientación de los cladodios varía con la latitud y condiciones ambientales en que se desarrolla el nopal. En latitudes superiores a 27°N o 27°S, la orientación de la cara plana de los cladodios es Norte-Sur; en latitudes inferiores a 27° Norte o Sur, la orientación de la cara plana es Este-Oeste (Nobel, 1982b).

Esta diferencia en orientación del cladodio depende también de los meses en que se presenta la precipitación pluvial. Por ejemplo, en Israel o California en donde las lluvias ocurren en el invierno, la orientación Norte-Sur es la más común; en localidades de la República Mexicana, donde la precipitación se presenta en verano, la orientación de los cladodios es Este-Oeste. La orientación de las pencas tiene efectos fisiológicos particulares y en consecuencia en la productividad del nopal tunero, ya que su productividad está frecuentemente limitada por la disponibilidad de luz (Nobel, 1982b).

Las plantas con órganos fotosintéticos fijos, como el nopal, disponen de mecanismos fisiológicos que interceptan mensajes ambientales que les permite orientar sus pencas en crecimiento para que puedan aumentar la intercepción de luz solar

(Nobel, 1982c). Sin embargo, aún cuando la planta orienta algunos de sus cladodios en posición favorable, todavía existen limitantes de disponibilidad de luz, ya que los órganos fotosintéticos además de ser fijos, son gruesos e impiden el paso de luz a las pencas internas. En este caso, las podas de formación deben ser orientadas a lograr un acomodo adecuado para reducir el autosombreado.

El sombreado tiene efectos negativos en la productividad, ya que la luz es necesaria para la diferenciación de yemas florales; además, las pencas sombreadas con el tiempo muestran pérdidas de color, lo que causa reducción en su actividad fotosintética. En otras especies vegetales, los órganos fotosintéticos sombreados presentan abscisión prematura; en las pencas sombreadas del nopal no ocurre abscisión y permanecen en la planta por períodos largos. Por consiguiente, para mantenerse vivas necesitan obtener energía a través de la respiración, utilizando substratos almacenados en la misma penca o bien de otras pencas de la misma planta, por lo que las primeras llegan a ser parásitas de aquellas que son fotosintéticamente activas.

Las condiciones de topografía pueden también afectar la orientación de cladodios terminales. Cuando la topografía bloquea la intercepción de luz en los lados Este-Oeste, la planta cambia la orientación en las caras de sus cladodios a la orientación Norte-Sur; de esta manera la topografía local puede tener influencia en los patrones de orientación, que en todos los casos muestra preferencia por la dirección que maximiza la intercepción de radiación solar (Nobel, 1982a).

El control de la orientación de los cladodios es también una adaptación que reduce el efecto de vientos fuertes, ya que el sistema radical de esta especie es superficial y puede ser sensitivo a los vientos.

Debido también a su sistema radical superficial, estas plantas pueden obtener minerales solamente de la parte superficial del suelo. Además, como los órganos fotosintéticos son fijos y persistentes, con el tiempo se acumulan algunos elementos minerales en los cladodios maduros; el calcio es el que se acumula en niveles más altos (Nobel, 1983b).

Estudios de nutrición mineral con el nopal tunero mostraron que el nitrógeno es el elemento crítico, y que la actividad fotosintética está altamente relacionada con los niveles de N en la planta. Se considera que este elemento mineral puede

ser el que limita más el desarrollo del nopal tunero en el campo (Nobel, 1983b).

10. FACTORES QUE AFECTAN LA DISTRIBUCION

Los habitats en que se desarrollan las especies de nopal tunero tienen las siguientes condiciones en común: 1) Inviernos relativamente benignos; 2) Período seco que coincide con los meses invernales; 3) Lluvias en verano, y 4) Precipitación media anual que oscila entre 200 y 650 mm. Sin embargo, algunas especies de nopal tunero se han naturalizado en países con lluvias invernales (Italia, Israel y Sudáfrica).

Es evidente por la distribución del nopal tunero en el mundo, que esta especie presenta un amplio grado de adaptación ecológica, aunque un factor común en las áreas en que se ha establecido es el grado de aridez. Algunas especies de nopal tunero ocurren en las zonas áridas de Sudamérica, Australia, Sudáfrica, India, Nueva Caledonia, Madagascar, Islas Mauritanas, Norte de Africa, Crimea, Sicilia, Islas Galápagos, Las Bahamas, Fiji, Hawaii y Arabia Saudita (Meyer y McLaughlin, 1981).

En Arabia Saudita, el nopal tunero se desarrolla en grandes cantidades en las regiones montañosas que presentan una precipitación media anual de 100 mm, con una temperatura durante el año que varía entre 16 y 30°C (Sawaya *et al.*, 1983). En Sudáfrica prospera con precipitaciones de 360 a 670 mm y una temperatura promedio anual de 14 a 18°C y una mínima de 6 a 10°C (Brustch, 1984). En Argentina, Chile y Túnez se cultiva nopal tunero en localidades que presentan una precipitación media anual de 300 mm. En Chile las plantaciones cultivadas reciben riego tres veces al año; cada riego equivale a 80 mm de precipitación pluvial (Gibson y Nobel, 1986).

