



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
FISIOLOGÍA VEGETAL

**PROCESOS FISIOLÓGICOS Y CONTENIDO DE POLISACÁRIDOS  
ESTRUCTURALES EN NOPALITO (*Opuntia* spp.) Y SU  
MODIFICACIÓN POR EL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO**

**MAYRA TERESA GARCÍA RUÍZ**

**T E S I S**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

La presente tesis, titulada: **Procesos fisiológicos y contenido de polisacáridos**

La presente tesis, titulada: **Procesos fisiológicos y contenido de polisacáridos estructurales en nopalito (*Opuntia* spp.) y su modificación por el potencial de agua del suelo**, realizada por la alumna: **Mayra Teresa García Ruíz**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS  
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
FISIOLOGÍA VEGETAL

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA: \_\_\_\_\_  
DRA. CECILIA B. PEÑA VALDIVIA

ASESOR: \_\_\_\_\_  
DR. CARLOS TREJO LÓPEZ

ASESOR: \_\_\_\_\_  
DR. SALVADOR VALLE GUADARRAMA

ASESOR: \_\_\_\_\_  
DR. JOEL CORRALES GARCIA

Montecillos, México, noviembre de 2007

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el financiamiento otorgado para la realización de mis estudios de maestría.

A los miembros del Consejo Particular: Dra. Cecilia Peña Valdivia, Dr. Carlos Trejo López, Dr. Salvador Valle Guadarrama y Dr. Joel Corrales García, por su disposición, tiempo, paciencia, orientación, sugerencias y apoyo constante que hicieron posible la culminación de éste trabajo.

Al Dr. Rodolfo García Nava, por revisar y traducir al Inglés los capítulos III, IV y V de ésta investigación, para su publicación como artículos científicos.

Al Dr. Alfredo Carrillo Jiménez, por su orientación dentro del programa de maestría en Fisiología Vegetal, por sus enseñanzas y su gran calidad humana.

A la M. C. Ana Bertha Galicia Jiménez, por el apoyo brindado en el manejo del equipo de laboratorio utilizado en ésta investigación, pero sobretudo por brindarme su amistad incondicional, por escucharme, entenderme y aconsejarme cada vez que lo necesité.

A María del Carmen Galicia Jiménez, por su amistad y confianza, por alentarme en los momentos difíciles y por el buen humor que siempre contagia.

A mis profesores y a todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron en mi formación profesional y me impulsaron para seguir con éste trabajo y culminarlo.

A Dios, por iluminarme y fortalecerme para que lograra alcanzar una de mis grandes metas.

Dedico el presente trabajo especialmente a mi familia:

Mis padres: Francisco García Flores y Teresa Ruíz González.

Mis hermanos: Hernán, Erika, Rosa María, María de Jesús, Francisco y Carmen.

Por la inmensidad de su amor, sus incansables cuidados y por el apoyo invaluable que siempre me han brindado.

A la familia García Luna: Jesús, María, Rafaél<sup>†</sup>, Laura y María Guadalupe.

Por el cariño y apoyo que siempre me han brindado, tratándome como a un miembro más de su familia.

A mis sobrinos: Mayra, Vivialy, Izel, Francisco, Johan, Yamilette, Guadalupe, Héctor, Jason y Sidane.

Con cariño.

## CONTENIDO

	Página
<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	1
1.1. Literatura citada .....	4
<b>CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	8
2.1. Importancia socioeconómica del nopal .....	8
2.2. Origen y distribución .....	9
2.3. Taxonomía y morfología .....	11
2.4. Cultivo de nopalitos .....	11
2.4.1. Especies y variantes .....	11
2.4.2. Requerimientos edafoclimáticos .....	13
2.4.3. Producción y consumo .....	13
2.4.4. Usos y propiedades .....	14
2.4.5. Composición química .....	16
2.5. Aspectos fisiológicos y biofísicos de las plantas MAC .....	16
2.5.1. Características de las plantas MAC .....	16
2.5.2. Efecto del déficit hídrico en la fisiología y biofísica de las plantas MAC .....	19
2.5.3. Efecto de la edad en la fisiología y biofísica de las plantas MAC .....	21
2.5.4. Permeabilidad de las membranas celulares .....	23
2.5.5. Componentes del potencial hídrico .....	25
2.5.6. Efecto de la turgencia sobre las características mecánicas de la pared celular .....	26
2.6. Polisacáridos estructurales .....	28
2.6.1. Características y clasificación .....	28
2.6.2. Propiedades físicas y químicas de los polisacáridos estructurales .....	33
2.6.3. Métodos de extracción .....	34

2.6.4. Importancia de los polisacáridos estructurales en la fisiología humana .....	36
2.7. Literatura citada .....	38
<b>CAPÍTULO III. METABOLISMO ÁCIDO CRASULÁCEO DE LOS NOPALITOS (<i>Opuntia ficus-indica</i>) DE CINCO CULTIVARES CON RIEGO, EN TRES ETAPAS DE DESARROLLO.....</b>	<b>52</b>
3.1. Resumen .....	52
3.2. Abstract .....	53
3.3. Introducción .....	54
3.4. Materiales y métodos .....	55
3.5. Resultados y discusión .....	58
3.6. Conclusiones .....	70
3.7. Literatura citada .....	70
<b>CAPÍTULO IV. POTENCIAL OSMÓTICO Y PERMEABILIDAD DE LAS MEMBRANAS CELULARES DE NOPALITOS (<i>Opuntia</i> spp.) EN FUNCIÓN DEL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO .....</b>	<b>73</b>
4.1. Resumen .....	73
4.2. Abstract .....	74
4.3. Introducción .....	75
4.4. Materiales y métodos .....	76
4.5. Resultados y discusión .....	79
4.6. Conclusiones .....	88
4.7. Literatura citada .....	88
<b>CAPÍTULO V. POLISACÁRIDOS ESTRUCTURALES DE NOPALITOS (<i>Opuntia</i> spp.) Y SU MODIFICACIÓN POR EL POTENCIAL DE GUA DEL SUELO .....</b>	<b>90</b>
5.1. Resumen .....	90
5.2. Abstract .....	91
5.3. Introducción .....	92
5.4. Materiales y métodos .....	94

5.5. Resultados y discusión .....	98
5.6. Conclusiones .....	115
5.7. Literatura citada .....	115
<b>CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL .....</b>	<b>120</b>
6.1. Literatura citada .....	122
<b>CAPÍTULO VII. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>124</b>

## LISTA DE CUADROS

	Página
<b>CAPÍTULO II</b>	
Cuadro 2.1. Superficie cultivada con nopal ( <i>Opuntia</i> spp.) en los principales países productores y sus diferentes usos . .....	8
Cuadro 2.2. Distribución geográfica del nopal ( <i>Opuntia</i> spp.) y sus usos en México .....	10
Cuadro 2.3. Variantes de nopalitos ( <i>Opuntia</i> spp.) cultivadas ampliamente en México .....	12
Cuadro 2.4. Composición química de 100 g de porción comestible de nopalitos .....	16
Cuadro 2.5. Clasificación de los polisacáridos estructurales de la pared celular .....	29
<b>CAPÍTULO III</b>	
Cuadro 3.1. Cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> evaluados en el presente estudio .....	56
Cuadro 3.2. Tamaño (cm) de las yemas vegetativas y los nopalitos de cinco cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> , utilizados para la cuantificación de la acidez .....	59
Cuadro 3.3. Edad (días) de las yemas vegetativas y los nopalitos de dos tamaños, de cinco cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> , utilizados para la cuantificación de la acidez ...	59
Cuadro 3.4. Contenido de ácido málico (%) de los nopalitos de cinco cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> , en diferente etapa de desarrollo, a diferentes horas del día y su interacción entre factores .....	69
<b>CAPÍTULO IV</b>	
Cuadro 4.1. Cultivares y recolecta silvestre de nopalitos ( <i>Opuntia</i> spp.) evaluados en éste estudio .....	77

## CAPÍTULO V

Cuadro 5.1.	Cultivares comerciales y recolecta silvestre de nopalitos ( <i>Opuntia</i> spp.) evaluados en el presente estudio .....	95
Cuadro 5.2.	Contenido de fibra alimentaria total de nopalitos de cinco cultivares comerciales de <i>Opuntia ficus-indica</i> y una recolecta silvestre de <i>O. streptacantha</i> , dependiente del potencial de agua del suelo .....	112

## LISTA DE FIGURAS

		Página
<b>CAPÍTULO II</b>		
Figura 2.1.	Secuencia de extracción de polisacáridos de nopalito y tuna ( <i>Opuntia</i> spp.). Tomado de Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) .....	35
<b>CAPÍTULO III</b>		
Figura 3.1.	Cambios de la acidez diurna y nocturna de las yemas vegetativas y los nopalitos de cinco cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> . La barra superior vacía indica el periodo con luz y la obscura el periodo de obscuridad. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=3, P≤0.05). El traslape de los errores estándar indican semejanza estadísticamente significativa en cada cultivar .....	61
Figura 3.2.	Cambios de la acidez de las yemas vegetativas y nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> (●: yemas vegetativas, ■: nopalitos de 6 cm y ▲: nopalitos de 11 cm de longitud). La barra superior vacía indica el periodo con luz y la obscura el periodo de obscuridad. Cada punto es el promedio de tres determinaciones en cinco cultivares (n=15, P≤0.05) . .....	65
Figura 3.3.	Acidez de las yemas vegetativas y nopalitos de 6 y 11 cm de longitud, de cinco cultivares de <i>Opuntia ficus-indica</i> (●: Atlixco, ■: Copena, □: Milpa Alta, ▲: Moradaza y ○: Solferino). Cada punto es el promedio de tres determinaciones (n=21, P≤0.05) .....	66
<b>CAPÍTULO IV</b>		
Figura 4.1.	Potencial de agua del suelo (MPa) en el que se mantuvieron las plantas de <i>Opuntia</i> spp., de un año de edad, con riego dos veces por semana (●) y suspensión del mismo durante 60 días (○), en condiciones de invernadero. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05) .....	80

Figura 4.2.	Potencial osmótico del tejido de nopalitos de <i>Opuntia</i> spp. de los cultivares Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲), Solferino (○) y una recolecta silvestre de <i>O. streptacantha</i> (△) y su relación con la disminución del $\Psi_A$ del suelo. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05) .....	81
Figura 4.3.	Cambios de la conductividad eléctrica del medio de resuspensión durante los primeros 90 minutos, de segmentos de nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> de los cultivares mexicanos Atlixco (A), Copena (B), Milpa Alta (C), Moradaza (D) y Solferino (E), dependientes del potencial de agua del suelo (★ -0.39, ●: -0.63, ○: -1.16, ■: -1.46, □: -1.72, ▲: -2.46 y △ -3.3 MPa. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05) .....	84
Figura 4.4.	Conductividad eléctrica del medio de resuspensión de segmentos de nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> de los cultivares Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲) y Solferino (○), cultivados en invernadero, en suelo con $\Psi_A$ de -0.39 MPa y muertos por congelación. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05) .....	85
Figura 4.5.	Índice de daño en las membranas celulares de los nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> de los cultivares mexicanos Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲) y Solferino (○), dependiente del $\Psi_A$ del suelo. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05) .....	87
<b>CAPÍTULO V</b>		
Figura 5.1.	Contenido de polisacáridos de la fibra alimentaria soluble (●: mucílago, □: pectinas y ▲: hemicelulosa débilmente unida) de cinco cultivares de nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> y una recolecta silvestre de <i>O. streptacantha</i> , dependiente del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=4, P≤0.05) .....	103

Figura 5.2.	<p>Contenido de polisacáridos de la fibra alimentaria insoluble (○: hemicelulosa fuertemente unida y ■: celulosa) de cinco cultivares de nopalitos de <i>Opuntia ficus-indica</i> y una recolecta silvestre de <i>O. streptacantha</i>, dependiente del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=4, P≤0.05) .....</p>	106
Figura 5.3.	<p>Contenido de la fibra alimentaria soluble (A) e insoluble (B) de nopalitos de <i>O. ficus-indica</i> de los cultivares comerciales Atlixco (●), Copena V1 (■), Milpa Alta (▲), Moradaza (◆) y Solferino (●) y una recolecta silvestre de <i>O. streptacantha</i> (★), dependientes del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (A: n=12, B: n=8, P≤0.05) .....</p>	111

PROCESOS FISIOLÓGICOS Y CONTENIDO DE POLISACÁRIDOS  
ESTRUCTURALES EN NOPALITO (*Opuntia* spp.) Y SU MODIFICACIÓN POR  
EL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO

Mayra Teresa García Ruíz, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2007

Se evaluaron los cambios de acidez titulable a lo largo de 24 h, de las yemas vegetativas con longitud media de 0.5 cm y nopalitos de 6 y 11 cm, de *Opuntia ficus-indica* de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, con riego. También se evaluó el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo, por suspensión del riego durante 60 días, en condiciones de invernadero, en el potencial osmótico ( $\Psi_S$ ), liberación de electrolitos (o índice de daño membranal,  $I_d$ ) y contenido de polisacáridos estructurales de los nopalitos de esos cinco cultivares y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*. La acidez de las yemas vegetativas y los nopalitos fluctuó entre 0.2 y 0.9 % a lo largo de las 24 horas del día, con las concentraciones mayores durante el período nocturno. Con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo (de -0.39 a -3.27 MPa) el potencial osmótico decayó exponencialmente de -0.24 a -1.33 en *O. streptacantha* y -0.24 a -1.48 MPa en el cv. Copena V1. El  $I_d$  varió de 3.5 % en el cv. Solferino a 29.0 % en Moradaza. El contenido de polisacáridos incrementó significativamente con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo y fluctuaron en proporciones variables (mucílago de 1.5 a 6.3 % del peso seco de los nopalitos, pectinas de 3.8 a 15 %, hemicelulosa débilmente y fuertemente unida de 5 a 19 % y 4.5 a 15 %, y celulosa de 5 a 21 %) tanto en los cultivares como en la recolecta silvestre. Se concluyó que el metabolismo ácido crasuláceo se expresa desde las etapas iniciales del desarrollo. La elevada tolerancia de *Opuntia* spp. al déficit de humedad en el suelo se expresa como cambios pequeños del  $\Psi_S$  y alteraciones menores de la permeabilidad de las membranas celulares. *O. streptacantha* presentó contenidos de fibra total y sus componentes mayores que los cultivares de *O. ficus-indica*.

**Palabras clave:** acidez titulable, potencial hídrico, potencial osmótico, polisacáridos.

PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND STRUCTURAL POLYSACCHARIDES ON  
NOPALITO (*Opuntia* spp.) MODIFIED BY SOIL WATER POTENTIAL

Mayra Teresa García Ruíz, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2007

The changes of titratable acidity on vegetative buds of 0.5 cm average length and 6 and 11 cm long nopalitos were evaluated, for 24 hours, in watered plants of cultivars Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza and Solferino. Also, the effect of diminish soil water potential ( $\Psi_w$ ), for 60 days of withholding watering, under greenhouse conditions, in osmotic potential ( $\Psi_\pi$ ), electric conductivity (damage membrane index  $I_d$ ) and content of structural polysaccharides was studied on the nopalitos of the cultivars above mentioned and a wild accession of *O. streptacantha*. The titratable acidity ranged in vegetative buds and nopalitos from 0.2 to 0.9 % during the 24 hours of the day with the higher values at night. The soil  $\Psi_w$  decrease from -0.39 to -3.27 MPa as a result, the osmotic potential had a exponential decay from -0.24 to -1.33 on *O. streptacantha* and from -0.24 to -1.48 on cv. Copena V1. The  $I_d$  was low in cv. Solferino (3.5 %) but high in cv. Moradaza (29.0 %) in plants grew at low water potential (-3.27 MPa). A significant and variable increase of polysaccharides content was observed with the soil  $\Psi_w$  decrease (mucilage content from 15. % to 6.3 % in dry weight, pectin from 3.5 to 15 %, loosely and tightly-bound bond hemicelluloses from 5 to 19 % and 4.5 to 15 %, and cellulose from 5 to 21 %) in all cultivars and wild accession. It was concluded that the crassulacean acid metabolism was expressed from vegetative buds to bigger sizes of nopalito. The high tolerance of *Opuntia* spp. to the soil water deficit is expressed with small changes of  $\Psi_\pi$  and a minimum of alterations in the cellular membrane permeability. A significant higher total fibre and its components were found in *O. streptacantha*.

**Keywords:** titratable acidity, water potential, osmotic potential, polysaccharides.

## CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las cactáceas crecen en las zonas áridas y semiáridas, donde prosperan un número reducido de especies vegetales, debido a que la disponibilidad de agua y nutrimentos son extremadamente bajos (Pimienta *et al.*, 2002). Con una superficie que excede los 5 millones de hectáreas de nopaleras silvestres y cultivadas a nivel mundial, el nopal es la cactácea de mayor importancia económica (Flores, 2004; Sáenz, 2006). Se cultiva en América, África, Asia, Europa y Oceanía para producir forraje, tuna y obtener colorantes naturales de la grana de cochinilla y sólo en México se cultiva por sus cladodios tiernos o nopalitos que son consumidos como verdura (Reyes *et al.*, 2004). Sus flores se usan para preparar bebidas diuréticas, los frutos para elaborar jugos, jaleas, mermeladas y miel, de las semillas de éstos se obtiene aceite y con los nopalitos se preparan remedios antidiabéticos (Flores, 2001; Sáenz, 2004).

Por su contenido de polisacáridos estructurales como el mucílago, pectinas, hemicelulosas débil y fuertemente unidas y celulosa, que forman parte de la fibra dietética, el consumo de nopalitos genera beneficios en la salud y previene algunas enfermedades, además de que son fuente de materia prima para la elaboración de diversos productos en la industria de los alimentos, forrajes, farmacéutica, cosmetológica, de las pinturas y artesanías, entre otras (Corrales y Flores, 1996; Pérez, 1998; Galati *et al.*, 2002; Sáenz, 2004 y 2006; Saravia, 2005; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006).

El 98 % de la superficie cultivada con nopalitos en el mundo se localiza en México (SIAP, 2005; Reyes *et al.*, 2004 y 2005), país donde su cultivo ocupa el 14° lugar por su superficie sembrada y el 6° por su producción entre las principales hortalizas, después del chile verde, tomate, elote, papa y tomate verde, con un volumen de producción de 760,000 toneladas anuales. Actualmente, los nopalitos se producen en 26 estados de la República Mexicana, entre ellos, el Estado de México, el Distrito Federal y Morelos son los principales productores. Los rendimientos promedio con riego alcanzan valores de 191.57 ton ha<sup>-1</sup> y 115.19 ton

ha<sup>-1</sup> con secano (SIAP, 2005). La producción se obtiene principalmente de cuatro especies. La de mayor distribución y preferencia entre los productores por la ausencia de espinas es *O. ficus-indica* (Kiesling, 1998; Reyes *et al.*, 2005); esta especie es originaria de México y cuenta con numerosas variantes y formas cultivadas (Scheinvar, 1995; Reyes *et al.*, 2005), de las cuales el cv. Milpa Alta es el de mayor valor comercial (Corrales *et al.*, 2004).

Las características de calidad de los nopalitos han sido definidas parcialmente (Corrales *et al.*, 2004); por otra parte, se ha documentado que la especie, el cultivar y las prácticas de manejo, así como la densidad de plantación, fertilización, el riego y salinidad, son factores que desempeñan un papel importante en el crecimiento y calidad de los nopalitos, la cual es ampliamente variable al momento de la cosecha (Rodríguez-Felix y Cantwell 1988; Nobel, 1998; Flores y Olvera, 1994; Murillo *et al.*, 2001; Flores *et al.*, 2004; Gonzaga y Cordeiro, 2005 y 2006; Ramírez-Tobias *et al.*, 2007).

A la fecha, la oscilación diaria de la acidez en cladodios de nopal jóvenes y adultos, ha sido documentada con contrastes amplios entre los resultados de diferentes investigadores, pues mientras que algunos autores señalan que los cladodios jóvenes no presentan cambios significativos en la acidez durante el día, e incluso mantienen inactivo el metabolismo tipo MAC (Acevedo *et al.*, 1983; Rodríguez-Felix y Cantwell, 1988), otros aseguran que en la poscosecha los nopalitos registran los cambios de acidez típicos de las plantas MAC (Corrales *et al.*, 2004). La mayoría coincide en que los cladodios adultos expresan dichos cambios en forma evidente (Nobel y Hartsock, 1983; Goldstein *et al.*, 1991; Peña-Valdivia y Aguilar, 1991; Cantwell *et al.*, 1992). Sin embargo, también se asegura que la manifestación del metabolismo tipo MAC es modulada por la edad del cladodio, con modificaciones importantes en función de la hora de cosecha, la temperatura y el tiempo de almacenamiento de los nopalitos (Acevedo *et al.*, 1983; Cantwell *et al.*, 1992; Corrales *et al.*, 2004).

Otra característica fisiológica alterada por el ambiente es la permeabilidad de las membranas celulares. La integridad y funcionalidad de las membranas

celulares, en respuesta al déficit hídrico, ha sido evaluada mediante la cuantificación de la conductividad eléctrica del medio de resuspensión de los tejidos en hojas de nabo y trigo (Prášil y Zámečník, 1990 y 1998) y raíces de frijol silvestre, domesticado, agave (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003 y 2004) y maíz (Tsougkrianis *et al.*, 2007). Éstos antecedentes hacen suponer que por ser el nopal una planta ya adaptada a condiciones de estrés hídrico, muestre respuestas peculiares en el control de la liberación de electrolitos.

La reacción de los tejidos vegetales a los factores ambientales también incluye modificaciones en la composición, organización, características físicas y reológicas de los componentes de las paredes celulares (Gigon *et al.*, 2004). El contenido de polisacáridos estructurales, también conocido como fibra alimentaria de los nopalitos se ha estudiado frecuentemente en cultivares de la especie *O. ficus-indica*. Entre los resultados se notan diferencias amplias, las que podrían deberse al efecto del cultivar, ambiente, edad del tejido analizado, entre otras (Zambrano *et al.*, 1998; Nefzaoui y Ben, 2001; Malainine *et al.*, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006; Camacho *et al.*, 2007). Los nopalitos tienen un contenido elevado de fibra alimentaria y por eso han sido importantes en la alimentación de los mexicanos. Al respecto, por ejemplo, se desconoce si la disminución de la disponibilidad de humedad en el suelo afecta la proporción de los componentes estructurales de ésta fibra y si éste efecto depende del cultivar. Por lo tanto, es necesario determinar si algunas condiciones de cultivo modifican la proporción de los diferentes componentes de la fibra alimentaria y si la respuesta en los cultivares es similar o diferente que en los tipos silvestres de *Opuntia*.

Los objetivos de la presente investigación fueron:

- Evaluar los cambios de acidez titulable en los nopalitos (*Opuntia ficus-indica*) de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, a partir de su exposición como yema vegetativa y hasta alcanzar 6 y 11 cm de longitud, en condiciones de riego en invernadero.

- Evaluar el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo por suspensión del riego durante 60 días, en el potencial osmótico ( $\Psi_S$ ), permeabilidad de las membranas celulares (cuantificada como índice de daño,  $I_d$ ) y contenido de polisacáridos estructurales de los nopalitos de los cultivares de *Opuntia ficus-indica*: Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, en condiciones de invernadero.

Las hipótesis planteadas fueron:

- Que el metabolismo ácido crasuláceo típico de los nopalitos se modifica con la edad del tejido y probablemente con el cultivar.
- Que el potencial osmótico de los nopalitos, sus membranas celulares y la composición de sus paredes celulares, son ampliamente modificados por la disminución drástica del  $\Psi_A$  del suelo.

### 1.1. Literatura citada

- Acevedo, E.; I. Badilla; P. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. Plant. Physiology. 72: 775-780.
- Camacho C., O.; C. B. Peña-Valdivia; A. Sánchez-Urdaneta. 2007. El potencial de agua del suelo en el crecimiento y contenido de polisacáridos estructurales de nopalito (*Opuntia* spp.). Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ). 24. Suppl. 1: 254-259.
- Cantwell, M.; A. Rodríguez F.; F. Robles C. 1992. Postharvest physiology of prickly pear cactus stems. Scientia Horticulturae. 50: 1-9.
- Corrales G., J.; C. A. Flores V. 1996. The current status in Mexico of the many products being derived from cactus and the tuna fruit. 7<sup>th</sup> Annual International Symposium. Texas Prickly Pear Council. Texas A&M University. Kingsville, Tx. U. S. A.
- Corrales, J.; C. B. Peña-Valdivia; Y. Razo M; M. Sánchez H. 2004. Acidity modification associated to hour of the day of cut and elapsed time since harvest, and pH-buffer capacity in nopalitos (*Opuntia* spp.). Postharvest Biology and Technology. 32 (2):169-174.

- Flores V., C. A.; J. Olvera M. 1994. El sistema-producto nopal verdura en México. SARH. Universidad Autónoma Chapingo. CIESTAAM. Chapingo, México. 150 p.
- Flores V., C. A. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Reporte de Investigación No. 58. CIESTAAM. 28 p.
- Flores V., C. A. 2004. Discurso de bienvenida. *In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico.* Universidad Autónoma Chapingo.
- Galati, E. M.; S. Pergolizzi; N. Miceli; M. T. Monforte; M. M. Tripodo. 2002. Study on the increment of the production of gastric mucus in rats treated with *Opuntia ficus indica* (L.) Mill cladodes. *Journal of Ethnopharmacology.* 83 (3): 229-233.
- Gigon, G; A. R. Matos; D. Laffray; Y. Zuily-Fodil; A-T, Pham-Thi. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Annals of Botany.* 94: 345-351.
- Goldstein, G.; J. K. E. Ortega; A. Nerd; P. S. Nobel. 1991. Diel patterns of water potential components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted. *Plant Physiology.* 95: 274-280.
- Gonzaga de A., S.; D. Cordeiro dos S. 2005. Palma forrageira. *In: L. H. Piedade & E. Assis M. (eds). Espécies vegetais exóticas com potencialidades para semiárido brasileiro.* Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasil. pp. 91-127.
- Gonzaga de A., S.; D. Cordeiro dos S. 2006. Agronomic evaluation of *Opuntia* spp. Varieties for fodder production in the semiarid northeast, Brazil. *Acta Horticulturae.* 728: 183-187.
- Kiesling, R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development.* 3: 50-59.
- Malainine, M. E.; A. Dufresne; D. Dupeyre; M. Mahrouz; R. Voung; M. R. Vignon. 2003. Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterization. *Carbohydrate Polymers.* 51: 77-83.
- Murillo A., B.; A. Cortés A.; E. Troyo R.; A. Nieto G.; H. G. Jones. 2001. Effects of NaCl salinity on growth and production of young cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Journal of Agronomy & Crop Science.* 187: 269-279.
- Nefzaoui, A.; H. Ben S. 2001. *Opuntia* spp. A strategic fodder and efficient tool to combat desertification in the Wana region. *In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (Opuntia spp.) as Forage.* FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 73-90.

- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. Ed. Trillas. México. 639 p.
- Peña-Valdivia, C. B.; G. Aguilar B. 2001. Respuestas bioquímico-fisiológicas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Millar (Cactaceae) a la sequía. Quad. Bot. Ambientale Appl. 10: 97-103.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna. In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 22-43.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2006. Nopalito and cactus pear (*Opuntia* spp.) polysaccharides: mucilage and pectin. Acta Horticulturae. 728: 241-247.
- Pérez, M. F. 1998. Tecnología para el procesamiento del nopal. Equipo para el desespinado del nopal verdura. Industria Alimentaria. 20: 10-11.
- Pimienta B., E.; M. E. Gonzáles del C.; P. S. Nobel. 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. Environmental and Experimental Botany. 47: 77-86.
- Prášil, I.; J. Zámečník. 1990. Time course of electrolyte leakage from various samples killed by frost, liquid nitrogen or boiling. Biology Plantarum. 32: 77-80.
- Prášil, I.; J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for accessing freezing injury. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. Environmental and Experimental Botany. 40: 1- 10.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; Carlin C. F. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. In: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 255-274.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; J. L Flores F. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. Interciencia. 30 (8): 476-484.
- Rodríguez-Felix, A.; M. Cantwell. 1988. Developmental changes in composition and quality of prickly pear cactus cladodes (nopalitos). Plant Food for Human Nutrition. 38: 83-93.
- Saézn, C. 2004. Compuestos funcionales y alimentos derivados de *Opuntia* spp. In: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 211-222.

- Sáenz, C. 2006. *Opuntia* spp. Bioactive compounds in foods: a plus for health. *Acta Horticulturae*. 728:231-233.
- Sáenz, C. 2006. Estudio de caso sobre la utilización agroindustrial de los nopales en distintos países. *In: Utilización agroindustrial del nopal*. Boletín de Servicios Agrícolas. FAO. Plant Production and Protection. Paper 162. pp. 121-134.
- Sánchez-Urdaneta, A. B., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, J. R. Aguirre R., E. Cárdenas; A. B. Galicia J. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia*. 28: 597-603.
- Sánchez-Urdaneta, A. B., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., C. Trejo; E. Cárdenas. 2004. Efectos del potencial de agua en el crecimiento radical de plántulas de *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck. *Interciencia*. 29: 626-631.
- Saravia T., P. 2005. Cluster de Nopal. Instituto Tecnológico de Monterrey. 65 p.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized Opuntias. *In: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios* (eds). *Agroecology cultivation and uses of cactus pear*. FAO. Roma. Plant Production and Protection. Paper 132. pp. 20-27.
- SIAP. 2005. Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera, SAGARPA.
- Tsougkrianis, N; C. B. Peña-Valdivia; C. Trejo L; J. Molina G.; A. Sánchez-Urdaneta. 2007. Permeabilidad de las membranas radicales de maíz de alta calidad protéica (QPM) en sustrato deshidratado. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*. 24. Supl. 1: 260-264.
- Zambrano Z., M. de la L.; A. D. Hernández H.; Y. Gallardo N. 1998. Caracterización fisicoquímica del nopal. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 29-42

## CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. Importancia socioeconómica del nopal

El nopal es una especie nativa del continente americano (Bravo, 1978) y actualmente tiene distribución mundial amplia (Patrick, 2004; Reyes *et al.*, 2004), es reconocida como la cactácea de mayor importancia económica (Kiesling, 1998, Nobel *et al.*, 2002) con 3.5 millones de hectáreas de nopaleras silvestres y más de 1.5 millones de hectáreas de nopaleras cultivadas, de éstas el 88.39 % se destinan a la producción de forraje, 6.25 % a la obtención de tuna, 4.64 % a la producción de grana de cochinilla y 0.72 % a la producción de nopalitos. En la actualidad, el nopal se cultiva en más de 20 países entre los que destacan Brasil, México y Perú (Cuadro 2.1).

**Cuadro 2.1.** Superficie cultivada con nopal (*Opuntia* spp.) en los principales países productores y sus diferentes usos.

País	Superficie (ha)			
	Forraje	Tuna	Nopalitos	Obtención de cochinilla
Brasil	500,000	-	-	-
Sudáfrica	350,000	4,500	-	100
Norte de África	250,000	20,000	-	-
Italia	-	3,000	-	-
México	10,048	72,500	10,930	10
Estados Unidos	10,000	200	200	-
Perú	-	2,974	-	70,000
Bolivia	-	-	-	1,000
Chile	2,000	1,100	-	395

Fuente: Elaboración propia con datos tomados de Flores (2004), SIAP (2005) y Sáenz, 2006.

El 59 % de la superficie cultivada con nopal se localiza en las zonas áridas y semiáridas de México (Flores, 2004) donde la precipitación escasa, los suelos

pobres y las temperaturas elevadas impiden el desarrollo de los cultivos tradicionales (Borrego y Burgos, 1986).

Borrego y Burgos (1986) y Reyes *et al.* (2005) señalaron que la importancia económica, social, religiosa y ecológica que representa esta planta para la humanidad se refleja en los 122 nombres con los que se la conoce en el mundo. En Alemania, Israel, Italia y Portugal el nombre común más utilizado es el de Higo de las Indias, por su semejanza con los frutos del género *Ficus* (Barbera, 1995) y por aludir a su origen, las “Nuevas Indias”, al que se le atribuye su primer nombre científico: *Cactus ficus-indica* (Leuenberger, 1991; Kiesling, 1998); en España lo conocen como tuna, (Bravo y Sánchez, 1991), en Estados Unidos como “cactus pear”, en Brasil como “palma forrageira” (Kiesling, 1998) y en México se utilizan 28 nombres comunes para referirse al nopal (Reyes *et al.*, 2005).

El nopal tiene otros usos antropocéntricos, entre ellos está su localización como cerco vivo, conservador del suelo, clarificante de aguas y materia prima para elaborar artesanías, pintura, fármacos diversos, fructosa y pectina (Ochoa, 1997; Cárdenas, 1998; Mondragón y Pérez, 2001; Flores, 2004; Sáenz, 2004) entre otros usos. Además, el nopal es una planta de gran tradición entre los mexicanos y un simbolismo nacional (Anaya, 2001; Stephen y Arias, 2001; Méndez *et al.*, 2004).

## **2.2. Origen y distribución**

De acuerdo con Mauseth (1991) las cactáceas aparecieron hace 90 ó 100 millones de años pero su domesticación se remonta a 8,000 ó 9,000 años, cuando las especies del género *Opuntia* empezaron a utilizarse en la alimentación humana (Kiesling, 1998); a través de análisis filogenéticos y secuencias de ADN, Patrick (2004) confirmó que el origen del nopal es el Centro de México y existe la hipótesis de que la cultura Otomí fue la iniciadora de su domesticación (Reyes *et al.*, 2004).

El género *Opuntia* se extiende desde Canadá hasta Argentina y desde las Islas del Caribe hasta las Galápagos, por lo que es posible asegurar que presenta la distribución geográfica más amplia de la familia cactácea, ocupa la mayor diversidad de hábitats, prospera en diferentes climas, suelos y tipos de vegetación (Pimienta, 1990) y crece desde altitudes inferiores al nivel del mar, en California, hasta los 4,700 msnm, en Perú (Nobel, 1995). Sin embargo, diversos autores han señalado que indudablemente el mayor número de especies se localiza en las zonas áridas y semiáridas de México (Cuadro 2.2), en donde se le dan diferentes usos.

**Cuadro 2.2.** Distribución geográfica del nopal (*Opuntia* spp.) y sus usos en México.

<b>Región</b>	<b>Estado</b>	<b>Especie cultivada</b>	<b>Uso</b>
Altiplano	Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, San Luis Potosí y Zacatecas	<i>O. leucotricha</i>	Forraje y tuna
		<i>O. streptacantha</i>	
		<i>O. robusta</i>	
		<i>O. cantabrigiensis</i>	
		<i>O. rastrera</i>	
		<i>O. lindheimeri</i>	
Centro-Sur	Puebla, Querétaro y Oaxaca	<i>O. ficus-indica</i>	Forraje, nopalitos y tuna
		<i>O. amychlaeae</i>	
		<i>O. megacantha</i>	
		<i>O. tomentosa</i>	
Golfo de México	Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas	<i>O. lindheimeri</i>	Forraje y tuna
Norte	Chihuahua, Coahuila, Durango y Zacatecas	<i>O. cantabrigiensis</i>	Forraje, nopalitos y tuna
		<i>O. phaeacanta</i>	
		<i>O. rastrera</i>	
		<i>O. lindheimeri</i>	
		<i>O. compressa</i>	

Fuente: Elaboración propia con datos tomados de López y Elizondo (1990) y Reyes *et al.* (2005).

### 2.3. Taxonomía y morfología

La clasificación taxonómica más aceptada para las cactáceas es la de Bravo (1978):

**Reino:** vegetal.

**Subreino:** embryophyta.

**División:** angiospermae.

**Clase:** dicotiledónea.

**Subclase:** dialipétalas.

**Orden:** opuntiales.

**Familia:** cactaceae.

**Subfamilia:** opuntioideae.

**Tribu:** opuntiae.

**Género:** *Opuntia* y *Nopalea*.

La morfología de las plantas del género *Opuntia* es variada, pueden ser arbustivas o arbóreas, con cladodios cilíndricos, sin o con espinas pequeñas llamadas ahuates y grandes que son consideradas hojas modificadas. Los frutos pueden ser polispermos, carnosos, ovoides y con espinas (Granados y Castañeda, 2003). Quizá su característica principal es la presencia de areolas (Bravo, 1978). De cada areola se origina una flor o un nopalito, las flores son autógamas y solamente abren durante 24 horas (Boke, 1980; Nerd y Mizrahi, 1995; Wang *et al.*, 1997); además, la mayor producción de brotes se presenta en cladodios de 1 ó 2 años de edad (Bowers, 1996).

### 2.4. Cultivo de nopalitos

#### 2.4.1. Especies y variantes

Se ha reconocido la existencia de 189 especies del género *Opuntia* y 10 de *Nopalea* (Bravo, 1978; Anderson, 2001); de ellas 93 son mexicanas (Guzmán *et al.*, 2003), 60 % se localizan en el desierto Chihuahuense (Russell y Felker, 1987),

15 se cultivan para forraje, 6 para tuna, 4 para nopalitos (Scheinvar, 1995; Corrales y Flores, 2003; Reyes *et al.*, 2005; Saravia, 2005) y otras 35 especies tienen potencial para la obtención de tuna o forraje (Mizrahi *et al.*, 1997). En un estudio reciente, Reyes *et al.* (2004) confirmaron que *O. ficus-indica* es la especie de mayor preferencia entre los productores de nopalito en México.

En México se cultivan alrededor de 15 cultivares (Cuadro 2.3) pero el comercio de los nopalitos incluye principalmente Milpa Alta, Atlixco y Valtierra (Mondragón, 2004) y los nopalitos sin espinas, con alto contenido de agua y poca fibra cruda son los que tienen mayor aceptación (Borrego y Burgos, 1986).