En México, la explotación de variedades comerciales se localiza en regiones con precipitación pluvial que oscila entre 400 y 600 mm, con una temperatura media anual de 18 a 20°C y altitudes que varían de 1500 a 2500 msnm. Se ha intentado el establecimiento en localidades con precipitación pluvial anual inferior a 300 mm, pero se han registrado problemas en su establecimiento y desarrollo por sequía, que son agudizados por los daños causados por la fauna silvestre (roedores y lagomorfos) ya que la misma sequía reduce la disponibilidad de especies vegetales para su alimentación.

También las temperaturas bajas (-6 a -8°C) afectan el establecimiento y desarrollo de las especies cultivadas de nopal tunero. Por el contrario, las especies consideradas como silvestres ("cardón", "tapón", "chaveño", "cascarón") se desarrollan satisfactoriamente en localidades con precipitación de 300 a 400 mm, y son menos susceptibles a las temperaturas bajas en invierno.

Experiencias con la introducción del nopal tunero en Sudáfrica muestran que esta especie ingresó a este país por el Suroeste del Cabo, región en que la precipitación pluvial se presenta en invierno. Posteriormente, esta especie se trasladó a la parte Este en que prevalecen inviernos secos y veranos húmedos; en estas condiciones las plantas se tornaron más agresivas en su diseminación, por lo que fueron consideradas como nocivas por los ganaderos de la región (Brutsch, 1984). Esta observación muestra claramente lo favorable que es para el desarrollo del nopal la presencia de lluvias en el verano.

Las condiciones climáticas que prevalecen en México, colocan a nuestro país como el que alberga la mayor cantidad de especies, las que se encuentran distribuidas en las planicies áridas del Centro y Norte del país, y que se sitúan en Los estados de Coahuila, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato, Hidalgo, Chihuahua, Durango y Aguascalientes.

La dispersión en otros países es limitada por la latitud y altitud, sobre todo donde hay presencia de temperaturas bajas en los meses de invierno. Sin embargo, se han registrado unas cuantas poblaciones del género *Opuntia* en los paralelos 40 y 42 de Norteamérica.

El nopal tunero se adapta a suelos coluviales con profundidades entre 20 y 40 cm, a texturas medias (migajón-arcilloso; migajón-arenoso) y con valores de pH que oscilan entre 5.0 y 7.5. Por lo general, en los suelos en que se desarrolla el nopal tunero el porcentaje de materia orgánica es bajo (1 a 2), aunque se ha observado que los niveles altos de materia orgánica favorecen el desarrollo y productividad del nopal tunero (Mondragón y Pimienta, 1987). También se ha observado que no se desarrollan satisfactoriamente en suelos calcáreos que reducen su crecimiento, ni en los de textura arenosa donde las plantas son más sensitivas a sequías prolongadas (Pimienta, 1986).

11. COMPOSICION QUIMICA

11.1 Del cladodio

El cladodio se caracteriza por tener un contenido de agua que oscila entre 88 y 91%, siendo mayor el porcentaje en cladodios jóvenes que en adultos. El contenido de materia seca fluctúa entre 9 y 12%. Del total de materia seca, 4% es proteína, 1.8% es grasa, 9.2% es fibra gruesa y 18% son cenizas. En cladodios jóvenes se encuentran porcentajes más bajos de materia seca, pero superiores de proteína. En relación a la composición mineral, es notable la acumulación de calcio, llegando a registrarse porcentajes que van de 5 a 9.5%. Otros elementos minerales que se han identificado, son fósforo (0.21%), sodio (0.05%) y potasio (1%) (Nobel, 1983b; Crosta y Vechio, 1979; Crosta y Tallarico, 1981). El contenido de calcio se incrementa con la edad; por ejemplo, es tres veces más alto en cladodios de un año, que en cladodios de siete meses (Gibson y Nobel, 1986).

11.2 Del fruto

En el fruto el componente de mayor proporción es el agua (85-90%). El resto lo constituyen una gran diversidad de compuestos que se enlistan en el Cuadro 4.

El contenido de vitamina C en la pulpa presenta cerca de la mitad del registrado en frutos de especies que se consideran ricos en esta vitamina, como naranja y limón, y es superior al de cereza (Delgado, 1985).

El porcentaje de sólidos solubles totales es similar y en algunos casos superior al de frutos como chabacano, manzano, cereza, ciruelo, fresa, frambuesa y durazno. La mayoría de los azúcares son reductores, predominando glucosa y fructosa presentes en una proporción de 60:40 (60% glucosa y 40% fructosa) (Delgado, 1985; Brustch, 1984).

El valor calorífico es de 47.3 Kcal/100 g de pulpa (3.9 Kcal/g en base a peso seco), el cual se aproxima al de la sacarosa pura (Sawaya *et al.*, 1983).

Una evaluación reciente en 67 formas de nopal tunero colectadas en el Altiplano Potosino-Zacatecano y estados circunvecinos (Delgado, 1985), reveló una amplia

variación en la composición química de la pulpa y semillas. El porcentaje de sólidos solubles totales varió de 10 a 15%; el de azúcares reductores de 3.9 a 9.2. El pH osciló entre 6.4 y 7.1. Se encontró también variación amplia en el contenido de ácido ascórbico que llegó a alcanzar valores de 41.0 mg/100 g de pulpa. Al respecto, es importante indicar que los valores más altos se registraron en tunas con pulpa de color verde claro, conocidas vulgarmente como blancas, aunque en algunas amarillas y rojas como el "tapón", también se registraron concentraciones altas. Se encontró que en los frutos de color blanco se sintetiza y acumula clorofila en la pulpa, la que imparte un sabor desagradable que vulgarmente se menciona como "sabor a pasto" (Cuadro 5).