**Cuadro 2.3.** Variantes de nopalitos (*Opuntia* spp.) cultivadas ampliamente en México.

<b>Variante</b>	<b>Especie</b>	<b>Estado</b>
Atlixco	<i>O. ficus-indica</i>	Edo. de México y Puebla
Blanco	<i>Opuntia</i> sp.	Michoacán
Blanco Espinoso	<i>Opuntia</i> sp.	Guanajuato
Copena F1	<i>O. ficus-indica</i>	Baja California, Edo. de México y Sonora
Copena V1	<i>O. ficus-indica</i>	Baja California, Edo. de México, Hidalgo, San Luis Potosí y Sonora
Duraznillo	<i>O. leucotricha</i>	Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, Querétaro y San Luis Potosí
Manso	<i>Opuntia</i> sp.	Sonora
Milpa Alta	<i>O. ficus-indica</i>	Distrito Federal y Morelos
Moradilla	<i>Opuntia</i> sp.	Edo. de México
Negro	<i>Opuntia</i> sp.	Guanajuato y Michoacán
Oaxaca	<i>Opuntia</i> sp.	Oaxaca
Oreja de Elefante	<i>Opuntia</i> sp.	Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas
Polotitlán	<i>Opuntia</i> sp.	Edo. de México
Tamazunchale	<i>N. cochellinifera</i>	San Luis Potosí y Tamaulipas
Tapón	<i>O. robusta</i>	Durango, Guanajuato y Jalisco

Fuente: Elaboración propia con datos tomados de Flores *et al.* (1995); Corrales y Flores (2003) y Reyes *et al.* (2005).

#### **2.4.2. Requerimientos edafoclimáticos**

Los suelos en los que el nopal se desarrolla mejor son arenosos, calcáreos, someros, pedregosos, con pH alcalino y buen drenaje, localizados entre los 800 y 2,500 msnm (Borrego y Burgos, 1986; INE, 1994; Pimienta, 2004), en zonas con temperatura mínima de 10 °C, media de 15 a 25 °C, máxima de 35 a 46 °C y precipitación anual de 350 a 600 mm (Flores, 2004; Inglese *et al.*, 2004).

Las plantas de *Opuntia* son poco elásticas y los vientos fuertes pueden llegar a tirarlas; además, su morfología, disposición y peso de los cladodios contribuye a la susceptibilidad de las plantas a la caída (Borrego y Burgos, 1986; Flores, 2001).

Las plantas de nopal se caracterizan por su productividad baja, la que ha sido asociada a la humedad y fertilidad limitadas del suelo en que normalmente crecen (Acevedo, 1983), pero se ha demostrado que en sistemas de producción intensivos, con el suministro de una lámina de 100 mm de agua por mes, el rendimiento incrementa alrededor de 25 % (Flores, 2001; Valdez *et al.*, 2004). Con dosis altas de estiércol aplicadas en Milpa Alta, D. F. la productividad aumentó hasta 437.5 ton ha<sup>-1</sup> (Mondragón y Pérez, 2001). En contraste, se ha documentado que con exceso de humedad en el suelo y humedad relativa alta las plantas se tornan cloróticas y son más susceptibles a la incidencia de plagas y enfermedades. Pero, en condiciones de invernadero, con sistemas de fertirrigación y fotoperiodo de 14 horas, las plantas de nopal aceleraron su crecimiento e incrementaron la densidad de brotes de mayor tamaño (Mondragón y Pérez, 2001). García y Nobel (1986) recomendaron evitar el sombreo, en cualquier etapa de crecimiento, ya que disminuye la eficiencia fotosintética.

#### **2.4.3. Producción y consumo**

Prácticamente, sólo en México los nopalitos son consumidos como verdura y son una de las principales hortalizas, con una superficie de casi 11 mil hectáreas y rendimientos nacionales de 759,071.96 ton (SIAP, 2005). Entre 1990 y 2006 su

cultivo incrementó de cerca de 7 mil a más de 11 mil hectáreas, aumento que representa el 64.03 % de la superficie cultivada (Silva, 2006). Actualmente se produce en 26 estados de la República Mexicana, de ellos, el Edo. de México, Aguascalientes, Baja California, Michoacán y Zacatecas destacan por su producción con aplicación de riego y el D. F., Morelos, Puebla, Jalisco y el Edo. de México son los productores principales en seco (SIAP, 2005).

El consumo *per cápita* anual es de 8.5 kg (Sánchez, 2006), la principal forma de consumo es fresco y en el D. F. se consume el 79 % de la producción nacional, debido a la cercanía con Puebla, Morelos y el Edo. de México, que son los principales estados productores y a que la Delegación Milpa Alta, D. F. contribuye con el 41.37 % del volumen producido en el país (SAGARPA, 2004).

#### **2.4.4. Usos y propiedades**

El uso de los nopalitos se incluye principalmente en la medicina y la alimentación (Pérez, 1998); por componentes como vitaminas, minerales, antioxidantes, fibra dietética, hidrocoloides y colorantes naturales (Sáenz, 2002 y 2004), se han convertido en alimentos muy apreciados, pues además de su contenido nutricional, repercuten positivamente en la fisiología de los humanos y animales que los consumen, con beneficios en la salud y prevención de enfermedades (Sáenz, 2004 y 2006).

Como alimento los nopalitos se consumen en formas múltiples, principalmente como verdura pero también en alimentos preparados, muy variados, como tamales, mole, pizza, gelatina, flan, pastel, galletas, dulces, postres, bebidas alcohólicas, vinagre y harina (Sáenz *et al.*, 2002; Sáenz, 2004; Nery *et al.*, 2006), preparados en escabeche o salmuera, salsas y confitados, *pathe* de nopal con soya, cereal de trigo y nopal, harina de cereal y nopal, ensalada "Azteca" (nopalitos con atún), mermelada de nopalitos, jarabe, aderezos (Bernardino *et al.*, 2006; Corrales y Flores, 2003; Ángeles *et al.*, 2006) y tortilla de nopal (Flores, 2006).

Como medicamento es posible encontrar los nopales deshidratados en forma de harinas, cápsulas y comprimidos que se usan como complementos alimenticios, pastillas para el control de diversas enfermedades, pomadas para el tratamiento de quemaduras (Corrales y Flores, 2003), inflamación, reumas, salpullido y dolores musculares (Méndez, 2003).

Los nopalitos poseen propiedades terapéuticas sobre la glucemia, el cáncer, las enfermedades cardiovasculares, el peso corporal y la prevención de caries dental (Binns, 2003; Cummings *et al.*, 2004; Englyst y Englyst, 2005; Figuerola *et al.*, 2005); son auxiliares en la disminución del colesterol del sistema circulatorio y la producción excesiva de ácido gástrico (por el mucílago y la pectina), beneficiando al sistema digestivo (Corrales y Flores, 2003; Corrales *et al.*, 2004); ayudan a mejorar el rendimiento físico y mental (Sáenz, 2002 y 2004), tienen un gran potencial industrial y se pueden utilizar como materia prima para la elaboración de cosméticos, acondicionadores, cremas humectantes, geles absorbentes, lociones, jabones, mascarillas y “shampoos” (Corrales y Flores, 2003; Sáenz, 2006). Además, indirectamente se pueden utilizar en la producción de bioetanol, biogas y fertilizantes orgánicos (Méndez, 2003).

En los últimos años, el mucílago ha adquirido importancia en la ciencia médica y el sector industrial debido a que es materia prima para la elaboración de diversos productos. Es consumido directamente o en suplementos alimenticios, es utilizado en la industria alimentaria como estabilizante de espumas, emulsificante, clarificante de agua y recientemente se ha utilizado para la formulación de recubrimientos comestibles, empleados en la conservación de frutas durante la postcosecha. En el sector de la construcción es utilizado como adherente e impermeabilizante de pinturas, estabilizador del adobe en bloques y anticorrosivo (Ochoa, 1997; Méndez, 2003; Del Valle *et al.*, 2005; Sáenz, 2006).

### 2.4.5. Composición química

Los nopalitos cosechados con longitud entre 15 y 25 cm presentan contenido de agua alto, diferentes cantidades de minerales, carbohidratos y proteínas, sabor ligeramente ácido, pH entre 4.78 y 5.10, cantidades variables de vitaminas A, B y C y fibra dietética de calidad alta; la proporción comestible por cada 100 g es cercana al 80 % y su contenido energético puede ser de 45 kcal (Cuadro 2.4).

**Cuadro 2.4.** Composición química de 100 g de porción comestible de nopalitos.

<b>Componente</b>	<b>(g)</b>	<b>Minerales</b>	<b>(mg)</b>	<b>Vitaminas</b>	<b>(mg)</b>
Carbohidratos	6.25	Calcio	93.00	Vitamina A	4.00
Cenizas	1.30	Fósforo	24.00	Vitamina B1	0.30
Fibra insoluble	12.65	Hierro	1.60	Vitamina B2	0.40
Fibra soluble	5.82	Magnesio	85.00	Vitamina B6	0.06
Humedad	95.00	Potasio	220.00	Vitamina B12	0.06
Proteínas	1.50	Sodio	2.00	Vitamina C	14.00
Celulosa	6.70	Zinc	12.00		

Fuente: Elaboración propia con datos tomados de Rodríguez-Felix y Cantwell (1988), INE (1994), Zambrano *et al.* (1998) y Quilantán (2003).

La composición química de los nopalitos puede variar en función de la especie, variante, edad del cladodio, condiciones ambientales en que se desarrollan las plantas y el sitio de recolecta (López *et al.*, 2001; Nefzaoui y Ben 2001; Granados y Castañeda, 2003; Inglese *et al.*, 2004).

## 2.5. Aspectos fisiológicos y biofísicos de las plantas MAC

### 2.5.1. Características de las plantas MAC

Las plantas del género *Opuntia* spp. pertenecen al grupo de especies con metabolismo fotosintético ácido crasuláceo (MAC). Estas plantas se caracterizan

fundamentalmente por sus respuestas bioquímico-fisiológicas como la oscilación diaria de la acidez (Corrales *et al.*, 2004) y su aspecto anatómico y morfológico (Sudzuki, 1995; Geydan y Melgarejo, 2005), como la presencia de un mesófilo no clorénquimatoso con paredes celulares delgadas especializadas para acumular agua durante largos periodos de sequía, vacuolas prominentes, estomas pequeños, baja densidad estomática y cutícula gruesa que les permite disminuir la pérdida de agua; además, poseen tallos y hojas suculentos y un índice raíz/vástago que limita la pérdida de agua hacia el suelo (Sharkey, 1993).

En contraste con las plantas con metabolismo fotosintético C3 y C4, las plantas MAC asimilan CO<sub>2</sub> atmosférico predominantemente durante la noche mientras los estomas permanecen abiertos (Nobel, 2001; Aguilar y Peña, 2006), con una fluctuación diaria de la concentración de ácidos orgánicos vacuolares, particularmente del ácido málico libre en los tejidos fotosintéticos que se acumulan durante la noche y disminuyen en el día (Corrales *et al.*, 2004; Geydan y Melgarejo, 2005). La carboxilación y descarboxilación del CO<sub>2</sub> tiene lugar en una misma célula pero la actividad enzimática se separa temporalmente (Luttge, 2004). Durante la asimilación nocturna la PEPC (fosfoenol piruvato carboxilasa) incorpora el CO<sub>2</sub> a un compuesto de tres carbonos para formar compuestos de cuatro carbonos que se acumulan en las células del clorénquima de la vacuola en forma de ácidos orgánicos, principalmente málico, que incrementan gradualmente la acidez del tejido durante la noche (Aguilar *et al.*, 1998; Nobel, 2001). En el día, tras el cierre de los estomas se libera internamente CO<sub>2</sub>, por descarboxilación de los ácidos orgánicos y disminuye la acidez. En presencia de luz la RUBISCO (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxidasa) lo fija en las células del clorénquima para incorporarlo en productos de la fotosíntesis y acumular carbohidratos de reserva como el almidón, glucanos o hexosas solubles (Dodd *et al.*, 2002; Nobel, 2001). Las plantas que llevan a cabo esta ruta fotosintética mantienen los estomas abiertos durante la noche y cerrados la mayor parte del día, en consecuencia registran tasas de fotorespiración muy bajas con una eficiencia en el uso del agua de cinco a diez veces mayor respecto a las plantas con metabolismo fotosintético

C4 (Herppich y Pekman, 2000), características que las convierten en especies altamente productivas en regiones áridas y semiáridas (Cushman, 2001; Nobel, 2001).

El metabolismo fotosintético MAC se presenta en la mayoría de las especies de este tipo. Sin embargo, algunos autores aseguran que este metabolismo puede ser modificado por factores genéticos, la temperatura, humedad relativa, intensidad luminosa, estado nutricional de las plantas y la disponibilidad de agua del suelo (Dodd *et al.*, 2002; Cushman y Borland, 2002). Así, es posible encontrar plantas “MAC cíclicas” que se caracterizan por abrir los estomas y asimilar CO<sub>2</sub> durante las primeras horas del día, con una pequeña fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Cushman, 2001); “MAC facultativas” que probablemente son las de mayor plasticidad fisiológica porque poseen una capacidad inherente de inducir el metabolismo C3-MAC en dependencia de los factores ambientales prevalecientes, con la característica de abrir los estomas y fijar CO<sub>2</sub> de día y de noche (Cushman y Borland, 2002); y plantas “MAC obligadas” que dependiendo del estado hídrico de la planta, abren los estomas de día y de noche pero asimilan el CO<sub>2</sub> principalmente durante la noche y las primeras horas del día y presentan una gran fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Cushman, 2001, Dodd *et al.*, 2002, Luttge, 2004).

Excepcionalmente pueden ocurrir condiciones en las que debido al estrés hídrico severo no haya fijación de CO<sub>2</sub> durante 24 horas del día (Cushman, 2001; Luttge, 2004), como en el caso del de *Kalanchoe daigremontiana*, que en condiciones de humedad disponible y luz constante presentó la ruta fotosintética típica de una planta MAC, pero en condiciones de restricción de humedad por periodos cortos inhibió la apertura estomática y la fijación de CO<sub>2</sub> durante el día y la noche (Dodd *et al.*, 2002); o en el caso de *Mesembryanthemum crystallinum*, que ante la falta de humedad prolongada por varios meses y el estrés generado por la salinidad, aceleró el cambio del metabolismo fotosintético tipo C3 a MAC (Cushman, 2001). Estos hallazgos muestran que ciertas especies son notablemente variables en su metabolismo fotosintético y que las especies que

presentan tal flexibilidad son probablemente las más plásticas (Adams *et al.*, 1998; Dodd *et al.*, 2002).

### **2.5.2. Efecto del déficit hídrico en la fisiología y biofísica de las plantas MAC**

Las respuestas metabólicas de las plantas a la deshidratación son diversas y complejas (Nolte *et al.*, 1997), pero uno de los procesos fisiológicos más sensibles al déficit de humedad es el crecimiento celular (Urdaneta *et al.*, 2003), de manera que la sequía acelera la senescencia de las hojas maduras, reduce la expansión del área foliar y la turgencia, modifica la densidad estomática, bloquea la difusión de CO<sub>2</sub> hacia el mesófilo, incrementa la síntesis de ácido abscísico, abate la fotosíntesis y la transpiración (Webb y Mansfield, 1992; Kumar *et al.*, 1994), incrementa la presencia de pubescencias foliares y la resistencia al flujo de agua, disminuye el potencial osmótico y favorece el desarrollo de una cutícula gruesa y cerosa (González y Cantú, 2001).

En las plantas MAC el déficit hídrico genera alteraciones fisiológicas y morfológicas como el cierre de estomas, disminución o inhibición de la fijación neta de CO<sub>2</sub> (Nobel, 1995; Peña-Valdivia y Aguilar, 1999), actividad de la enzima fotosintética fosfoenolpiruvatocarboxilasa, acumulación de ácidos orgánicos, captación y utilización de la energía luminosa y abscisión de órganos, detención del crecimiento, defoliación, reducción del área foliar y traslocación de agua del tejido medular al tejido clorenquimatoso (Aguilar, 1991; Flores *et al.*, 1999), modificación del contenido de los pigmentos fotosintéticos y su fluorescencia inducida por la luz (Aguilar y Peña-Valdivia, 2006).

Se ha documentado el efecto de la restricción de agua en el crecimiento de *Opuntia* spp. Aguilar (1991) señaló que el crecimiento longitudinal y transversal de los cladodios disminuyó desde la etapa I (brote vegetativo con 4 cm de longitud y 1.8 cm de anchura) del desarrollo hasta principios de la etapa VI (con 30 a 35 cm de longitud y 17.5 cm de anchura); no obstante, después de la última fase el efecto se manifiesta mayormente en la reducción del incremento del grosor, pero

el comportamiento puede variar en dependencia de las condiciones ambientales prevaletentes; además de los efectos en el crecimiento, Aguilar (1991) también documentó el endurecimiento de los tejidos, el oscurecimiento de los cladodios y la formación o engrosamiento de la capa cerosa en los cladodios por efecto de la disminución drástica de la disponibilidad de humedad.

Experimentalmente fue demostrado que el déficit de humedad prolongada por varias semanas en *O. ficus-indica* redujo la acumulación de ácido málico entre un 60 y 80 %, la actividad de la fosfoenolpiruvatocarboxilasa y la concentración de clorofilas *a* y *b* en un 19.6, 34.2 y 31.4 % en el clorénquima y 60, 35.8 y 23.6 % en el parénquima (Von *et al.*, 1992; Aguilar y Peña-Valdivia, 2006). Pero cuando la sequía se prolongó aún más, los cladodios se tornaron amarillentos, se deshidrataron notablemente, pues aparecieron arrugados, disminuyó el área fotosintética caulinar en un 71 % (Luo y Nobel, 1993) y la transpiración en un 40 y 80 % (Acevedo *et al.*, 1983), además el crecimiento se inhibió totalmente (Nobel, 1995; Peña-Valdivia y Aguilar, 1999).

La disminución del potencial osmótico (PO) por la acumulación de solutos es un aspecto fisiológico de adaptación de las plantas a la sequía (González y Cantú, 2001). El PO es inversamente proporcional a la concentración total de sales presentes en la solución del suelo o en el agua de riego. En la medida en que éste se incrementa disminuye la absorción de agua de las raíces y el crecimiento de las plantas (Segovia, 1987). Así, las células que se mantienen en un medio de potencial osmótico bajo pierden agua, disminuyen su potencial hídrico y alteran su morfogénesis (Ruzéica *et al.*, 2000). El  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{K}^+$  son elementos fundamentales en la regulación del potencial osmótico intracelular y en la permeabilidad de las membranas; así, un PO elevado con baja concentración iónica permite un mecanismo de absorción y traslocación eficiente y mayor acumulación de biomasa seca (Molinos *et al.*, 2004). Los desbalances provocados se compensan en la planta mediante la acumulación o degradación de ácidos orgánicos, principalmente malato, aunado a que el xilema realiza un proceso dinámico de intercambio y liberación de iones hacia las células epidérmicas

circundantes (Ruzéica *et al.*, 2000). Existe una estrecha relación entre el PO del suelo y la acumulación de solutos en las hojas, pues en la medida en que éste disminuye la concentración de solutos incrementa (Molinos *et al.*, 2004).

Otra modificación fisiológica que sucede en los tejidos vegetales en respuesta al déficit de humedad es el ajuste osmótico, éste es un mecanismo que contribuye a la resistencia a la sequía, permite mantener un potencial de turgencia alto aún en potenciales bajos de humedad, lo que provoca que las actividades fotosintéticas y respiratorias se mantengan por más tiempo (Lakso, 1979). Sin embargo, el ajuste osmótico en nopal parece haber sido documentado limitadamente, aún cuando puede ser un “modelo de estudio” para conocer la reacción fisiológica de los tejidos vegetales al déficit extremo de humedad. En zonas áridas y semiáridas la acumulación de grandes cantidades de calcio en los cladodios permite que las plantas extraigan la máxima cantidad de agua del suelo a través de ósmosis (Nefzaoui y Ben, 2001). En condiciones de invernadero este mecanismo se expresa en menor nivel debido probablemente al menor volumen de suelo (Turner, 1997).