Cuadro 4. Composición química de la pulpa de tuna.

Compuesto químico	Cantidades
Agua	85-90%
Porcentaje de sólidos solubles totales	12-17%
Azúcares totales	10-17%
Azúcares reductores	4-14%
Proteína	1.4-1.6%
pH	5.3-7.1
Grasas	0.5%
Acidez titulable (% ac. cítrico)	0.01-0.12
Acido ascórbico (vitamina C, mg/100 g)	4.6-41
Viscosidad (40°C)	1.37 cps
Triptófano	8.0 mg/100 g proteína
Calcio	49 ppm
Fósforo	38 ppm
Hierro	2.6 ppm
Vitamina A	0.02 ppm
Tiamina	0.02 ppm
Riboflavina	0.02 ppm
Niacina	0.20 ppm

En términos generales, el valor nutrimental de la tuna se compara favorablemente con frutos como la manzana, pera y naranja debido a que tiene un contenido ca-

lorífico relativamente alto y además es buena fuente de vitamina C (Brutsch, 1984).

Cuadro 5. Composición química de la pulpa en forma de nopal (*Opuntia* spp) tunero (Delgado, 1985).

Nombre común de la forma	Color pulpa	Sólidos solubles totales (%)	Azúcares reductores (%)	pH	Clorofila (µg/g)	Vitamina C (mg/100 g)
Serrana	Blanca	14.7	8.7	6.5	3.8	41.9
Blanca	Blanca	13.4	8.3	6.7	3.7	20.9
Chapeada	Blanca	13.9	8.1	6.7	3.3	20.3
Apastillada	Blanca	14.8	8.6	6.7	4.1	11.5
Pelón-blanco	Blanca	13.6	6.9	6.9	8.9	7.6
Fafayuco	Blanca	14.8	6.5	6.8	3.5	27.4
Mazuda	Blanca	15.2	5.9	5.4	0.0	19.5
Cristalina	Blanca	14.5	9.6	7.0	4.5	21.4
Burrona	Blanca	12.6	6.8	6.8	7.9	9.9
Pepinillo	Blanca	14.0	9.1	7.1	4.4	19.3
Papantón	Blanca	12.9	8.9	6.8	6.9	20.3
Amarilla	Amarilla	13.0	9.0	6.6	0.0	11.1
Naranjona	Amarilla	13.7	9.2	6.5	0.0	21.9
Pelón-rojo	Roja	13.4	7.1	6.5	3.3	15.4
Pachona	Roja	13.8	8.1	6.8	0.0	17.4
Tapona	Roja	10.1	8.3	6.5	0.0	26.7
Cardona	Roja	13.6	7.7	7.0	0.0	12.8
Carmesí	Morada	14.2	3.9	6.6	0.0	9.1
Morada	Morada	14.4	8.6	6.7	0.0	0.0

Las semillas constituyen del 5 al 10% del volumen del fruto y el análisis de su composición química ha revelado la presencia de aceite y proteína. Los principales ácidos grasos son linoleico (50-77%), oleico (12-22%), palmítico (8-14%), y esteárico (0.6-2.6%), por lo que el aceite de la semilla de tuna es semejante en calidad a los aceites comestibles de soya y cártamo. Los porcentajes más altos de aceite se registraron en frutos de nopales silvestres ("tapón y "cascarón"). El porcentaje de proteína en la semilla varía de 6 a 11% (Cuadros 6 y 7), y también es

Cuadro 6. Porcentajes de aceite, proteína y humedad en semillas de frutos de formas de nopal tunero (Pimienta *et al.*, 1987).

Nombre común de la forma	Tipo de nopalera	Aceite (%)	Proteína B.S. (%)	Humedad (%)
Tapón	silvestre	20.0	8.6	5.9
Cascarón	silvestre	18.7	10.7	7.2
Bola de masa	solar	15.9	8.2	7.2
Fafayuco	solar	14.4	8.3	10.4
Amarilla pachona	solar	13.8	9.2	6.2
Charola	solar-silvestre	13.2	8.1	5.8
Calabazona	solar	12.5	9.1	9.6
Mieluda	solar	11.4	9.9	8.8
Chapeada	solar	10.3	9.2	7.0
Amarilla	cultivada	9.8	8.6	6.8
Liso-Pelón	cultivada	8.4	6.5	8.8
Burrona	cultivada	6.3	6.2	7.8

Cuadro 7. Porcentaje de aceite y composición de ácidos grasos en semillas de frutos de formas de nopal tunero (Pimienta *et al.*, 1987).