### **2.5.3. Efecto de la edad en la fisiología y biofísica de las plantas MAC**

Se ha documentado que la manifestación del metabolismo fotosintético tipo MAC es determinada por la edad del cladodio, pues mientras que los nopalitas de dos semanas de edad no registran cambios significativos en la acidez, los nopales de dos a seis meses presentan el comportamiento típico MAC y las plantas de 3.5 años de edad disminuyen la acumulación nocturna de ácidos orgánicos (Acevedo *et al.*, 1983). Asimismo, Cantwell *et al.* (1992) aseguran que los cladodios jóvenes no presentan el metabolismo ácido crasuláceo.

Experimentalmente se ha demostrado que en contraste con los cladodios jóvenes, los cladodios maduros y los frutos de *O. ficus-indica* presentan el metabolismo fotosintético característico de las plantas MAC (Acevedo *et al.*, 1983; Goldstein *et al.*, 1991). Corrales *et al.* (2004) encontraron que los nopalitas de 20

cm de longitud del cv. Milpa Alta, mantienen el mismo comportamiento MAC durante las primeras 48 horas posteriores a la cosecha.

Peña-Valdivia y Aguilar (1999) determinaron que los cladodios de *O. ficus indica* del cv. Tlaconopal, de un año de edad, con más de 35 cm de longitud, mantenidos con riego adecuado y riego incipiente durante 180 días, presentaron el comportamiento de intercambio de gases propio de las plantas MAC, pero la ganancia neta de CO<sub>2</sub> se alcanzó cuando la temperatura ambiente se mantuvo por debajo de los 15 °C y la humedad relativa fue superior al 60 %; además, el periodo de asimilación neta de CO<sub>2</sub> diurna se prolongó ligeramente en las plantas con riego y la respiración fue mayor en las plantas estresadas.

De acuerdo con Rodríguez-Felix y Cantwell (1988), los componentes que más varían durante el desarrollo de los nopalitos son el contenido de carbohidratos, carotenos y el porcentaje de acidez titulable, los cuales incrementan con la edad; y el contenido de proteína y de fibra cruda que muestran una relación inversa con la edad del cladodio. En poscosecha, la hora de cosecha, la temperatura y el tiempo de almacenamiento modifica el contenido de acidez de los cladodios (Cantwell *et al.*, 1992; Corrales *et al.*, 2004).

Varios autores coinciden en que los nopalitos presentan gran variación en el contenido de acidez titulable. Al respecto, Acevedo *et al.* (1983) y Goldstein *et al.* (1991) demostraron que en condiciones de riego se incrementa significativamente la acidez en el clorénquima de los cladodios jóvenes, mientras que en condiciones de estrés severo, los cladodios maduros cierran sus estomas y disminuyen la acumulación nocturna de ácidos hasta en un 73 %. Rodríguez-Felix y Cantwell (1988) observaron que la acidez fluctuó entre 0.28 y 0.95 % en nopalitos de 7 a 12 y de 32 a 36 cm de longitud, con variaciones de 0.41 a 0.72 % en nopalitos de tamaño comercial (15 a 25 cm de longitud) de *O. ficus-indica* y *O. inermis*, cosechados de plantas de 3 a 4 años de edad. Además, la acidez no se afecta en los nopalitos pequeños con la cosecha; al respecto Cantwell *et al.* (1992) determinaron que los cladodios jóvenes de 10 cm de longitud, cosechados por la mañana y por la tarde, almacenados a diferentes temperaturas durante 9 días,

mantuvieron sin cambio el porcentaje de acidez, en contraste con los cladodios de 20 cm de longitud que mostraron fluctuaciones entre 0.47 y 0.94 %. Sin embargo, Corrales *et al.* (2004) determinaron experimentalmente la variabilidad de la acidez de los nopalitos entre 10 variantes comerciales en función de la hora de cosecha, y señalaron que los porcentajes de acidez mayores (0.28 a 0.76 %) se presentaron cuando los nopalitos fueron cosechados en la mañana, a las seis horas, en comparación con los que se cosecharon en la tarde, a las trece horas, que registraron valores menores (0.21 y 0.36 %). Entre cultivares evaluados, Atlixco y Copena mostraron los valores menores, mientras que Texas A&1308 y Tovarito presentaron los porcentajes de acidez mayores.

#### **2.5.4. Permeabilidad de las membranas celulares**

Las células eucarióticas son complejas, en parte, por la variedad de membranas intercelulares que las forman. Dichas membranas realizan funciones específicas en la célula (Rojas *et al.*, 2006), pero la membrana plasmática es de gran importancia para mantener la integridad y estabilidad celular (Uemura y Steponkus, 1999).

La membrana plasmática es una estructura macromolecular, químicamente compuesta por una doble capa lipídica, que funciona como barrera selectivamente permeable a proteínas, carbohidratos y agua, que le ayudan a mantener la estructura y organización de la membrana. Su principal función es controlar la entrada y salida de materiales de la célula (Stumpf y Conn, 1980; Yeagle, 1987).

Se ha documentado que las membranas celulares reaccionan a diversas condiciones inductoras de estrés (Shewfelt, 1992); esa respuesta incluye modificación de la composición química principalmente de los fosfolípidos de la bicapa, la actividad enzimática y el sistema de transporte a través de las membranas (Palta, 1990; Jian-Kang, 2002). Cuando el estrés es causado por la falta de humedad en el suelo o por daños por frío, se observa una deshidratación de los tejidos celulares (Uemura y Steponkus, 1999) y cuando el estrés es

causado por la salinidad, además de la pérdida de agua ocurre la plasmólisis (Jian-Kang, 2002; Munns, 2002). Tales alteraciones conllevan a la pérdida de la permeabilidad selectiva de las membranas celulares y la liberación de solutos; si el estrés es prolongado o incrementa su intensidad sucederá la muerte de la célula (Palta, 1990).

En relación con el sistema de transporte de las membranas, Tyerman *et al.* (1999) indican que a nivel de órganos y tejidos, el cierre de las acuaporinas inducido por cambios en el potencial hídrico, disminuye la conductividad hidráulica de las células y limita el crecimiento de los órganos en cualquier etapa de desarrollo; pero sin duda, el daño celular varía con el cultivar (Russell y Felker, 1987).

En distintos estudios se ha evaluado el daño causado en las membranas celulares por el déficit hídrico, a través de la cuantificación de la conductividad eléctrica de los iones liberados al medio de resuspensión de los tejidos (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003 y 2004; Abraham *et al.*, 2004; Tsougkrianis *et al.*, 2007). Dicha conductividad varía dependiendo de la carga eléctrica de las moléculas o iones liberados por los tejidos, de esta manera, si las moléculas son neutras la conductividad del medio no se altera pero se modifica el pH. La cantidad de electrolitos, el contenido de agua del tejido, así como el tamaño y la forma del segmento del tejido utilizado, el daño causado durante la preparación de la muestra y su duración en el medio acuoso, también son factores que afectan los cambios en la conductividad eléctrica y el pH (Prášil y Zámečník, 1998; Abraham *et al.*, 2004).

Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003) evaluaron el control en la liberación de electrolitos de las membranas radicales de frijol silvestre y domesticado en respuesta al déficit de humedad. Los autores determinaron que la liberación inicial de electrolitos fue rápida y estuvo seguida por una fase lenta y que el frijol domesticado mostró daños del 50 % cuando los potenciales hídricos del sustrato alcanzaron valores cercanos a -2.35 MPa, mientras que el silvestre no registró daños en ninguno de los potenciales evaluados (-0.03 a -2.35 MPa). Prášil y

Zámečník (1990 y 1998) encontraron resultados similares en hojas de nabo y trigo. Sánchez-Urdaneta *et al.* (2004) señalaron que los potenciales de agua bajos del sustrato no afectaron significativamente la longitud radical de plántulas de agave pero sí afectaron su peso fresco y el índice de daño se incrementó a 36 %. Tsougkrianis (2006) también evaluó la alteración en las membranas celulares provocadas por el potencial de agua del sustrato e indicó que los cultivares de maíz sensibles a la sequía presentaron menor control de la liberación de electrolitos por las membranas radicales cuando el potencial de agua del sustrato fue de -2.34 MPa, con índices de daño radical que fluctuaron entre 13.47 y 33.13 %, respecto a los cultivares tolerantes a la sequía, que mostraron mayor control en la salida de electrolitos, con daños entre 8.17 y 21.57 %.

#### **2.5.5. Componentes del potencial hídrico**

El potencial de agua ( $\Psi_A$ ) se define como la capacidad energética que tiene el agua para realizar un trabajo en un sistema, a temperatura y presión constantes (Stumpf y Conn, 1987; Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993; Díaz, 2002). En un sistema particular, el  $\Psi_A$  es la suma algebraica de varios componentes:  $\Psi_A = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m + \Psi_g$ , en donde  $\Psi_p$  es el potencial de presión que resulta de la presión hidrostática intracelular,  $\Psi_s$  es el potencial osmótico que depende de la concentración de solutos disueltos en la célula, disminuye la energía libre del agua y siempre es negativo;  $\Psi_m$  representa al potencial mátrico que resulta de la interacción entre las fuerzas capilares de las células y los tejidos y  $\Psi_g$  es el potencial gravitacional que está relacionado con la altura de la planta y la influencia de la gravedad (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993; Díaz, 2002).

En el  $\Psi_A$  intervienen diferentes fuerzas que se combinan para permitir que el movimiento del agua ocurra en un gradiente de mayor a menor  $\Psi_A$ . Si se considera que el  $\Psi_A$  del agua pura es cero, entonces en todos los sistemas el  $\Psi_A$  siempre será negativo (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993); convencionalmente se

expresa en unidades de presión como los megapascales (MPa), o de energía (joules  $\text{kg}^{-1}$ ) (Boyer, 1985), sus componentes más importantes son el  $\Psi_p$  y el  $\Psi_s$ . Entre más negativo sea el valor  $\Psi_A$ , el agua está menos disponible y por lo tanto su patrón de cambio establece que durante el día el  $\Psi_A$  alcanza su valor máximo al amanecer y el mínimo al medio día (Díaz, 2002).

De acuerdo con Sánchez-Díaz y Aguirreolea (1993) y Campbell (2004), los instrumentos frecuentemente utilizados para determinar el  $\Psi_A$  son los psicrómetros de termopar y la bomba de Scholander. El  $\Psi_s$  se determina mediante los psicrómetros de termopar u osmómetros. Los psicrómetros determinan la presión de vapor en condiciones de equilibrio entre los tejidos vegetales y la atmósfera, mientras que la bomba de Scholander se basa en la determinación del balance de presión entre la tensión de las columnas de agua en el tejido conductor de las plantas y la presión neumática que se aplica.

De acuerdo con Sánchez-Díaz y Aguirreolea, (1993), los procesos fisiológicos y metabólicos que más se afectan con la disminución del  $\Psi_A$  son el crecimiento celular, con énfasis en la expansión celular, la síntesis de la pared celular, fotosíntesis, acumulación de prolina y ácido abscísico. Según Sharp *et al.* (1990), los órganos de la plantas presentan diferentes respuestas a los cambios en el  $\Psi_A$ . Al respecto, Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003 y 2004), observaron que las plántulas de frijol silvestre y domesticado y agave continúan creciendo en  $\Psi_A$  extremos de -2.35 MPa; y Peña-Valdivia *et al.* (2005) y Tsoukrianis (2006), encontraron resultados similares en raíces de maíces tolerantes a la sequía.

#### **2.5.6. Efecto de la turgencia sobre las características mecánicas de la pared celular**

El crecimiento celular es el resultado de un incremento en el contenido de agua de la célula, debido al aumento de la presión de turgor que provoca que las paredes celulares se extiendan irreversiblemente y el volumen se incremente (Nonami *et*

*al.*, 1997). En ese proceso de crecimiento, el agua es uno de los factores más importantes, pues la diferencia de potenciales entre el suelo y la planta permite que el agua sea transportada para que pueda llevarse a cabo el incremento del volumen y la expansión celular (Hsiao y Liu-Kang, 2000), sin embargo, es necesario que en todas las células se incremente el turgor para que se mantenga un crecimiento coordinado (Kutschera, 1988).

De acuerdo con Palta (1990), existen diferentes factores que son los responsables de que se genere la presión de turgor, entre ellos, la diferencia de concentración de solutos entre la vacuola y el medio extracelular, la semipermeabilidad de las membranas y la rigidez relativa de la pared celular. A su vez, la presión de turgor regula la expansión celular, que se manifiesta como un incremento en volumen que tiene lugar en la vacuola (Cosgrove, 1993).

Una de las características más importantes de la pared celular es la extensibilidad, capacidad que le permite extenderse irreversiblemente durante el crecimiento (Cosgrove, 1993). Esa expansión se da como consecuencia de la síntesis de nuevos componentes químicos y de la deformación mecánica causada por la presión de turgor interno de la célula, lo que provoca cambios en las fuerzas físicas en el interior de la pared y las fuerzas externas que la afectan, así la síntesis de compuestos favorecen el crecimiento transversal (engrosamiento), mientras que el turgor propicia la expansión del área celular (Von *et al.*, 2001). Debido a esto, el primer cambio físico que ocurre es el ablandamiento de la pared y el alargamiento se da en segundo plano, como resultado de la absorción de agua por la pared relajada (Cosgrove, 1993).

Cuando las plantas crecen con déficit de agua, se altera el transporte de solutos y muchos procesos biomecánicos, con una disminución consecuente en el crecimiento, que se atribuye a la pérdida de turgor (Nonami *et al.*, 1997). En este caso, el ajuste osmótico se desarrolla rápidamente y favorece la absorción de agua, con lo que se recupera parcialmente la turgencia y el crecimiento se mantiene (Nonami y Boyer, 1989; Turner, 1997; Hsiao y Liu-Kang, 2000).

El primer proceso que se afecta con el déficit hídrico es el alargamiento

celular (Boyer, 2001) y aunque las plantas tienen la capacidad de recuperar el turgor en las zonas de expansión celular, no existe una relación directa entre la tasa de elongación y el turgor (Frensch y Hsiao, 1994). De acuerdo con Meshcheryakov *et al.* (1992), cuando vuelve a haber disponibilidad de agua en el ambiente, el turgor se recupera gradualmente, llenando del interior de la célula hacia la periferia de los tejidos.

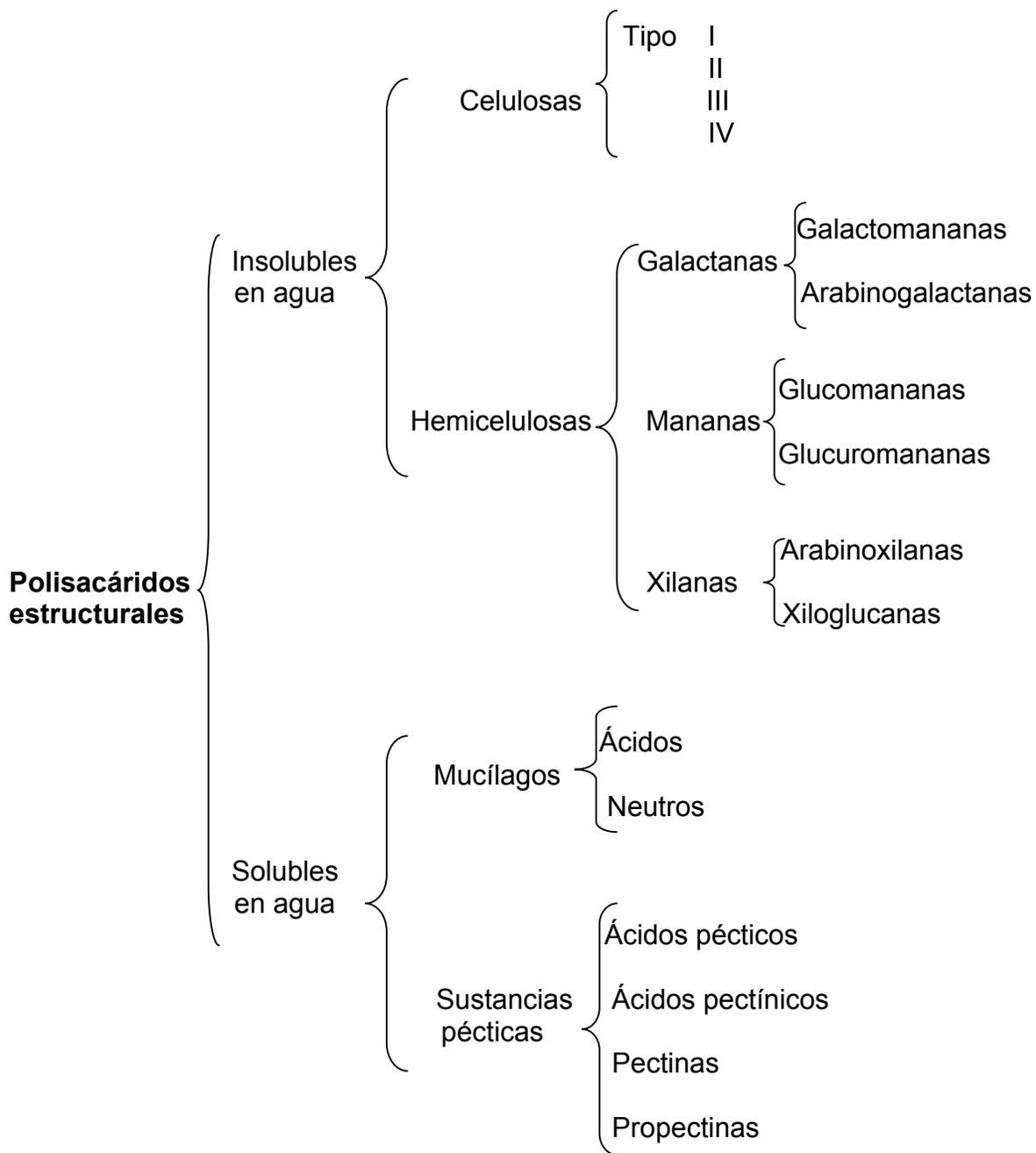
## 2.6. Polisacáridos estructurales

### 2.6.1. Características y clasificación

Los polisacáridos son carbohidratos de peso molecular alto que se encuentran en los tejidos vegetales (Nantel, 1999). Se clasifican en estructurales (principalmente de las paredes celulares y de la lámina media), como celulosa, hemicelulosa y pectinas, y de reserva, como el almidón (Binns, 2003). A la vez, los polisacáridos estructurales se clasifican en disponibles o glicémicos y no disponibles o no glicémicos. Los carbohidratos glicémicos son digeridos y absorbidos en el tracto digestivo, mientras que los no glicémicos o estructurales no son metabolizables por el organismo humano (Hopkins *et al.*, 2003; Englyst y Englyst, 2005). Estos últimos pueden ser solubles o insolubles en agua, constituyen el 90 % de las paredes celulares (Cuadro 2.5) (Englyst *et al.*, 1994) y forman parte de la fibra alimenticia; entre ellos se encuentran las pectinas, celulosas, hemicelulosas y mucílagos (Nantel, 1999; Hopkins *et al.*, 2003).