Nombre común de la forma	Aceite (%)	Acidos grasos (%)			
		Palmítico	Esteárico	Oleico	Linoleico
Amarilla	9.5	10.0	1.1	14.1	74.8
Blanca	8.6	10.5	1.3	13.7	74.5
Chapeada	8.6	8.9	1.1	14.9	74.9
Cardona	10.7	13.2	2.4	23.4	61.1
Apastillada	7.3	14.3	0.9	16.1	68.7
Pelón-blanco	6.8	14.9	0.6	14.1	70.7
Liso-pelón	8.7	10.9	0.7	11.2	77.1
Pachona	11.3	13.2	2.5	17.6	66.7
Roja	6.2	8.9	0.7	12.9	77.3
Tapona	12.1	15.6	2.4	22.2	59.8
Fafayuco	13.1	12.1	2.6	17.8	67.4
Mazuda	10.1	14.5	0.7	15.9	68.9
Morada	6.5	8.6	1.3	21.9	68.3
Calabazona	10.3	14.4	0.9	17.3	67.4
Papantón	8.7	13.2	2.1	17.5	67.2

más alto en frutos colectados de nopaleras silvestres.

En adición a los ácidos grasos, se encontraron los siguientes componentes: sólidos totales (96.4%), cenizas (1.6%), fibra cruda (59.3%) y extracto no protéico (13%).

12. USOS E IMPORTANCIA ECONOMICA

12.1 Forraje

En áreas marginales para la agricultura tradicional, el nopal tunero se utiliza como suplemento alimenticio para el ganado. En las zonas áridas y semiáridas de México el nopal es considerado como un forraje de emergencia, cuando otros escasean debido a la falta de humedad (Barrientos, 1969; Flores y Bauer, 1977). En Brasil, el ganado bovino es alimentado con brotes frescos de nopal mezclados con tortas de algodón (Metral, citado por Kluge y Ting, 1978). En Italia se ha encontrado que el uso de cladodios de nopal complementado con otras especies forrajeras, puede ser una base importante para la alimentación del ganado bovino en zonas áridas, especialmente para el criollo (Crosta y Tallarico, 1981).

En cambio, en otros países como Estados Unidos, Sudáfrica y Australia, el nopal es considerado como una planta nociva, detrimental para la salud del ganado; aunque en ellos también se han registrado casos del efecto benéfico de esta especie en la ganadería. Un ejemplo es la sequía que se presentó en el estado de Texas de la Unión Americana en los años de 1949 a 1956, período en el que gracias a la utilización de poblaciones silvestres de *Opuntia* para proporcionar forraje y humedad al ganado, se evitaron daños severos. A partir de esta experiencia, los rancheros texanos se han mostrado renuentes a apoyar proyectos de eliminación de esta especie previendo futuras sequías (Meyer y McLaughin, 1981). Recientemente, Russell y Felker (1985), enfatizaron la importancia del nopal como forraje de emergencia para el Sur de Texas, considerando que en períodos de sequía reduciría el sobrepastoreo de los pastizales.

En los últimos años, Sudáfrica ha tendido a cambiar su política de considerar al nopal como una planta nociva, y se está apoyando oficialmente el establecimiento de plantaciones de nopal tunero sin espinas, como ayuda o suplemento forrajero en

las zonas áridas y semiáridas, ya que éste es menos nocivo para el ganado (Brutsch, 1984).

Una de las experiencias más interesantes en las zonas áridas de Sudáfrica, es la observación de que la necesidad del ganado bovino y ovino de caminar grandes distancias para obtener agua, puede ser evitada colocando nopales tuneros sin espinas en sitios estratégicos. Experiencias con borregos merinos, indican que fueron capaces de no beber por un año si tenían acceso a suministros de cladodios frescos de nopal tunero. Reconocen, sin embargo, que el nopal tunero no puede satisfacer los requerimientos nutricionales de los borregos, y que los forrajes suplementarios son necesarios (Brutsch, 1984).

Investigaciones realizadas en México por Flores y Bauer (1977), muestran que el nopal es un forraje tosco con gran contenido de agua y pobre en materia seca, pero que por su energía digestible puede ser considerado al mismo nivel de los forrajes toscos de la época seca del año, tales como pajas y rastrojos. Estos autores, apoyados en un estudio de formulación de raciones de costo mínimo, concluyen que el nopal es un forraje que puede formar parte de raciones para alimentar oyejas, corderos y vaquillas en desarrollo, pero que no se recomienda para vacas lecheras en producción.

Barrientos y Flores (1970), en pruebas de aceptación de alimentación de borregos, encontraron que éstos aceptaban el nopal, notándose una mayor preferencia a consumir *Opuntia ficus-indica* en lugar de *Opuntia robusta*.

En casos aislados se ha registrado el uso de la tuna para alimentar ganado bovino, aparentemente con resultados satisfactorios; de hecho el consumo de la tuna por el ganado ocurre en forma natural cuando los animales comen los frutos maduros que se desprenden de la planta. Existen informes en la literatura de que los frutos tienen una acción purgante benéfica para remover parásitos gastrointestinales. Sin embargo, también se menciona que la alimentación continua con tuna dá como resultado inflamación del tracto gastrointestinal, probablemente debido a las espinas, pero no se descarta que esta inflamación sea debida a cristales de oxalato de calcio que se encuentran en la pulpa de la tuna.

12.2 Medicinal

Meyer y McLaughlin (1981) realizaron una revisión sobre usos medicinales de diferentes especies del género *Opuntia*; de esta revisión se presentan a continuación los aspectos más sobresalientes.

El fruto se utiliza como cataplasma por las poblaciones nativas y de origen europeo en Sudáfrica; también en este país se menciona que la pulpa hervida con agua y complementada con azúcar, se utiliza para tratar casos fuertes de tos. Los cladodios se utilizan para sanar heridas y los extractos de cladodios son útiles para el tratamiento de úlceras estomacales y micciones ardientes. Una mezcla de cladodios, zacate grama (*Paspalum* sp) y madera de fresno se utiliza para elaborar expectorantes.

Los indios Seri de Sonora, acostumbran el uso de la pulpa para tratar niños con diarrea persistente. Se ha encontrado que el mucílago presente en la pulpa del fruto tiene acción laxativa, y por eso en Hawaii se utiliza con este propósito.

En Sicilia se elabora un té de flores de nopal tunero que es utilizado para el tratamiento de problemas renales. Una pasta de flores secas se aplica en la piel para curar el sarampión.

En México y Hawaii se usa la preparación de bebidas en agua y partes de cladodio para mujeres con dificultades en el parto.

Investigadores modernos han estado intrigados con el uso del nopal para tratar la diabetes y se ha descrito el uso de esta planta con pacientes diabéticos en Australia, México y Sudáfrica. Se ha comprobado que el uso del nopal es de algún valor en casos ligeros o benignos de diabetes, aunque es importante aclarar que no libera al paciente de esta enfermedad ni de las restricciones diabéticas que debe llevar.

En 1970 se registró una patente francesa de un medicamento para el tratamiento de diabetes, el cual contiene coubar, flores de limón amargo y frutos de *Opuntia*.

El análisis de la composición química de un extracto antidiabético preparado

con extractos de las especies *Opuntia ficus-indica* y *O. vulgaris*, reveló que consistía de azúcares reductores, principalmente glucosa. Esto es sorprendente debido a que la glucosa está estrechamente asociada con esta enfermedad.

Trabajos recientes indican que el factor antidiabético activo en cactáceas y otras xerófitas, es un compuesto que presenta características y propiedades de una saponina.

Estudios realizados en México por el Instituto Mexicano del Seguro Social, han mostrado que la administración en ayunas de cladodios de nopal a individuos sanos o diabéticos causa disminución de glucosa. En los individuos sanos produjo menor elevación de glucosa y de la insulina sanguínea. No ha sido posible determinar el principio activo del nopal que tiene acción sobre el metabolismo de los glúcidos, aunque la reducción de glucosa e insulina observada en estos estudios ha llevado a sospechar de una mayor sensibilidad a la insulina inducida por la ingestión del nopal (Fernández-Harp *et al.*, 1984).

En una investigación extensiva del uso de plantas para el tratamiento de cáncer se encontró que algunas especies de *Opuntia* se usan para este fin en Sudáfrica, Las Antillas, Argentina, Carolina del Sur y Nevada; sin embargo, las investigaciones de laboratorio con ratones no han producido resultados satisfactorios.

12.3 Misceláneos

La grana (*Dactylopius coccus*) es un insecto parásito del nopal, que constituye una fuente indirecta de un pigmento o tinte llamado carmín. En la época colonial, este colorante ocupó el tercer renglón de exportaciones en México, después del oro y plata. Durante el período tolteca, alrededor del siglo X, se utilizó para colorear textiles, esculturas, edificios murales y códices. Por diversas razones, el cultivo de la grana fue desplazado a otros países; a últimas fechas existe una demanda cada vez mayor de este colorante para su uso en la industria alimentaria y de cosméticos, especialmente en la producción de lápices labiales, aunque también se puede utilizar en la industria del vestido, de la pintura y en la industria farmacéutica (Kluge y Ting, 1978; Bravo y Piña, 1979).

A nivel experimental se han verificado las propiedades absortivas de la pulpa

de pencas de nopal, las que pueden ser empleadas en la purificación de agua para beber y lavar. Este procedimiento se utilizó en poblaciones indígenas de Estados Unidos, quienes simplemente abrían los tallos en su parte media y los vaciaban en el agua fangosa, la cual era rápidamente limpiada (Meyer y MacLaughlin, 1981).

Extractos de mezquite, pirul y nopal fueron usados con el objetivo de reducir la transpiración en plantas de frijol. Estos extractos redujeron en más del 10% la transpiración del frijol. Con el mezquite se registró el valor más alto (15.4%) seguido por la mezcla de pirul y nopal (13.7%) y nopal (13.5%). Además, se encontró que la aplicación de estos extractos incrementó los contenidos de hierro, zinc y cobre, y redujo los de boro (Rolin, 1974).

12.4 Productos para el consumo humano y animal

Además del consumo en fresco, de la pulpa de la tuna se obtienen diferentes productos para el consumo humano. En agroindustrias rurales ("mieleras") se obtienen productos como el queso de tuna, "colonche", tunas cristalizadas, mieles, etc. Es también factible la obtención de jugos, mermeladas y aguardiente.