**Pectinas.** Son heteropolisacáridos coloidales formados por cadenas lineales de ácido D-galacturónico unido por enlaces glucosídicos  $\alpha$  (1-4) en los que los grupos carboxilo pueden estar esterificados con radicales metilo (Williamson, 1991). Se depositan principalmente en la lámina media de la pared celular donde ejercen una función cementante (Goycoolea y Cárdenas, 2003). Se encuentran en todos los tejidos vegetales (Peña-Valdivia y Ortega-Delgado, 1986) pero su proporción disminuye en tejidos lignificados (Kamnev *et al.*, 1998).

**Cuadro 2.5.** Clasificación de los polisacáridos estructurales de la pared celular.



Fuente: Elaboración propia con datos tomados de García y Peña (1995), Latham (1997), Alkorta *et al.* (1998), Clifford *et al.* (2002), Galati *et al.* (2002), Hopkings *et al.* (2003) y Malainine *et al.* (2003).

El contenido de pectinas en los nopalitos es notablemente variable entre cultivares comerciales. Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2006) cuantificaron las pectinas de los nopalitos crudos de 13 cultivares comerciales de nopal (*Opuntia* spp.) y determinaron que la pectina cruda extraída con oxalato de amonio como “quelante de iones calcio”, de nopalito crudo fluctuó significativamente desde 5 % (en ‘Texas’) hasta cerca de 15 % (en ‘Copena V1’ y ‘Blanco Espinoso’). Las citadas autoras también cuantificaron el cambio del contenido de pectinas debido a la cocción de cuatro cultivares de nopalitos. Con la cocción el incremento del contenido de pectina cruda (de 6 a 11 %) de los nopalitos fue significativo sólo en uno de los cuatro cultivares evaluados (Milpa Alta), mientras que en los otros tres los incrementos medios (de 6 a 10.5 %) no fueron significativos. Al respecto, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) señalaron que el incremento aparente de las pectinas y otros polisacáridos debido a la cocción, es resultado de la solubilización de diferentes compuestos químicos en el medio de cocción, como mucílago y minerales.

**Mucílago.** El mucílago está conformado por polisacáridos pécticos de composición compleja, con un peso molecular de  $3 \times 10^6$  Daltones, su molécula posee una cadena hidrocarbonada central o principal formada por ácido- $\beta$ -D-galacturónico (1,4) y  $\alpha$ -L-ramnosa (1,2) con diferentes unidades de L-arabinosa, D-galactosa y D-xilosa, las cadenas laterales contienen  $\beta$ -D-galactosa (1-6) y residuos de L-ramnosa (Cárdenas *et al.*, 1997). Son de consistencia viscosa cuando están hidratados y son solubles en agua (Sutton *et al.*, 1981; Hopkings *et al.*, 2003). Se sintetizan en células especializadas que los excretan hacia el apoplasto para contribuir a la retención de agua durante la fase inicial de deshidratación de los tejidos (Nobel, 1995), desempeñan un papel importante en la regulación del calcio en las plantas (García y Peña, 1995) y su contenido fluctúa aún entre variantes de un mismo género y especie (Malainine *et al.*, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006).

Específicamente, en nopalito de 13 cultivares comerciales de *Opuntia* spp. Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2006) determinaron que como en el caso de las pectinas, el contenido de mucílago varía ampliamente entre cultivares desde cerca de 4 % (en 'Atlixco') hasta 8.6 % (en 'Toluca' y 'Tovarito'). Además, señalaron la importancia del mucílago en los nopalitos como carácter de calidad, pues frecuentemente la cantidad de mucílago es determinante para la aceptabilidad del cultivar entre los consumidores (Razo y Sánchez, 2002; Huerta y Montes, 2003); también indicaron que el contenido de mucílago podría ser un criterio de selección de los nopalitos como materia prima para la manufactura de ciertos productos.

**Hemicelulosas.** Son polímeros heterogéneos formados principalmente por cadenas  $\beta$  (1-4) de ácido metilglucurónico, arabinosa, fucosa, galactosa, glucosa, manosa o xilosa. Son clasificadas en dependencia de la composición; así, se dividen en galactanas, mananas y xilanas (Clifford *et al.*, 2002; Hopkings *et al.*, 2003). Las galactanas son cadenas largas de polisacáridos, formadas por unidades de galactosa unidas por enlaces glucosídicos  $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4 y ramificaciones de disacáridos de arabinosa o galactosa y se encuentran principalmente en coníferas. Las mananas son el principal tipo de hemicelulosa de las paredes secundarias de las gimnospermas. Las xilanas abundan en la pared primaria de las monocotiledóneas, su cadena principal la constituyen las  $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4 xilosas acetiladas que pueden tener sustituyentes de arabinosa y xilosa (García y Peña, 1995; Hopkins *et al.*, 2003; Habibi *et al.*, 2005).

Las hemicelulosas forman otro grupo de polisacáridos relativamente abundante en nopalito y variable entre los cultivares comerciales. Debido a que existen diferentes métodos de extracción, purificación e identificación de estos polisacáridos, la comparación entre tejidos o cultivares frecuentemente es poco segura. En relación con esto, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) aplicaron en nopalito la metodología de extracción descrita por Peña-Valdivia y Ortega-Delgado (1984 y 1986), e identificaron y cuantificaron los grupos de hemicelulosas tipo A y tipo B, las débilmente y fuertemente unidas descritas por Wakabayashi

(2000) y Lashbrook (2005). Así, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) señalaron que las hemicelulosas tipo A fueron significativamente variables (entre 3.2 y 6.7 %) entre los diez cultivares que evaluaron, en contraste con las tipo B que fueron igual entre ellos (8.3 % en promedio). Además, las mismas investigadoras determinaron que el contenido de hemicelulosas débilmente unidas de los nopalitas de un grupo de 13 cultivares fue notablemente más variable desde 2.7 % (en Copena V) hasta 10.7 % (en Polotitlán) y que las hemicelulosas fuertemente unidas alcanzaron proporciones de 2.0 % (en 'Milpa Alta') a 4.7 % (en 'Blanco Espinoso' y 'Solferino').

**Celulosas.** Son homopolímeros no ramificados de  $\alpha$ -D-glucosa con más de 15,000 uniones de residuos de D-glucopiranosas,  $\alpha$ -L-arabinosa,  $\alpha$ -L-fucosa,  $\alpha$ -L-ramnosa,  $\beta$ -D-apiosa,  $\beta$ -D-galactosa,  $\beta$ -D-glucosa,  $\beta$ -D-manosa (Hopkins *et al.*, 2003). Forman parte de las células del parénquima en cladodios y de la fibra en las espinas, se unen fuertemente con las xiloglucanas para formar microfibrillas paralelas de 0.4 mm de longitud y de 6 a 10  $\mu$ m de diámetro (Malainine *et al.*, 2003) y son componentes importantes de la fibra alimentaria (Latham, 1997). Las celulosas son los polisacáridos más abundantes, su estructura, tamaño y orientación modifican las propiedades de la pared celular (García y Peña, 1995; Hernández y Gallardo, 1998). Son insolubles en agua, aunque los grupos sustituyentes pueden incrementar su solubilidad para que sean parcialmente degradados en el colon por bacterias celulóticas (Hopkins *et al.*, 2003). Su contenido varía entre 40 y 45 % del peso seco en especies leñosas pero difiere entre órganos, tejidos, variedades, especies y etapas fenológicas (García y Peña, 1995).

En contraste con los tejidos de las especies leñosas, en los nopalitas, por ser tejidos jóvenes, el contenido de celulosa es bajo, aunque variable como los otros polisacáridos estructurales y alcanza valores entre 4 y 15 %, pero los valores más frecuentes están alrededor de 12 y 13 % (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004).

### **2.6.2. Propiedades físicas y químicas de los polisacáridos estructurales**

Por sus características físico-químicas, el mucílago es un hidrocoloide que no forma geles en la presencia de calcio (Goycoolea y Cárdenas, 2003). “Captura” partículas y moléculas como metales pesados y coliformes (Sáenz, 2006). Una de sus funciones más importantes en las plantas es la retención de agua y de acuerdo con Sutton *et al.* (1981) su contenido en cactáceas se incrementa variablemente con la sequía.

Las pectinas solubles en agua, son sustancias viscosas cuando están hidratadas, son susceptibles a la fermentación por bacterias en el tracto digestivo (Hopkins *et al.*, 2003), forman geles cálcicos, con nivel de esterificación bajo, o geles ácidos, con nivel de esterificación alto de las moléculas, esta característica determina la plasticidad de las paredes celulares en los primeros estadios de crecimiento de las plantas (García y Peña, 1995; Alkorta *et al.*, 1998).

Se ha determinado que por sus características fisicoquímicas las hemicelulosas incrementan la plasticidad y porosidad de la pared celular, lo que permite que se lleve a cabo el intercambio de metabolitos y el flujo de moléculas de agua entre las células (García y Peña, 1995). En algunas leguminosas que almacenan estos polisacáridos, se ha determinado que intervienen en la absorción y distribución de agua durante la germinación y protegen a las semillas contra daños mecánicos y al embrión de la deshidratación (Reid, 1985).

La celulosa determina las propiedades mecánicas y anisotrópicas de las paredes celulares; entre las características químicas más sobresalientes de este polisacárido está su gran resistencia a la hidrólisis química. Se ha señalado la relación directa entre la longitud de las fibras de celulosa en las paredes celulares secundarias y la estabilidad y resistencia mecánica de éstas; además, la celulosa presenta mayor organización y arreglo paralelo en las paredes secundarias respecto a las paredes celulares primarias, en las que el tamaño de las moléculas es variable, con una distribución bifásica y cumple con funciones diferentes en las paredes secundarias (García y Peña, 1995; Malainine *et al.*, 2003).

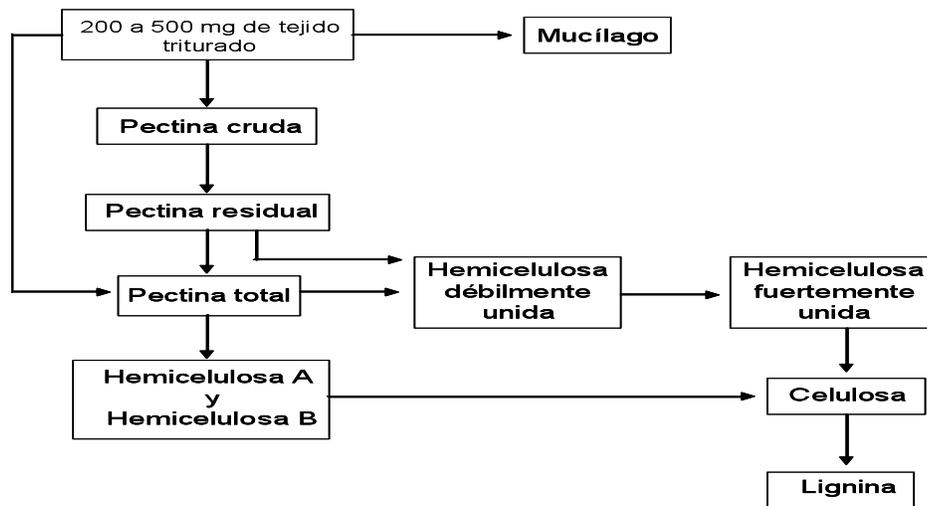
### **2.6.3. Métodos de extracción**

La extracción, purificación y cuantificación de los polisacáridos estructurales puede realizarse con métodos gravimétricos y químicos. Los métodos gravimétricos consisten en eliminar los componentes celulares que no constituyen la pared celular por medio de enzimas y/o diversos compuestos químicos, con lo que el material remanente corresponde a los polímeros de las paredes celulares (Marlett, 1990). Luego, estos componentes pueden ser purificados (parcial o exhaustivamente), deshidratados y pesados (Peña-Valdivia y Ortega-Delgado, 1984 y 1986).

Frecuentemente, los métodos gravimétricos son complementados con procedimientos químicos que tienen como base la hidrólisis ácida, alcalina o enzimática de los polisacáridos de la pared celular (Phatak *et al.*, 1988). La más común es la hidrólisis ácida que se lleva a cabo con ácido clorhídrico, nítrico o sulfúrico a temperaturas de 60 a 100 °C y pH de 1.8 a 3.0, durante 30 a 120 minutos (Miyamoto y Chang, 1992; Tosi *et al.*, 1998). Los azúcares que se liberan se cuantifican y se caracterizan por medio de la cromatografía líquida de gases, cromatografía líquida de alta resolución, espectrofotometría, colorimetría y cromatografía en papel (Englyst *et al.*, 1992; Lamghariel *et al.*, 1998; Nantel, 1999). En el residuo se hidroliza la celulosa con ácido sulfúrico al 72 % a temperatura ambiente (Marlett, 1990).

Los métodos químicos son más confiables que los gravimétricos pero si la hidrólisis no se realiza completamente o la precipitación de los polisacáridos solubilizados de las paredes celulares con etanol o acetona no es adecuada, se obtendrán resultados erróneos, por lo que resulta conveniente combinar ambos tipos de metodologías (García y Peña, 1995; Zambrano *et al.*, 1998).

En nopalitos crudos y cocidos y tunas se han logrado avances en la extracción y cuantificación de polisacáridos con la combinación de métodos de extracción en secuencia, purificación por diálisis o lavado acuoso o etanólico y liofilización (Figura 2.1) propuestos y aplicados por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006).



**Figura 2.1.** Secuencia de extracción de polisacáridos de nopalito y tuna (*Opuntia* spp.). Tomado de Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004).

El mucílago se extrae por ebullición del tejido en agua y se precipita con acetona o etanol (Sutton *et al.*, 1981; Cárdenas *et al.*, 1997). Las pectinas son extraídas por ebullición en agua o con un agente quelante de iones  $\text{Ca}^{2+}$ , como ácido etiléndiamino tetra-acético u oxalato de amonio (Peña-Valdivia y Ortega-Delgado, 1984 y 1986; Camejo *et al.*, 1996; Habibi *et al.*, 2003); se precipitan con alcohol etílico, isopropanol, isobutanol, cetonas o sales minerales (Piñera *et al.*, 1996) y se purifican por diálisis con agua desionizada (Peña-Valdivia y Ortega-Delgado, 1984 y 1986; Peña y Sánchez, 2006).

Las hemicelulosas débilmente unidas tipo A y B, son solubilizadas con agua caliente o hidróxido de sodio o potasio al 5 % y las hemicelulosas fuertemente unidas A y B con hidróxido de potasio al 24 %, la precipitación de las hemicelulosas débil y fuertemente unidas se lleva a cabo con etanol frío y se purifican de la misma manera que las sustancias pécticas (Peña-Valdivia y Ortega-Delgado, 1984 y 1986; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004).

La celulosa se extrae por lavado acuoso del residuo vegetal remanente de la extracción del mucílago, pectinas y hemicelulosas (Malainine *et al.*, 2005) y puede ser cuantificada después de deshidratarla (método gravimétrico) o por cuantificación de la glucosa (por colorimetría o cromatografía de gases o de alta

resolución) liberada después de la hidrólisis de dicho residuo con ácido clorhídrico. La lignina puede ser identificada en el extracto de celulosa (después de haber eliminado mucílago, pectinas y hemicelulosas) por tinción con solución de fluoroglucinol al 10 % en etanol y ácido clorhídrico concentrado aplicado directamente sobre la muestra de acuerdo con lo descrito por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004), o por método gravimétrico, después de haber eliminado la celulosa.

#### **2.6.4. Importancia de los polisacáridos estructurales en la fisiología humana**

El conjunto de polisacáridos que conforman gran parte de la fibra dietética (o alimenticia) forman parte de las paredes celulares de los tejidos vegetales, donde cumplen una función estructural, además de proporcionar rigidez y firmeza. Existe evidencia experimental que muestra la relación entre las propiedades físicoquímicas de la fibra dietética y su efecto en la fisiología de animales y humanos que la consumen (Derivi *et al.*, 1998), por lo que actualmente es de interés entre médicos, nutriólogos y tecnólogos en alimentos (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006). Así, se ha documentado que algunos de los componentes aislados de la fibra dietética o la fibra alimenticia de cierta composición, son útiles en el control de peso corporal, diabetes y arterosclerosis, pueden prevenir o reducir la incidencia de cáncer, enfermedades cardiovasculares, constipación y hemorroides, aceleran los procesos de cicatrización, entre otros (Duque *et al.*, 1998; Pak *et al.*, 1998; Ruales y Zumba, 1998).

La fibra soluble incluye algunos tipos de hemicelulosas, gomas, mucílagos, pectinas y polisacáridos de reserva de las plantas. Se caracteriza porque puede ser fermentada por bacterias en el colon, con la producción de dióxido de carbono, hidrógeno y ácidos grasos de cadena corta que pueden ser absorbidos y metabolizados (Hernández y Gallardo, 1998). Sus principales fuentes son los frutos (5 y 20 %) y leguminosas (14 %). Además, Peña-Valdivia y Sánchez-

Urdaneta (2004 y 2006) documentaron contenidos elevados de los componentes de la fibra soluble en nopalitos de 13 cultivares de *Opuntia* spp.

A la fibra soluble se le atribuyen efectos hipolipidémicos, hipoglicémicos e hipocolesterolémicos; se sabe que incrementa la viscosidad del jugo gástrico en el estómago, disminuye la velocidad de mezclado y absorción de nutrientes y es una opción para el tratamiento de la obesidad (Ruales y Zumba, 1998; Zambrano *et al.*, 1998).

La fibra insoluble ésta conformada por la celulosa, algunas fracciones de hemicelulosas y lignina (compuesto polifenólico y no carbohidrato). La fibra insoluble es abundante en cereales (35 %), hortalizas (16 y 30 %) y leguminosas frescas (14 a 33 %) (Ruales y Zumba, 1998; Herrera *et al.*, 1998), pero en nopalito es poco abundante, en contraste con la fibra soluble (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004). A diferencia de la fibra soluble, la insoluble es poco susceptible a la degradación por procesos de fermentación (Hernández y Gallardo, 1998). Sus principales efectos fisiológicos en los humanos son la regulación del funcionamiento intestinal, pues reduce el tiempo de tránsito de los alimentos y previenen la incidencia de enfermedades gastrointestinales, cáncer de colon y constipación intestinal (Zambrano *et al.*, 1998).

La lignina es uno de los componentes indeseables de la fibra insoluble, pues se considera componente antifisiológico (García y Peña, 1995). Al respecto, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) determinaron la ausencia de lignina en los nopalitos de 13 cultivares comerciales.

La respuesta fisiológica al consumo de polisacáridos estructurales depende de la cantidad y de la fuente de obtención de la fibra (Wittig *et al.*, 1998). Al respecto, Alarcón *et al.* (2003) señalaron que las especies más utilizadas para tales propósitos son *O. ficus-indica* y *O. streptacantha*. Aunque Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) señalaron que *O. ficus-indica* es la más estudiada, es probable que el desconocimiento de la gran cantidad de especies sea el motivo de su demanda menor.

Diversos autores han hecho hincapié en los usos diversos de los polisacáridos estructurales, pues también son componentes esenciales en la fabricación de diversos productos en la industria farmacéutica, cosmetológica y forrajera (Nantel, 1999; Galati *et al.*, 2002; Corrales y Flores, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006).