A nivel experimental se han elaborado mermeladas, néctares, jugos y mieles, estas últimas formuladas en combinación de sabor maple, miel de abeja o natural. El néctar elaborado con "tunas blancas" presentó 15% de sólidos solubles totales (S.S.T.) y 0.037 de ácido cítrico. En los néctares elaborados con tuna roja se registró 14.5% de S.S.T. y $.033% de ácido cítrico. El néctar de la tuna blanca conservó sus características de aroma, color y sabor, aún después de 6 meses de almacenamiento, a diferencia del néctar de tuna roja, el cual conservó su aroma, pero el color sufrió un obscurecimiento a los 4 meses de estar expuesto a la luz. En mermeladas y jaleas las tunas rojas y blancas presentaron un comportamiento similar (Cruz, 1981).

El análisis de la composición química de la semilla indica que sus contenidos de proteína y grasa son relativamente altos, y que las propiedades organolépticas hacen del aceite de la semilla de tuna susceptible al consumo humano (Cigala, 1979). La producción de aceite de la semilla de tuna "Cardona" puede llegar a ser hasta de 8.8 kg/ha (López *et al.*, 1977), aunque evaluaciones recientes en un amplio número de formas de nopal tunero (Delgado, 1985), revelan que en algunas formas como el

"tapón", la productividad estimada puede ser hasta de 16 kg/ha.

Diversos pigmentos han sido aislados e identificados en la pulpa del fruto de nopal tunero; los principales son betanina e indicaxantina, los que fueron aceptados por el consumidor como colorantes alimenticios (Valadez *et al.*, 1978).

Cuando las semillas se encuentran disponibles en grandes cantidades, constituyen una fuente de proteína importante para el alimento de aves. Las proteínas y grasas presentes en la semilla son asimilados por el ganado bovino y ovino, solamente si éstas se trituran, ya que este tipo de animales no mastican las semillas; en cambio el ganado porcino sí las mastica (Bravo y Piña, 1979).

Paredes (1979) propone la utilización del jugo de tuna para la producción de proteína microbiana en cultivos. Sus resultados revelaron que un porcentaje del consumo de maíz, garbanzo y sorgo que se utiliza para alimento de aves, puede ser substituído por biomasa obtenida de jugo de tuna y en cultivo con levadura (*Candida utilis*).

13. BIBLIOGRAFIA

Acevedo, E., I. Badilla and P.S. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiol. 72:775-780.

Alvarado S., L. 1978. Fisiología y bioquímica del desarrollo del fruto del nopal tunero (*Opuntia amyclaea*, Tenore). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

Barrientos P., F. 1969. El mejoramiento del nopal (*Opuntia* spp) en México. En: Simposio Internacional sobre Aumento de la Producción de Alimentos en Zonas Aridas. Texas Technological College (ed.).. Lubbock, Texas. pp. 81-90.

_____ y C. Flores V. 1970. Observaciones en un clon de nopal forrajero (*Opuntia ficus-indica*, Mill) variedad "COPENA F-3". Manuscrito inédito.

Benson, L. 1963. The Cacti of Arizona. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 218 p.

Boke, N.H. 1980. Development, morphology and anatomy of cactaceae. BioScience 30 (9):605-610.

Brauer H., O. 1976. Fitogenética Aplicada. Editorial Limusa. 518 p.

Bravo H., H. 1978a. Las Cactáceas de México. 2a. Ed. UNAM. México, D.F. 735 p.

_____. 1978b. Consideraciones acerca de la clasificación morfológica y distribución de las cactáceas. Cact. Suc. Méx. 23:9-20.

_____ e I. Piña L. 1979. Algunos aspectos sobre la industrialización de los nopales. Cact. Suc. Méx. 24:27-30.

Brewbaker, L.J. 1967. Genética Agrícola. Manuales UTEHA. No. 303. 261 p.

Britton, N.L. and J.N. Rose. 1963. The Cactaceae. Dover Publications Inc. New York, U.S.A. 241 p.

Brutsch, O.M. 1984. Prickly pear (*Opuntia ficus-indica*) cultivation in Southern Africa. In: Symposium on Agricultural Use of Cactaceae. Prospects and Problems. 18th Congress of the International Organization for Succulent Plant Study. Frankfurt, W. Germany. Manuscrito inédito.

Buxbaum, F. 1950. Morphology of Cacti. Section I. Roots and Stems. Abbey Garden Press. Pasadena California. U.S.A. pp. 1-87.

Cigala S., S. 1979. Industrialización integral de la tuna cardona. Tesis Profesional. Escuela Superior de Ingeniería Química e Industrias Extractivas. Instituto Politécnico Nacional.

Conde, F.L. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 62:425-473.

Crosta, G. y V. Vecchio. 1979. Il fico D'India come fonte alimentare per il bestiame nelle zone aride. Instituto Agronómico per L'Oltremare. Firenze, Italy. 12:79-85.

_____ y R. Tallarico. 1981. Il cladodi di fico D'India (*Opuntia ficus-indica*, Miller) nell'alimentazione invernale del bovino podolico in Calabria. Agric. Ital. 110: 173-183.

Cruz P., M.E. 1981. Desarrollo de productos de tuna blanca y roja. En: Simposium sobre la Investigación y el Desarrollo Experimental en CONAFRUT durante 1981. Subdirección de Investigación y Docencia, CONAFRUT. pp. 711-721.

Cruz H., J. 1984. Evaluación de selecciones de nopal tunero (*Opuntia* spp) en la zona semidesértica del Estado de Puebla. Memorias Octavo Congreso Nacional de Fitogenética. Uruapan, Mich. pp. 458-471.