## 2.7. Literatura citada

- Abraham, E. M.; B. Huang; S. A. Bonos; W. A. Meyer. 2004. Evaluation of drought resistance for Texas Bluegrass, Kentucky Bluegrass and their hybrids. *Crop Science*. 44: 1746-1753.
- Acevedo, E.; I. Badilla; P. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant. Physiology*. 72: 775-780.
- Adams, P.; D. Nelson; S. Yamada; W. Chmara; R. G. Jensen; H. J. Bohnert. 1998. Growth and development of *Mesembryantemum crystallinum* (Aizoaceae). *New Phytol*. 138: 171-190.
- Aguilar B., G. 1991. Contribuciones al conocimiento del nopal (*Opuntia* spp.). Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. 24 p.
- Aguilar B., G.; C. B. Peña-Valdivia; S. Chávez F.; M. T. Colinas L. 1998. Actividad de la fosfoenolpiruvato carboxilasa en *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller y su variación con la edad y la hora del día. *Quaderni di Botanica Ambientale e Applicata*. 6: 117-123.
- Aguilar B., G.; C. B. Peña-Valdivia. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por la sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29 (3): 231-237.
- Alkorta, I.; C. Garbisu; M. J. Llama; J. L. Serra. 1998. Industrial applications of pectic enzymes: a review. *Process Biochem*. 33: 21-28.
- Alarcon A., F. J.; A. Valdés Z.; S. Xolalpan M.; T. Banderas D.; M. Jiménez E.; E. Hernández G.; R. Román R. 2003. Hypoglycemic activity of two polysaccharides isolated from *Opuntia ficus-indica* and *O. streptacantha*. *Proc. West. Pharmacol. Soc*. 46: 139-142.
- Anaya P., M. A. 2001. History of the use of *Opuntia* as forage in Mexico. *In*: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). *Cactus (Opuntia spp.) as Forage*. FAO. *Plant Production and Protection*. Paper 169. pp. 5-12.
- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber. Portland. OR, EUA. 776 p.

- Ángeles M., A.; S. Godínez R.; M. E. Ramírez O.; L. González C. y A. Bernardino N. 2006. Obtención de un aderezo tipo mayonesa sin colesterol a partir de nopal (*Opuntia robusta* Wendl). *Salud Pública y Nutrición*. 7 (4): 25.
- Arias, M.; S. H. Arreola N. 1995. Consideraciones sobre *Opuntia decumbens* Salm-Dick. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 40: 86-92.
- Barbera, G. 1995. History, economic and agroecological importance. *In*: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds). *Agroecology, cultivation and uses of cactus pear*. FAO. *Plant Production and Protection*. Paper 132. pp. 1-11.
- Bernardino N., A.; S. Filardo K.; L. González C. 2006. Obtención de mermelada de nopal baja en calorías. *Salud Pública y Nutrición*. 7 (4): 23.
- Binns, C. 2003. Consume only moderate amounts of sugars and foods containing added sugars. *Journal of the HEIA*. 10 (2): 27-37.
- Boke, N. H. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *Bioscience*. 30 (9): 605-610.
- Bowers, J. E. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii* Bull. *Torrey Bot. Club*. 123: 34-40.
- Boyer, J. S. 1985. Water transport. *Annual Review of Plant Physiology*. 36: 473-516.
- Bravo, H. H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 743 p.
- Bravo H., H.; M. H. Sánchez. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 735 p.
- Bravo, H. H.; L. Sheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. CONACYT-Fondo de Cultura Económica. México. 233 p.
- Borrego E., F.; N. Burgos V. 1986. *El nopal*. UAAAN. Coah., México. 2002 p.
- Boyer, J. S. 2001. Growth-induced water potentials originate from wall yielding during growth. *Journal of Experimental Botany*. 52 (360): 1483-1488.
- Camejo de A., C.; A. Ferrer; B. de Ferrer; J. Peña; M. Cedeño. 1996. Extracción y caracterización de pectina en limones injertados de la región Zuliana. *Facultad de Agronomía (LUZ)*. 13: 641-645.
- Camejo de A., C.; A. Ferrer; B. de Ferrer; J. Peña; M. Cedeño. 1996. Extracción y caracterización de pectina en toronjas de la región Zuliana. *Facultad de Agronomía (LUZ)*. 13: 647-652.
- Campbell, G. S. 2004. Soil water potential measurement: an overview. *Irrigation Science*. 9 (4): 265-273.

- Cantwell, M.; A. Rodríguez F.; F. Robles C. 1992. Postharvest physiology of prickly pear cactus stems. *Scientia Horticulturae*. 50: 1-9.
- Cárdenas, A.; I. Higuera C.; F. M. Goycoolea. 1997. Rheology and agregation of cactus (*Opuntia ficus-indica*) mucilage in solution. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 2: 152-159.
- Cárdenas, A.; W. M. Arguelles; F. M. Goycoolea. 1998. On the possible role of *Opuntia ficus-indica* mucilage in lime mortar performance in the protection of historical building. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 3: 1-8.
- Clifford, S. C.; S. K. Arndt; M. Popp; H. G. Jones. 2002. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stres. *Journal of Experimental Botany*. 53 (36):131-38.
- Corrales, G. J.; Flores, V. C. A. 2003. Nopalitos y tunas, producción, comercialización, poscosecha e industrialización. CIESTAAM, Universidad Autónoma Chapingo. 225 p.
- Corrales, J.; C. B. Peña-Valdivia; Y. Razo M; M. Sánchez H. 2004. Acidity modification associated to hour of the day of cut and elapsed time since harvest, and pH-buffer capacity in nopalitos (*Opuntia* spp.). *Postharvest Biology and Technology*. 32 (2): 169-174.
- Cosgrove, D. J. 1993. Wall extensibility: its nature, measurement and relationship to plant cell growth. *New Phytol*. 124: 1-23.
- Cummings, J. H.; M. E. Laurie; E. A. Magee. 2004. Dietary carbohydrates and health: do we still need the fiber concept?. *Clinical Nutrition Supplements*. 1(2): 5-17.
- Cushman, J. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environment. *Plant Physiol*. 127: 1439-1448.
- Cushman, J. C.; A. M. Borland. 2002. Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant Cell and Environment*. 25: 295-310.
- Del Valle, V.; P. Hernández-Muñoz; A. Guarda; M. J. Galotto. 2005. Development of a catus-mucilage edible coating (*Opuntia ficus-indica*) and its aplicaciones to extend strawberry (*Fragaria ananassa*) shelf-life. *Food Chemistry*. 91: 751-756.
- Derivi, S. C. N.; M. H. M. Méndez; A. M. S. Albino; A. D. Francisconi; G. C. S. Carvalho. 1998. Dietary fiber and availability of minerals Ca and Fe in vegetables. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 69-77.
- Díaz M., D. H. 2002. Fisiología de árboles frutales. Edit. AGT. México, D. F. pp. 361-380.

- Dodd, A.; A. Borland; R. Haslam; H. Griffiths; K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany*. 53: 559-580.
- Duque, R. L.; N. Y. Gallardo; M. A. Santoyo; P. Ma. E. Sánchez. 1998. Efectos fisiológicos de seis tipos de fibras dietéticas sobre el volumen fecal en ratas Wistar. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 79-85.
- Duque, R. L.; N. Y. Gallardo; M. A. Santoyo; P. Ma. E. Sánchez. 1998. Estudio del efecto de diferentes niveles de adición de las fibras de salvado, trigo y betabel sobre el bolo fecal. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 135-141.
- Englyst, H. N.; S. M. Kingman; J. H. Cummings. 1992. Classification and measurement of nutritionally important starch fractions. *European Journal of Clinic Nutrition*. 46 (2): 533-550.
- Englyst, H. N.; M. E. Quigley; G. J. Hudson. 1994. Determination of dietary fiber as non-starch polysaccharides with gas-liquid chromatographic, high-performance liquid chromatographic or spectrophotometric measurement of constituent sugar. *Analyst*. 119 (7): 1497-1509.
- Englyst, K. N.; Englyst H. N. 2005. Carbohydrate bioavailability. *Br. Journal Nutrition*. 94 (1): 1-11.
- Figuerola, F.; M. L. Hurtado; A. M. Estévez; I. Chiffelle; F. Asenjo. 2005. Fibre concentrates from apple pomace and citrus peel as potencial fibre sources for food enrichment. *Food Chemistry*. 91: 395-401.
- Flores H., A.; S. Murillo, M. Borrego E.; J. L. Rodríguez O. 1995. Variación de la composición química en estratos de plantas de 20 variedades de nopal. *In*: E. Pimienta-Barrios, C. Neri-Luna, A. Muñoz U. & F. Huerta M. (eds). *Memorias del 6º Congreso Nacional y 4º Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Guadalajara, Jal. México. pp. 110-115.
- Flores V., C. A.; J. M. de Luna E.; P. P. Ramírez M. 1995. Mercado mundial del nopalito. ASERCA-UACH-CIESTAAM. 115 p.
- Flores H., A.; C. B. Peña-Valdivia; G. Aguilar B. 1999. Características bioquímicas del nopal y su modificación por altas temperaturas y déficit de agua. *In*: *Memorias del VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del nopal*. S. L. P., México. pp. 139-169.
- Flores V., C. A. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Reporte de Investigación No. 58. CIESTAAM. 28 p.
- Flores V., C. A. 2004. Discurso de bienvenida. *In*: *Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico*. Universidad Autónoma Chapingo.

- Flores V., C. A. 2004. Los nopales y la lucha contra la desertificación. *In*: G. Esparza F., R. D. Valdés C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 167-182.
- Flores, A. 2006. Tortilla de Nopal. Diabetes: medicina, noticias, educación y diabetes. Noticias del 2 de agosto.  
<http://www.diabesidad.com/2006/08/02/tortilla-de-nopal>.
- Frensch, J.; T. C. Hsiao. 1994. Transient responses of cell turgor and growth of maize roots as affected by changes in water potencial. *Plant Physiol.* 104: 247-254.
- Galati, E. M.; S. Pergolizzi; N. Miceli; M. T. Monforte; M. M. Tripodo. 2002. Study on the increment of the production of gastric mucus in rats treated with *Opuntia ficus indica* (L.) Mill cladodes. *Journal of Ethnopharmacology.* 83 (3): 229-233.
- García de C., V.; P. Nobel. 1986. Modelling of PAR interception and productivity of a prickly pear cactus, *Opuntia ficus-indica* L. at various spacing. *Agron. Journal.* 78: 80-85.
- García H., E. del R.; C. B. Peña V. 1995. La pared celular. Componente fundamental de las células vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. México. 96 p.
- Geydan, T. D.; L. M. Melgarejo. 2005. Metabolismo ácido de las crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana.* 10 (2): 3-15.
- Goldstein, G.; J. K. E. Ortega; A. Nerd; P. S. Nobel. 1991. Diel patterns of water potencial components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted. *Plant Physiology.* 95: 274-280.
- González R., H.; I. Cantú S. 2001. Adaptación a la sequía de plantas arbustivas de matorral espinoso tamaulipeco. *Ciencia UANL.* 4 (4): 454-461.
- Goycoolea, F. M.; A. Cárdenas. 2003. Pectins from *Opuntia* spp: a short review. *Journal of the Professional Association for Cactus Development.* 5: 17-29.
- Granados S., D.; A. D. Castañeda P. 2003. El Nopal. Historia, fisiología, genética e importancia frutícola. 4<sup>ta</sup> reimpresión. Editorial Trillas. 227 p.
- Guzmán. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM y la Comisión Nacional para el Comercio y Uso de la Biodiversidad. México. 315 p.
- Habibi. Y.; A. Heyraud; M. Mahrouz; M. R. Vignon. 2003. Structural features of pectic polysaccharides from the skin of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. *Carbohydrate Polymer.* 51: 77-83.

- Habibi. Y.; A. Heyraud; M. Mahrouz; M. R. Vignon. 2005. Arabinan-rich polysaccharides isolated and characterized from the endosperm of the seed of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruit. *Carbohydrate Polymers*. 60 (3): 319-329.
- Habibi. Y.; A. Heyraud; M. Mahrouz; M. R. Vignon. 2005. D-xylans from seed endosperm of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. *Comptes Rendus Chimie*. 8: 1123-1128.
- Hernández H., A. D.; Y. Gallardo N.; G. Chamorro C. 1998. Caracterización de la fibra de nopal por medio de su respuesta fisiológica. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 215-230.
- Herpich, W.; K. Peckmann. 2000. Influence of drought on mitochondrial activity, photosynthesis, nocturnal acid accumulation and water relations in the CAM plants *Prenia sladeniana* (me-type) and *Crassula lycopodiodes* (pepck-type). *An. Bot.* 86: 611-620.
- Herrera, I.; E. Gonzáles; J. Romero. 1998. Fibra dietética soluble, insoluble y total en leguminosas crudas y cocidas. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 149-155.
- Hopkins, M. J.; H. N. Englyst; M. S. Macfarlane; E. Furrie; G. T. Macfarlane; A. J. McBain. 2003. Degradation of cross-linked and non-cross-linked arabinoxylans by the intestinal microbiota in children. *Appl. Environ Microbiol.* 69 (11): 6354-60.
- Hsiao, T. C.; X. Liu-Kang. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*. 51 (350): 1595-1616.
- Huerta G., A.; M. I. Montes de la R. 2003. Contenido de mucílago de 10 variantes de nopalito (*Opuntia* spp.) y su efecto en las propiedades físicas y texturales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ingeniería Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. México. 82 p.
- Inglese, P.; G. Gugliuzza; G. Liguori. 2004. Cactus pear fruit production: from knowledge to development. *In*: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). *El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 89-108.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 1994. Nopal verdura. *Opuntia* spp. México, D. F. 31 p.
- Jian-Kang, Z. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 53: 247-273.
- Kamnev, A. A.; M. Colina; J. Rodríguez; N. M. Ptitchkina; V. V. Ignatov. 1998. Comparative spectroscopic characterization of different pectins and their sources. *Food Hydrocolloids*. 12: 263-271.

- Kiesling, R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. Journal of the Professional Association for Cactus Development. 3: 50-59.
- Kumar, A.; D. P. Singh. 1994. Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. Field Crop Research. 37: 95-101.
- Kutschera U., B. W. 1988. Growth, in vivo extensibility and tissue tension in developing pea internodes. Plant Physiol. 86: 306-311.
- Lakso, A. N. 1979. Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104: 58-60.
- Lamghariel K., R.; C. Villaume; E. Boustani; Y. Sauvaire; L. Méjean. 1998. Composition of pulp, skin and seeds of prickly pears fruit (*Opuntia ficus-indica*). Plant Food for Human Nutrition. 52: 263-270.
- Lashbrook, C. C. 2005. New insights into cell wall disassembly during fruit ripening. Stewart Postharvest Review. 3 (2): 1-18.
- Latham M., C. 1997. Human nutrition in the developing world. Food and Nutrition Series. No. 29. Chapter 9. Macronutrients: carbohydrates, fats and proteins. FAO, ROME. 26 p.
- Leuenberger, B. 1991. Interpretation and typification of *Cactus ficus-indica* L. and *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). Taxon. 40: 621-627.
- López G., J. J.; J. L. Elizondo. 1990. Aprovechamiento actual del nopal forrajero (*Opuntia* spp.) en el sur de Coahuila. In: López M., J. L. y M. J. Ayala (eds). Memorias de la 3ra Reunión Nacional y Primera Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. UAAAN. Saltillo, Coah. México. p. 96.
- López G., J. J.; J. M. Fuentes R.; A. Rodríguez G. 2001. Production and use of *Opuntia* as forage in Northern Mexico. In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 29-36.
- Luo, Y.; N. S. P. 1993. Growth characteristics of newly initiated cladodes of *Opuntia ficus-indica* as affected by shading, drought and elevated CO<sub>2</sub>. Physiological Plantarum. 87 (4): 467-474.
- Luttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism. Ann. Bot. 93: 629-652.
- Malainine, M. E.; A. Dufresne; D. Dupeyre; M. Mahrouz; R. Voung; M. R. Vignon. 2003. Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterization. Carbohydrate Polymers. 51: 77-83.

- Malainine, M. E.; M. Mahrouz; A. Dufresne. 2005. Thermoplastic nanocomposites based on cellulose microfibrils from *Opuntia ficus-indica* parenchyma cell. *Composites Science and Technology*. 65 (10): 1520-1526.
- Marlett, J. A. 1990. Analysis of dietary fiber in human foods. *In*: D. Kritchevsky; C. Bonfield; J. W. Anderson (eds). *Dietary fiber*. Plenum Press. New York, United States of America. pp. 31-48.
- Mauseth, J. D. 1991. Continental Drift, climate and evolution of cacto. *Cact. and Succ. J. (U. S.)*. 62: 302-308.
- Méndez G., S. de J. 2003. Principios, usos y aprovechamiento del nopal en México. *Ventana Agropecuaria*. 4: 1-3.
- Méndez G., S. de J.; L. A. Tarango A.; M. González G. 2004. Preliminary analysis of cochineal insects (*Dactylopius coccus* Costa) with high performance liquid chromatography (HPLC). *In*: G. Esparza F., R. D. Valdez C. & S. de J. Méndez G. (eds). *El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 223-234.
- Meshcheryakov, A.; E. Steudle; E. Komor. 1992. Gradients of turgor, osmotic pressure and water potential in the cortex of the hypocotyl of growing *Ricinus* seedling. *Plant Physiol*. 98: 840-852.
- Miyamoto, A.; K. C. Chang. 1992. Extraction and physicochemical characterization of pectin from sunflower head residues. *Journal of Food Science*. 57: 1439-1443.
- Mizrahi, Y.; A. Nerd.; P. S. Nobel. 1997. Cacti as crop. *Hort. Rev.* 18: 292-319.
- Mondragón J., C.; S. Pérez G. 2001. Germplasm resources and breeding *Opuntia* for fodder production. *In*: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). *Cactus (Opuntia spp.) as Forage*. FAO. Roma. *Plant Production and Protection*. Paper 169. pp. 21-27.
- Mondragón J., C. 2004. Mejoramiento genético del nopal: avances al 2003 y perspectivas. *In*: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). *El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 49-71.
- Molinos de S., C.; A. V. Monter; P. Sánchez G.; G. Alcántar G.; M. Nieves Rodríguez M.; L. del M. Ruiz P. 2004. Efecto del potencial osmótico y contenido de Ca en el medio de cultivo sobre la distribución de  $Ca^{2+}$  y  $K^+$ , producción de biomasa y necrosis apical de vid "R110". *Interciencia*. 29 (7): 384-388.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment*. 25: 239-250.
- Nantel, G. 1999. Carbohydrates in human nutrition. *Food Nutrition and Agriculture*. Vol. 24. FAO. Rome, Italy. pp. 6-10.

- Nefzaoui, A.; H. Ben S. 2001. *Opuntia* spp. A strategic fodder and efficient tool to combat desertification in the Wana region. *In*: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 73-90.
- Nerd, A.; Y. Mizrahi. 1995. Reproductive biology. *In*: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds). Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. FAO. Plant Production and Protection. Paper 132. pp. 49-57.
- Nery E., A.; A. González M.; M. Pineda M.; L. González C.; A. Bernardino N. 2006. Obtención de dulces a partir de nopal (*Opuntia robusta* Wesndl). Salud Pública y Nutrición. 7 (4): 22.
- Nobel, P. S. 1995. Avances recientes en la ecofisiología de *Opuntia ficus-indica* y otras cactáceas. *In*: Memorias del VI Congreso Nacional y IV Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Guadalajara, México. pp. 77-83.
- Nobel, P. S. 1995. Environmental biology. *In*: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds). Agroecology cultivation and uses of cactus pear. FAO. Roma. Plant Production and Protection. Paper 132. pp. 36-48.
- Nobel, P. S. 2001. Ecophysiology of *Opuntia ficus-indica* *In*: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 13-20.
- Nobel, P. S., E. de la Barrera; D. W. Beilman; J. H. Doherty; B. R. Zutta. 2002. Temperature limitations for cultivation of edible cactus in California. Madroño. 49 (4): 228-236.
- Nolte, H. D.; A. D. Hanson; D. A. Gage. 1997. Proline accumulation and methylation to proline betaine in Citrus: Implications for genetic engineering of stress resistance. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 122: 8-13.
- Nonami, H.; J. S. Boyer. 1989. Turgor and growth at low water potentials. Plant Physiol. 89: 798-804.
- Nonami, H.; Y. Wu; J. S. Boyer. 1997. Decreased growth-induced water potential. Plant Physiol. 114: 501-509.
- Ochoa de C. M. 1997. Estado actual del nopal en la República de Argentina. *In*: Memorias del VII Congreso Nacional y V Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del nopal. Universidad Autónoma de Nuevo León. pp. 21-27.
- Pak, N.; M. T. Campurro; H. Araya. 1998. Efecto hipocolesterolémico de microalgas marinas comestibles de Chile. Temas en Tecnología de Alimentos. 2: 9-19.
- Palta, J. P. 1990. Stress interactions at the cellular and membrane levels. HortScience. 25 (11): 1377-1381.

- Pathak L.; K. C. Chang; G. Brown. 1988. Isolation and characterization of pectin in sugar-beet pulp. *J. Food Sci.* 53: 830-833.
- Patrick G., M. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae); new molecular evidence. *American Journal of Botany.* 91 (11): 1915-1921.
- Peña-Valdivia, C. B.; M. L. Ortega-Delgado. 1984. Unavailable carbohydrates in common bean cotyledon (*Phaseolus vulgaris* L.) Canario group. *Qualitas Plantarum Plant Foods for Human Nutrition.* 34: 87-95.
- Peña-Valdivia, C. B.; M. L. Ortega-Delgado. 1986. Partial chemical composition, free soluble sugar and unavailable carbohydrates in the embryonic axis and seed coat of (*Phaseolus vulgaris* L.) Canario group. *Qualitas Plantarum Plant for Human Nutrition.* 36: 27-34.
- Peña-Valdivia, C. B.; G. Aguilar B. 1999. Respuestas bioquímico-fisiológicas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Millar (Cactaceae) a la sequía. *Quad. Bot. Ambientale Appl.* 10: 97-103.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna. *In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico.* Universidad Autónoma Chapingo. pp. 22-43.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta; C. Trejo; J. R. Aguirre R.; E. Cárdenas S. 2005. Root anatomy of drought sensitive and tolerant maize (*Zea mays* L.) seedling under different water potentials. *Cereal Research Communications.* 33: 705-712.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2006. Nopalito and cactus pear (*Opuntia* spp.) polysaccharides: mucilage and pectin. *Acta Horticulturae* 728: 241-247.
- Pérez, M. F. 1998. Tecnología para el procesamiento del nopal. Equipo para el desespinado del nopal verdura. *Industria Alimentaria* 20: 10-11.
- Pimienta B., E. 1990. El Nopal Tunero. Primera Edición. Universidad de Guadalajara. México. 246 p.
- Pimienta B., E.; A. González del C.; Muñoz U. M. E.; A. Ramírez H.; B. Huerta M. y P. Nobel. 2004. Ecofisiología de *Opuntia robusta* en un ambiente rocoso en el Rayo, Zacatecas, México. *In: G. Esparza F., R. D. Valdez C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad.* Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 1-20.
- Piñera R., M.; Y. Vicente; M. Nuñez; C. Figueroa. 1996. Evaluación de dos métodos para la extracción de pectina a partir de residuos del procesamiento de a lima persa. *Industria Alimentaria.* 1: 33-35.

- Prášil, I.; J. Zámečník. 1990. Time course of electrolyte leakage from various samples killed by frost, liquid nitrogen or boiling. *Biology Plantarum*. 32: 77-80.
- Prášil, I.; J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for accessing freezing injury. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environmental and Experimental Botany*. 40: 1-10.
- Quilantán P., L. M. 2003. Composición química proximal de variedades de nopal cultivado. *Salud Pública y Nutrición*. 3: 13.
- Razo M., Y.; M. Sánchez H. 2002. Acidez de 10 variantes de nopalito (*Opuntia* spp.) y su efecto en las propiedades químicas y sensoriales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ingeniería Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. México. 104 p.
- Reid G., J. S. 1985. Cell wall storage carbohydrates in seeds biochemistry of seed gums and hemiceluloses. *Advances in Botanical Research*. 2: 125-155.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; Carlin C. F. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. *In*: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 255-274.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; J. L Flores F. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30 (8): 476-484.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; H. M. Hernández. 2005. Systematic Notes and a Detailed Description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia*. 39: 395-408.
- Rodríguez-Felix, A.; M. Cantwell. 1988. Develomental changes in composition and quality of prickly pear cactus cladodes (nopalitos). *Plant Food for Human Nutrition*. 38: 83-93.
- Rojas V., E.; Z. Suárez de M.; P. Izquierdo C.; G. Torres F.; A. García U. 2006. Composición lipídica de la membrana mitocondrial interna. *RC*. 16 (2): 105-112.
- Ruales, J.; J. Zumba. 1998. Cuantificación y caracterización de fibra dietética en frutas y hortalizas ecuatorianas. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 55-59.
- Ruzéica, D.; M. Saraica; M. Cerovica; L. Caulafica. 2000. Relationship between the concentration of macroelements, their uptake and multiplication of cherry rootstock Gisela 5 in Vitro. *Plant Cell. Tiss. Organ. Cult*. 63: 9-14.

- Russell, C.; P. Felker. 1987. The pickly pear (*Opuntia* spp., Cactaceae): A source of human and animal food in semiarid regions. *Econom. Bot.* 41: 433-445.
- Sáenz, C.; E. Sepúlveda; N. Pak; X. Vallejos. 2002. Uso de fibra dietética de nopal en la formulación de un polvo para flan. *Arch. Lat. Nut.* 52 (4): 387-392.
- Sáenz, C. 2002. Cactus pear fruits and cladode: a source of functional components for foods. *Acta Horticulturae.* 581:253-263.
- Sáenz, C. 2004. Compuestos funcionales y alimentos derivados de *Opuntia* spp. *In: G. Esparza F., R. D. Valdés C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 211-222.*
- Sáenz, C. 2006. *Opuntia* spp. Bioactive compounds in foods: a plus for health. *Acta Horticulturae.* 728:231-233.
- Sáenz, C. 2006. Producción industrial de productos no alimentarios. *In: Utilización agroindustrial del nopal. Boletín de Servicios Agrícolas. FAO. Plant Production and Protection. Paper 162. pp. 99-112.*
- Sáenz, C. 2006. Estudio de caso sobre la utilización agroindustrial de los nopales en distintos países. *In: Utilización agroindustrial del nopal. Boletín de Servicios Agrícolas. FAO. Plant Production and Protection. Paper 162. pp. 121-134.*
- SAGARPA. 2004. Plan Rector Sistema Producto Nacional Nopal. Segunda Fase. 62 p.
- Sánchez-Díaz, M.; J. Aguirreolea. 1993. Relaciones hídricas. *In: Azcon-Bieto, J.; M. Talón. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Edit. Mc. Graw-Hill. España. pp. 49-90.*
- Sánchez S., M. 2006. Comunicado de Prensa. Coordinación General de Comunicación Social y Divulgación. IPN. 3 p.
- Sánchez-Urdaneta, A. B., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, J. R. Aguirre R., E. Cárdenas; A. B. Galicia J. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia.* 28: 597-603.
- Sánchez-Urdaneta, A. B., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., C. Trejo; E. Cárdenas. 2004. Efectos del potencial de agua en el crecimiento radical de plántulas de *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck. *Interciencia.* 29: 626-631.
- Saravia T., P. 2005. Cluster de Nopal. Instituto Tecnológico de Monterrey. 65 p.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized *Opuntias*. *In: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds). Agroecology cultivation and uses of cactus pear. FAO. Roma. Plant Production and Protection. Paper 132. pp. 20-27.*

- Segovia, A. 1987. Efectos del potencial osmótico y la concentración del P en el agua de riego sobre el crecimiento de la caña de azúcar. *Caña de Azúcar*. 5: 5-16.
- Sharkey, T. 1993. Fotosíntesis. *In*: J. Azcon-Bieto & Y. M. Talon. *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Editorial Macgraw-Hill. España. pp. 81-85.
- Sharp, R. E.; T. C. Hsiao; W. K. Silk. 1990. Growth of the maize primary root at low potentials. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. *Plant Physiology*. 93: 1337-1348.
- Shewfelt, R. L. 1992. Response of plant membrane to chilling and freezing. *In*: *Plant membrane*. Leshem, Y. Y., R. L. Shewfelt, C. M. Wilcomer; O. Pantoja (eds.). Kluwer, London. pp. 192- 219.
- SIAP. 2005. Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera, SAGARPA.
- Silva V., M. 2006. El nopal, marca de fábrica de nuestra cultura. *Revista Gente Sur*. Núm. 120.
- Stephen G., R.; E. Arias J. 2001. General background on *Opuntia*. *In*: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). *Cactus (Opuntia spp.) as Forage*. FAO. *Plant Production and Protection*. Paper 169. pp. 1-4.
- Stumpf, P. K.; E. E. Conn. 1980. The biochemistry of plant. A comprehensive treatise. Vol. 1. The plant cell. N. E. Tolbert (eds). Michigan State University, USA. pp. 166-181.
- Sutton, B. G.; I. P. Ting; R. Sutton. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiol*. 68: 784-787.
- Sudzuky H., F. 1995. Anatomy and morphology. *In*: G. Barbera P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds.). *Agroecology, cultivation and uses of cactus pear*. FAO. *Plant Production and Protection*. Paper 132. pp. 28-35.
- Tosi, E. A.; L. Carbone; M. Ortega; S. Silvestre. 1998. Determinación de fibra dietética: estudio de la influencia de la granulometría y el tiempo en la hidrólisis de las proteínas. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 165-170.
- Tsougkrianis, N. 2006. El potencial de agua del sustrato en la germinación y crecimiento inicial de maíces sensibles y tolerantes a sequía. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. 98 p.
- Tsougkrianis, N; C. B. Peña-Valdivia; C. Trejo L; J. Molina G.; A. Sánchez-Urdaneta. 2007. Permeabilidad de las membranas radicales de maíz de alta calidad protéica (QPM) en sustrato deshidratado. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*. 24. Supl. 1: 260-264.
- Turner, N. C. 1997. Further progress in crop water relations. *Adv. Agron*. 58: 293-338.

- Tyerman, S. D.; H. J. Bonhnert; C. Maurel; E. Steudle; J. A. C. Smith. 1999. Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. *Journal of Experimental Botany*. 50. Special Issue: 1055-1071.
- Uemura, M.; P. L. Steponkus. 1999. Old acclimation in plants: relationship between the lipid composition and the cryostability of the plasma membrane. *Journal of Plant Research*. 112: 245-254.
- Urdaneta, T.; F. J. Araujo; L. Lugo. 2003. Estudio comparativo sobre dos métodos para determinar el potencial hídrico en el cultivo del guayabo (*Psidium guajava* L.) en la Planicie de Maracaibo. *Revista de la Facultad de Agronomía (Luz)*. 20: 1-9.
- Valdez C., R. D.; F. Blanco M.; B. Murillo A.; J. L. García H.; R. Magallanes Q.; F. J. Macías R. 2004. Advances in cultivated nopal (*Opuntia* spp.) nutrition. *In*: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). *El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 155-166.
- Von W., D. J.; M. B. Eller; J. A. Werger; E. Brinckmann; D. H. Inhlenfeldt. 1992. *Life strategies of succulents in deserts*. Cambridge University. New York. 332 p.
- Von, D. M. L. Odell; G. Mandolil D. 2001. Relationships between growth, morphology and wall stress in the stalk of *Acetabularia acetabulum*. *Planta*. 213: 659-666.
- Wakabayashi, K. 2000. Changes in cell wall polysaccharides during fruit ripening. *Journal of Plant Research*. 113: 231-237.
- Wang, X., Felker, P.; A. Paterson. 1997. Environmental influences on cactus pear fruit yield, quality and cold hardiness, and development of hybrids with improved cold hardiness. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 2: 48-59.
- Webb, A. A.; T. A. Mansfield. 1992. How do stomata work?. *J. Biol. Educ.* 26: 19-26.
- Williamson, G. 1991. Purification and characterization of pectin of acetylcysteine from orange peel. *Phytochemistry*. 30: 445-449.
- Wittig de P., A.; A. Bunge; A. Ibieta; D. Soto; N. Hernández; L. López. 1998. Alimentos para el adulto mayor: muffins enriquecidos con fibra de lupino. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 259-277.
- Yeagle, P. 1987. *The membranes of cells*. Academic Press INC. USA. 292 p.
- Zambrano Z., M. de la L.; A. D. Hernández H.; Y. Gallardo N. 1998. Caracterización fisicoquímica del nopal. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 29-42.

### **CAPÍTULO III. METABOLISMO ÁCIDO CRASULÁCEO DE LOS NOPALITOS (*Opuntia ficus-indica*) DE CINCO CULTIVARES CON RIEGO, EN TRES ETAPAS DE DESARROLLO**

#### **3.1. Resumen**

El nopal (*Opuntia* spp.) se adapta a diferentes condiciones ecológicas y ha sido utilizado como modelo para estudiar los cambios de la acidez diurna y nocturna típicos de las especies con metabolismo ácido crasuláceo. Se evaluaron los cambios de acidez titulable durante 24 horas de las yemas vegetativas recién brotadas (con longitud media de 0.5 cm) y nopalitos jóvenes con longitud media de 6 y 11 cm de los cultivares de *Opuntia ficus-indica* Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, en condiciones de riego en invernadero. Se utilizó un diseño completamente al azar con arreglo factorial de tratamientos con una yema o nopalito como unidad experimental y tres repeticiones por tratamiento, los factores y niveles fueron los cultivares, el tiempo (hora del día) y la etapa de desarrollo de los nopalitos. La acidez de las yemas vegetativas fluctuó entre 0.18 y 0.73 % durante las 24 h, en los nopalitos de 6 y 11 cm la fluctuación fue de 0.27 a 0.93 % y de 0.29 a 0.76 %, respectivamente. El periodo de mayor y menor acidez fue variable entre los cultivares y tamaños. La acidez diurna (entre 0.43 y 0.57 % en 'Copena' y 'Milpa Alta', respectivamente) y nocturna (entre 0.51 y 0.57 % en 'Moradaza' y 'Solferino', respectivamente) fue significativamente mayor en los nopalitos con 11 cm de longitud. Con base en los cambios de acidez a lo largo del día se concluyó que el metabolismo ácido crasuláceo en los cladodios de las plantas con riego de cinco cultivares de *O. ficus-indica*, se expresa desde las etapas iniciales del desarrollo. En algunos cultivares existen ciertas modificaciones de metabolismo ácido durante el crecimiento, mientras que otros, como Atlixco, lo expresan continuamente.

**Palabras clave:** acidez titulable, crecimiento, desarrollo, MAC.

### 3.2. Abstract

The “nopal” (*Opuntia* spp.) is a plant adapted to different ecological conditions and has been used as a model to study the typical diurnal and nocturnal acidity changes of the species with crassulacean acid metabolism. The changes of tritable acidity of the buds (with average length of 0.5 cm) and young nopalitos (*Opuntia ficus-indica*) with average length of 6 and 11 cm of the cultivars Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza and Solferino, with irrigation and under greenhouse conditions were evaluated during 24 hours. A completely random design with factorial arrangement, a bud or a nopalito as experimental unit and three repetitions by treatment was used. The factors and levels were the cultivars, time (hour of the day) and the development stage of the nopalitos. The acidity of the vegetative buds fluctuated between 0.18 and 0.73 % during the 24 h, in nopalitos of 6 and 11 cm length the acidity fluctuation was from 0.27 to 0.93 % and from 0.29 to 0.76 %, respectively. Throughout the day, greater and smaller acidity was variable between cultivars and size of nopalitos. The diurnal (between 0.43 y 0.57 % in ‘Copena’ y ‘Milpa Alta’ respectively) and nocturnal acidity (between 0.51 y 0.57 % in ‘Moradaza’ y ‘Solferino’) was significantly greater in the nopalitos with 11 cm in length. Taking in account the changes of acidity throughout the day it was concluded that Crassulacean acid metabolism in the cladodes of plants with irrigation of the five cultivars of *O. ficus-indica* is expressed from the initial stages of the development. In some cultivars, certain modifications of acid metabolism exist during the growth, whereas others, like Atlixco, express it constantly.

**Key words:** tritable acidity, growth, development, MAC.

### 3.3. Introducción

El nopal (*Opuntia* spp.) es la cactácea de mayor importancia económica mundial (Kiesling, 1998, Nobel *et al.*, 2002). En México, el nopal ha sido una planta de gran tradición entre sus habitantes desde la época de su domesticación (Anaya, 2001; Stephen y Arias, 2001; Méndez *et al.*, 2004). Durante la última década, el cultivo del nopal se ha incrementado aceleradamente y actualmente se destinan más de 93,500 ha para la obtención de forraje, nopalitas y tuna (SIAP, 2005; Silva, 2006).

Los nopalitas o cladodios jóvenes se consumen como verdura solamente en México y aunque está ampliamente documentado que los consumidores prefieren nopalitas sin espinas y con bajo contenido de fibra cruda (Borrego y Burgos, 1986; Reyes *et al.*, 2004 y 2005), en algunos cultivares su elevada acidez es una característica que puede regular el consumo, debido al sabor que le confieren los compuestos ácidos al tejido (Rodríguez-Felix y Cantwell, 1988; Cantwell *et al.*, 1992; Corrales *et al.*, 2004). Un estudio realizado por Razo y Sánchez (2002) demostró que de un grupo de 250 amas de casa de las zonas urbanas de Hidalgo, Estado de México, Puebla y Veracruz, 2 % aseguraron preferir los nopalitas ácidos, 29 % con acidez media y el 73 % restante con acidez baja. En contraste, en el grupo de las zonas rurales, de los mismos estados, la proporción que prefiere el sabor ácido en los nopalitas fue el triple (6 %) que en las zonas urbanas y sólo 69 % prefieren los nopalitas con baja acidez.

El nopal es una especie que por sus respuestas bioquímico-fisiológicas se adapta a diferentes condiciones ecológicas (Nobel, 2001). La oscilación diaria de la acidez ha sido objeto de estudio para caracterizar el metabolismo ácido crasuláceo (MAC) (Corrales *et al.*, 2004). Al respecto, se ha señalado que la manifestación del metabolismo tipo MAC es determinada por la edad del cladodio (Acevedo *et al.*, 1983) y que los cladodios jóvenes pueden inactivar dicho metabolismo (Cantwell *et al.*, 1992). Según Nobel (1988), los individuos jóvenes de las plantas MAC no presentan metabolismo ácido y dependen del metabolismo fotosintético tipo C3, por lo que requieren mayor humedad para su supervivencia.