Darlington, S.D. and A.P. Wylie. 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants. Allend and Unwin, London.

Delgado A., A. 1985. Caracterización de la variación de algunos componentes químicos del fruto (tuna) de nopal (*Opuntia* spp) tunero en el Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Veracruzana. 141 p.

Díaz-Robledo, J. 1981. Atlas de las Frutas y Hortalizas. Ministerio de Agricultura. Valencia, España. 423 p.

D.G.E.A. 1980. Anuario Estadístico. SARH. DGEA.

Felipe C., R. 1986. La selección natural de los sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 133 p.

Fernández-Harp, A.J., A.C. Frati M., A. Chávez N., H.B. de la Riva y G. Mares G. 1984. Estudios hormonales en la acción del nopal sobre la prueba de tolerancia a la glucosa. Informe preliminar. Rev. Med. IMSS (Méx.). 22(6):387-390.

Flores V., E. M. 1973. Algo sobre la morfología y anatomía de semillas de cactáceas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 167 p.

Flores V., C.A. y R. Bauer. 1977. El nopal (*Opuntia ficus-indica* var. COPENA F-1) como forraje. Chapingo Nueva Epoca 7-8:77-83.

García, S.R. 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales "Zaragoza", UNAM. 128 p.

Gates, D.M., R. Aldefer and E. Taylor. 1968. Leaf temperatures of desert plants. Science 159:994-995.

Gerwick, C.B. and C.F. Edwars, 1978. Temperature response of CO_2 fixation in isolated *Opuntia* cells. Plant Sci. Letters 13:389-396.

Gibson, C.A. and P.S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 286 p.

Gil, G. y A. Espinosa R. 1980. Desarrollo de frutos de tuna (*Opuntia ficus-indica*, Mill) con aplicación prefloral de giberelina y auxina. Ciencia e Investigación Agraria 8(2):141-146.

Grant, V. and A.K. Grant. 1979. Pollination of *Opuntia basilaris* y *O. littoralis*. Plant Syst. Evol. 132: 321-325.

_____ and P.D. Hurd. 1979. Pollination of the Southwestern *Opuntia* . Plant Syst. Evol. 133:15-38.

_____ and A.K. Grant. 1982. Natural pentaploids in *Opuntia lindheimeri*. Phaecantha group in Texas. Bot. Gaz. 143 (1):117-120.

Haberlandt, G. 1965. Physiological Plant Anatomy. Today and Tomorrow's Book Agency. New Delhi. 777 p.

Hernández R., L. 1978. Distribución del sistema radical del nopal (*Opuntia amyclaeae*, Tenore). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México).

Jacobsen, H. 1960. A Handbook of Succulent Plants. Blandford Press. London. 489 p.

Kluge, M. and I.P. Ting. 1978. Crassulacean Acid Metabolism. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. 209 p.

Kramer, J.P. and T.T. Kozlowski. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press. New York. 811 p.

Laksminarayana, S. and I.B. Estrella. 1978. Postharvest respiratory behavior of tuna (prickly pear) fruit (*Opuntia robusta*, Mill). J. Hort. Sci. 53 (4): 327-330.

Lewis, H.W. 1980. Polyploidy in Angiosperm: dicotyledons. In: H.W. Lewis (ed.). Polyploidy, Biological Relevance. Plenum Press. New York and London.

López, G., J.J. Gasto C., R. Nava C. y J. Galo M. 1977. Ecosistema *Opuntia streptacantha* Lemaire. Monografía Técnico Científica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 3(5):545 p.

Maheshwari, P. and R.N. Chopra. 1955. The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dellenii*, Haw. Phytomorphology 5:112-127.

Marroquín S., J., L. Borja, C. R. Velázquez y J.A. de la Cruz. 1964. Estudio ecológico dasonómico de las zonas áridas del Norte de México. Publ. Esp. No. 2. INIF, SAG. México. 166 p.

Mauricio L., R. 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp) tunero en el Altiplano Potosino-Zacatecano. I. Primavera-Verano 1983. Tesis de Licenciatura. Facultad de Agricultura. Universidad de Guadalajara. 113 p.

McDougal, D.T. and E.B. Working. 1921. Another high temperature record for growth and endurance. Science 54:20.

Metral, J.J. 1965. Le cactes fourrageres dous le noid est du Brasil plus particulirement dous letat ceara. Agron. Trop. 20: 248-261.

Meyer, B.N. and J. McLaughlin. 1981. Economic uses of *Opuntia*. Cact. Suc. J. 53: 107 112.

Mondragón J., C. y E. Pimienta B. 1987. Fertilización orgánica y química del nopal tunero bajo condiciones de temporal limitado. II. Huertas en Producción. Memoria del 20o. Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Zacatecas, Zac. pp. 154.

Nobel, S.P. 1982a. Low temperature tolerance and cold hardening of cacti. Ecology 63(6):1650-1656.

_____b. Orientations of terminal cladodes of platyopuntias. Bot. Gaz. 143(2):2-9-224.

_____c. Orientation, PAR interception and nocturnal acidity increases for terminal cladode of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. Amer. J. Bot. 69(6):1462-1469.

_____1983a. Spines influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. Plant, Cell and Environment 6: 153-159.

Nobel, S.P. 1983b. Nutrient levels in cacti in relation to nocturnal acid accumulation and growth. Amer. J. Bot. 70(8):1244-1253.

_____ and T.L. Hartsock. 1984. Physiological responses of *Opuntia ficus-indica* to growth temperature. Physiol. Plant. 60-98-105.

Osmond, B.C. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 379-414.

Paredes L., O. 1976. Utilización del jugo de tuna para la producción de proteína microbiana en cultivos intermitentes y continuos. Rev. Tecnol. Alim. (Méx.) 11:155-168.

Pimienta B., E. 1974. Estudio de las causas que producen engrosamiento de cladodios en nopal (*Opuntia* spp) en la zona de Chapingo. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 67 p.

_____ y E.M. Engleman. 1981. Estudio del desarrollo de la yema floral y el fruto en nopal. III Congreso Nacional de Fruticultura. Guadalajara, Jal. pp. 222.

_____. 1985. Desarrollo de la pulpa y proporción en volumen de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller). Agrociencia 62: 51-56.

_____ y P. Rosas C. 1985. Algunos aspectos del ciclo reproductivo del nopal (*Opuntia* spp) tunero. En: Memorias del Seminario Sobre la Investigación Genética Básica en el Conocimiento y Evaluación de los Recursos Genéticos. Jardín Botánico, UNAM y SOMEFI (eds.). pp. 96-105.

_____. 1986. Establecimiento y manejo de plantaciones de nopal tunero en Zacatecas. Campo Agrícola Experimental Zacatecas. CIANOC-INIFAP-SARH. Publicación Especial No. 5. 34 p.

_____, A. Delgado A. y R. Mauricio L. 1987. Evaluación de la variación en formas de nopal (*Opuntia* spp) tunero en la Zona Centro de México. En: Strategies for Classification and Management of Native Vegetation for Food Production in Arid Zones. Tucson, Az. pp. 82-86.

Ramírez V., H.C. 1987. Respuesta a la fertilización química y orgánica del nopal de verdura (*Opuntia ficus-indica* Mill var. Tlaconopal) en condiciones de riego y temporal. Tesis profesional. Escuela de Agronomía. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 106 p.

Robles E., F.J. 1987. Crecimiento y desarrollo del fruto ("tuna") de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller) tunero. Tesis Profesional. Centro Agropecuario. Universidad Autónoma de Aguascalientes. 38 p.

Rodríguez B., J.J. 1982. Caracteres morfológicos en clones de plantas adultas y juveniles de nopal (*Opuntia amyclaea*, Tenore). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 50 p.

Rodríguez Z., O. 1981. Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Nuevo León.

Rojas M., P. 1961. Aprovechemos las zonas áridas 'Cultive nopal tunero'. Agronomía. I.T.E.S.M. 79:26.

Rolin de M., B. 1974. Usos de productos de origen vegetal como reductores de la transpiración. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 66 p.

Rosas C., M.P. 1984. Polinización y fase progámica en *Opuntia* spp. Tesis Profesional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 76 p.

_____ y E. Pimienta B. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus indica* (L) Miller) tunero. Fitotecnia 8: 164-176.

Russell, E.C. and P. Felker. 1985. The prickly pears (*Opuntia* spp): Plants with economic potential. In: Management and Utilization of Arid Land Plants. Symposium Proceedings. Saltillo, Coah. México. pp. 41-46.

Samish, Y.B. and G.J. Ellern. 1975. Titratable acids in *Opuntia ficus indica* L. J. Range Mangm. 28 (5): 365-369.

Sanwal, G.G., and G.J. Krishnan. 1961. The phosphatase of cactus. I. General properties. Enzymology 23: 51-59.

Sawaya, W.N., H.A. Khatchadourian., W.M. Safi y H.M. Al-Muhamad. 1983. Chemical characterization of prickly pear (*Opuntia ficus-indica*) pulp and the manufacturing of prickly pear jam. J. Food Techn. 181: 183-193.

Sosa C., R. 1964. Microsporogénesis, importancia económica y distribución de tres especies del género *Opuntia*. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

Sutton, G.B., I.P. Ting and R. Sutton. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. Plant Physiol. 68:784-787.

Tiagi, Y.D. 1970. Cactaceae. In: Symposium of Comparative Embryology of Angiosperms. Indian National Academy of Science. New Delhi pp. 30-35.

Ting, I.P. 1983. Carbon cycling and crassulacean acid metabolism. In: The Biology of Desert Plants: Opportunities and Needs of Basic Research. Am. Soc. Plant Physiol. Philip L. Boyd Deep Canyon Desert Research. University of California, Riverside. pp 20-22.

Valadez Y., S., V.A. Valadez y S. Chaletain. 1978. Pigmentos de la tuna cardona como posibles colorantes alimentarios. Boletín Técnico Informativo No. 15/18. Tomo 1.32 p.

Wedding, S.F. and A.M. Powell. 1978. Chromosome numbers in Chihuahua desert cactaceae. Amer. J. Bot. 65(5):531-537.

Whitting\ H.B., H.A. De Venter and J.G.C. Small. 1979. Crassulacean acid metabolism in jointed cactus (*Opuntia aurantiaca Lindley*). Agroplantae 11: 41-43.