Además, se ha documentado que la especie, el cultivar, los factores ambientales y el manejo del cultivo (Dodd *et al.*, 2002; Cushman y Borland, 2002), la hora de cosecha, la temperatura y el tiempo de almacenamiento modifican la acidez de los cladodios (Cantwell *et al.*, 1992; Corrales *et al.*, 2004).

Evidencias experimentales han mostrado que los nopalitos presentan gran variación de la acidez (expresada como porcentaje de acidez titulable) durante el día, que esa variación se mantiene aún después de la cosecha y que la acidez se presenta con un patrón típico (Acevedo *et al.*, 1983; Nobel y Hartsock, 1983; Goldstein *et al.*, 1991; Rodríguez y Cantwell, 1988; Cantwell *et al.*, 1992; Corrales *et al.*, 2004).

El conocimiento de la oscilación diurna y nocturna de la acidez en los nopalitos durante el desarrollo, con riego, ayudaría a conocer si el metabolismo ácido crasuláceo típico es común en estas estructuras, y si se modifica con su edad o con la disponibilidad de humedad del suelo. Así, el objetivo de la presente investigación fue evaluar los cambios de acidez titulable en los nopalitos (*Opuntia ficus-indica*) de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, a partir de su exposición como yema vegetativa y hasta alcanzar 6 y 11 cm de longitud, en condiciones de riego en invernadero.

### **3.4. Materiales y métodos**

#### **Material vegetal**

Se evaluaron cinco cultivares comerciales de nopalitos de *Opuntia ficus-indica*, obtenidos del campo experimental La Noplera de la Universidad Autónoma Chapingo, México, el campo experimental del Colegio de Postgraduados, Montecillo, México y del Instituto de Investigaciones en Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Los sitios de producción comercial y de recolecta original se señalan en el Cuadro 3.1.

**Cuadro 3.1.** Cultivares de *Opuntia ficus-indica* evaluados en el presente estudio.

<b>Cultivares</b>	<b>Sitio de recolección o producción</b>
Atlixco	Tlaxcalancingo, Puebla
Copena V1	Chapingo, Estado de México
Milpa Alta	Distrito Federal
Moradaza	Tecamac, Estado de México
Solferino	Tecamac, Estado de México

El cv. Atlixco se caracteriza por sus cladodios de color verde oscuro (Cervantes *et al.*, 2006), 'Copena V1' presenta cladodios sin espinas de color verde intenso y baja acidez, ambos son cultivares con gran aceptación entre los consumidores (Corrales *et al.*, 2004; Cervantes *et al.*, 2006). El cv. Milpa Alta se distingue por sus nopalitas delgados de color verde brillante y es el cultivar de mayor valor comercial en México (Corrales *et al.*, 2004; Cervantes *et al.*, 2006), 'Moradaza' y 'Solferino' son cultivados comercialmente en diferentes regiones del país (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006).

### **Desarrollo del experimento**

Doce plantas de dos años de edad de cada cultivar con características homogéneas, se establecieron en macetas de 25 kg de suelo y se regaron con un litro de agua por maceta dos veces por semana, a partir de marzo de 2007.

El suelo utilizado fue de la clase textural migajón arenoso, con 49 % de arena, 30 % de limo y 21 % de arcilla, con pH de 7.51, conductividad eléctrica de 7.95 dS m<sup>-1</sup>, densidad aparente de 1.25 y densidad real de 2.29 gcm<sup>-3</sup>, saturación de 62.9 %, capacidad de campo de 38 % y punto de marchitamiento permanente de 19.5 % de humedad. El agua utilizada para el riego presentó pH de 7.65, conductividad eléctrica de 0.44 dS m<sup>-1</sup>, y 3.56 meqL<sup>-1</sup> de bicarbonatos, 0.45 de cloruros, 0.83 de sulfatos, 1.25 de calcio, 1.60 de magnesio, 1.70 de sodio y 0.31 de potasio.

Se registró el momento de exposición de las yemas y se midió diariamente su longitud con un vernier digital (Mitutoyo®, Japón) hasta que los nopalitos alcanzaron una longitud promedio de 6 y 11 cm.

Se realizaron tres muestreos (yemas vegetativas y nopalitos con longitud media cercana a 6 y 11 cm) de cada cultivar y en cada uno se recolectaron muestras cada cuatro horas durante 24 horas continuas. Las yemas vegetativas se utilizaron completas y de los nopalitos se tomó con sacabocados, un cilindro de 1.8 cm de diámetro de la zona central del nopalito. Las muestras se pesaron individualmente en balanza analítica (Scientech, EE. UU., precisión de 0.0001 g), fueron congeladas inmediatamente con nitrógeno líquido y almacenadas en refrigerador (Cool-lab, EE. UU.) a -20 °C.

### **Determinación de la acidez**

El porcentaje de acidez titulable, equivalente a ácido málico, fue determinado con la metodología propuesta por la AOAC (Association of Official Analytical Chemists, 1990). Cada muestra congelada se maceró en un mortero, se mezcló en 10 ml de agua destilada y se tomó una alícuota de 5 ml. Cada alícuota fue titulada con hidróxido de sodio 0.1 N y fenolftaleína como indicador. La acidez titulable fue expresada como porcentaje de ácido málico; para ello, se utilizó la siguiente relación:

$$\text{Ác. málico (\%)} = \frac{(\text{ml NaOH utilizados}) (\text{Concentración del NaOH}) (0.064) (\text{Vol. total}) (100)}{(\text{Peso de la muestra}) (\text{Vol. de la alícuota})}$$

### **Diseño experimental y análisis estadístico**

Los datos se ordenaron y se analizaron bajo un diseño experimental completamente al azar con arreglo factorial de tratamientos (5x7x3).

El factor cultivar incluyó cinco niveles (Atlixco, Copena, Milpa Alta, Moradaza y Solferino), el factor tiempo se cuantificó en siete niveles u hora de muestreo durante el día (7, 11, 15, 19, 23, 3 y, para completar el ciclo, nuevamente 7 horas) y el factor etapa de desarrollo incluyó tres niveles (yemas vegetativas y nopalitos con longitud media de 6 y 11 cm). Así, se formaron 105 tratamientos, cada uno consistió de tres repeticiones y un total de 315 unidades experimentales. La unidad experimental consistió en una yema vegetativa o nopalito.

Los resultados fueron sometidos a un análisis de varianza y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey ( $P \leq 0.05$ ) e interacciones con la prueba LSMEANS, todo con el paquete estadístico SAS (versión 8.1). La representación gráfica de los datos se realizó con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (versión 9) para computadora personal.

### **3.5. Resultados y discusión**

#### **Tamaño y edad de las yemas vegetativas y nopalitos**

La longitud media de las yemas utilizadas para cuantificar la acidez fue estadísticamente similar en la mayoría de los cultivares; la máxima diferencia alcanzó sólo 0.2 cm y fue detectada entre Milpa Alta y Moradaza. La edad de las yemas vegetativas utilizadas en el ensayo fue estadísticamente similar entre los cultivares, con excepción del cv. Milpa Alta que en promedio fue cosechado una fracción de día menor que el cv. Atlixco (Cuadros 3.2 y 3.3).

**Cuadro 3.2.** Tamaño (cm) de las yemas vegetativas y los nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica*, utilizados para la cuantificación de la acidez.

Cultivar	Tamaño (cm)		
	Yemas vegetativas	1	2
Atlixco	0.45 b	5.85 a	10.80 a
Copena V1	0.46 b	5.76 a	10.92 a
Milpa Alta	0.36 c	5.83 a	10.62 a
Moradaza	0.58 a	5.86 a	10.59 a
Solferino	0.42 bc	5.77 a	10.57 a
Media	0.05 c	5.80 b	10.7 a

Valores seguidos por la misma letra dentro de las columnas entre los cultivares y dentro del renglón de medias indican similitud de tamaño según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $P \leq 0.05$ ).

**Cuadro 3.3.** Edad (días) de las yemas vegetativas y los nopalitos de dos tamaños, de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica*, utilizados para la cuantificación de la acidez.

Cultivar	Edad (días)		
	Yemas vegetativas	Tamaño 1	Tamaño 2
Atlixco	3.5 a	17.0 a	19.5 a
Copena V1	3.1 ab	12.7 d	18.6 ab
Milpa Alta	2.9 b	14.6 b	17.6 b
Moradaza	3.2 ab	13.4 cd	16.2 c
Solferino	3.2 ab	14.2 bc	17.7 b
Media	3.2 c	14.4 b	17.9 a

Valores seguidos por la misma letra dentro de las columnas entre los cultivares y en dentro del renglón de medias indican similitud de edad según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $P \leq 0.05$ ).

### Acidez de las yemas vegetativas y los nopalitos

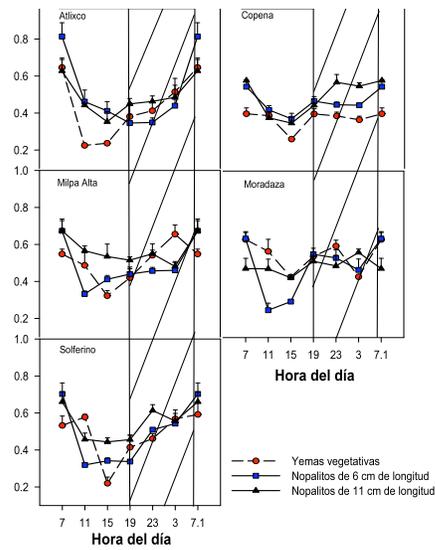
El cambio de acidez de las yemas vegetativas de los cinco cultivares a lo largo del día mostró similitud en varios aspectos. La acidez menor se presentó durante las horas con luz, alrededor de las 15 horas; en contraste, la acidez mayor se detectó poco antes del amanecer, cerca de las 7 horas y decreció desde este momento hasta aproximadamente las 15 horas, cuando comenzó a aumentar nuevamente.

No obstante, los valores máximos se alcanzaron en tiempos variables y existieron diferencias significativas entre los cultivares (Figura 3.1).

El contenido y variación de la acidez de las yemas vegetativas mostró sólo algunas diferencias entre los cultivares. 'Atlixco' y 'Copena' presentaron la acidez diurna significativamente menor, respecto a los otros cultivares. Además, en el cv. Atlixco la menor acidez se detectó desde las 11 horas por lo que este cultivar fue el único que mantuvo sus yemas vegetativas con acidez baja por un periodo significativamente mayor (más de 4 horas), respecto a los otros cuatro cultivares. Las yemas vegetativas de los cultivares Atlixco y Milpa Alta presentaron las fluctuaciones de acidez más amplias; ya que en el periodo diurno representó entre 75.51 y 81.48 % de la acidez acumulada en el período nocturno, mientras que en los otros cultivares la fluctuación alcanzó entre 58.18 y 68.25 % (Figura 3.1).

Después de las 15 horas inició el incremento de la acidez en las yemas vegetativas de los cinco cultivares, aunque los valores máximos se alcanzaron en tiempos variables. En los cultivares Atlixco y Solferino el incremento continuó a lo largo del periodo de oscuridad e inicio del periodo diurno hasta las 7 horas, mientras que en Copena V1, la acidez máxima se alcanzó desde las 19 horas y permaneció sin cambio significativo durante el periodo nocturno hasta las 7 horas. En Milpa Alta, a diferencia de Atlixco, Solferino y Copena V1, la acidez máxima se alcanzó a las 3 horas.

En contraste con estos cuatro cultivares, las yemas vegetativas del cv. Moradaza tuvieron dos máximos del contenido de acidez (Figura 3.1). De acuerdo con los resultados es posible asegurar que las yemas vegetativas de los cinco cultivares evaluados, presentaron en general los cambios de acidez típicos de las plantas MAC (Figura 3.2) documentados por diversos autores (Nobel, 2001; Dodd *et al.* 2002; Corrales *et al.*, 2004; Geydan y Melgarejo, 2005) en tejidos jóvenes y adultos de nopal y otras especies.



**Figura 3.1.** Cambios de la acidez diurna y nocturna de las yemas vegetativas y los nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica*. La barra superior vacía indica el periodo con luz y la oscura el periodo de obscuridad. Cada punto es el promedio + el error estándar ( $n=3$ ,  $P\leq 0.05$ ). El traslape de los errores estándar indican semejanza estadísticamente significativa en cada cultivar.

El contenido de acidez de los nopalitos pequeños (Tamaño 1, Cuadro 3.2) fluctuó a lo largo del día con un patrón similar entre los cultivares. Se detectó una acidez máxima al final del periodo nocturno e inicio del periodo diurno (al rededor de las 7 horas) en los cinco cultivares. La máxima acidez de los nopalitos pequeños del cv. Atlixco fue significativamente mayor respecto a los otros cultivares (0.81 %), mientras que Copena V1 (con 0.47 %) fue uno de los cultivares que acumuló menos acidez durante el periodo nocturno (Figura 3.1). El incremento de la acidez de los nopalitos de este tamaño fue detectado en diferentes momentos del día entre los cultivares. En el cv. Atlixco hubo indicios de éste incremento a las 3 horas, en contraste en los cultivares Milpa Alta y Moradaza existió un primer incremento a las 15 y 19 horas y un segundo incremento al final del periodo nocturno, entre las 3 y 7 horas. Además, en general, los cinco cultivares presentaron un periodo nocturno de 4 a 8 horas sin cambio significativo de la acidez en los nopalitos de 6 cm de longitud (Figura 3.1).

El contenido mínimo de acidez de los nopalitos pequeños fue notablemente variable entre los cultivares. En el cv. Atlixco la acidez menor se alcanzó a las 19 horas y se prolongó hasta las 23 horas; en contraste, el cv. Copena V1 fue el único que alcanzó la acidez mínima en los nopalitos de 6 cm de longitud, alrededor de las 15 horas; pues en los cultivares Milpa Alta, Moradaza y Solferino se detectó desde las 11 horas (Figura 3.1).

Los nopalitos de 6 cm de longitud del cv. Copena V1 mostraron los cambios de acidez menos drásticos a lo largo del día, pues la acidez mínima acumulada en estos nopalitos (0.37 %) representó el 68.52 % de su acidez máxima (0.54 %). En contraste, en otros cultivares como Atlixco y Moradaza, los nopalitos de 6 cm de longitud mostraron cambios drásticos, pues la mínima acidez representó entre el 43.21 y 39.68 % de su acidez máxima, respectivamente (Figura 3.1).

Los cambios de acidez de los nopalitos jóvenes (con edad de 12 a 17 días) de los cinco cultivares cuantificados en el presente estudio (Figura 3.2), permiten asegurar que, en las condiciones en las que se desarrolló el experimento, los nopalitos jóvenes presentaron metabolismo fotosintético tipo MAC.

El contenido de acidez de los nopalitos grandes (Tamaño 2, Cuadro 3.1) fluctuó a lo largo del día con un patrón similar entre los cultivares. Como en el caso de las yemas vegetativas y los nopalitos pequeños, el patrón de cambio de acidez de los nopalitos grandes fue caracterizado por porcentajes de acidez máxima en el periodo nocturno o al final de éste e inicio del periodo diurno y la concentración mínima de ácido durante el periodo diurno.

Los porcentajes de acidez acumulada en los nopalitos grandes variaron a lo largo del día en cada cultivar y entre los cultivares particularmente. Así, en el cv. Moradaza los cambios de la acidez fueron notablemente pequeños; el incremento de la acidez se detectó a partir de las 15 horas, fluctuó en forma no significativa hasta las 7 horas y la acidez promedio del periodo nocturno fue 0.51 % de ácido málico. En el periodo diurno la acidez disminuyó a las 15 horas, esa disminución fue estadísticamente significativa respecto a la acidez media nocturna y representó 82.35 % de ésta. Con base en estos resultados puede sugerirse que el metabolismo fotosintético de estos nopalitos estuvo parcialmente alterado, pues sintetizaron y/o acumularon ácido málico en proporciones similares en el periodo diurno respecto al nocturno. En relación con esto, Cantwell *et al.* (1992) aseguraron que los cladodios de 10 cm de longitud almacenados a temperaturas de 5 a 20 °C durante 9 días mantuvieron constante el porcentaje de acidez, en contraste con los cladodios de 20 cm de longitud que mostraron fluctuaciones significativas entre 0.47 y 0.94 %

Como en el caso del cv. Moradaza, en los nopalitos grandes de los otros cuatro cultivares el contenido de acidez incrementó durante el periodo nocturno; sin embargo, el incremento no siguió una tendencia única entre los cultivares, pues en 'Atlixco', 'Copena V1' y 'Solferino' el incremento de la acidez inició desde el periodo con luz, después de las 15 horas. En contraste, en 'Milpa Alta' el incremento inició al final del periodo diurno a las 19 horas (Figura 3.1).

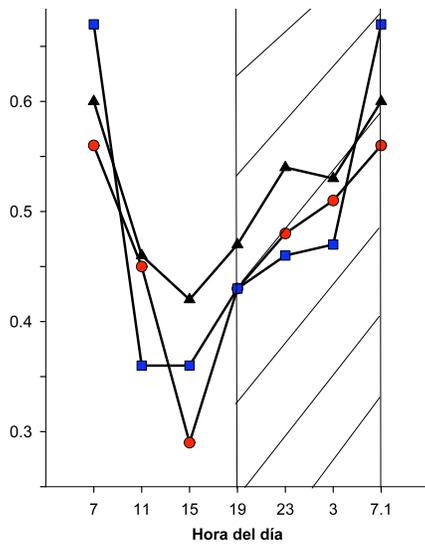
Otro aspecto sobresaliente de los nopalitos grandes de todos los cultivares fue que la acidez se mantuvo sin cambios significativos durante periodos relativamente prolongados de hasta 12 horas, durante el día la noche o ambos.

En el caso del cv. Atlixco este periodo se detectó entre las 19 y 3 horas, mientras que en el cv. Copena V1 se presentó entre las 23 y 7 horas. En contraste, en el cv. Solferino el periodo sin cambio en la acidez se detectó entre las 11 y 19 horas. En el cv. Milpa Alta se detectó el periodo más prolongado sin cambio significativo de la acidez de los nopalitos grandes, entre las 11 y las 23 horas, mientras que en el cv. Moradaza se presentaron dos periodos con acidez constante, uno diurno entre las 7 y 11 horas y otro nocturno entre las 19 y 3 horas (Figura 3.1).

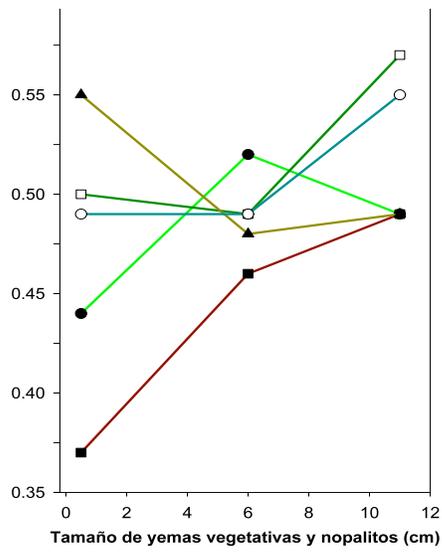
En los nopalitos de 11 cm, los mayores cambios de acidez se presentaron en los cultivares Copena y Solferino (una caída de la acidez nocturna desde 0.53 a 0.43 % en el día y de 0.57 a 0.50 %, respectivamente).

Los resultados del presente estudio sugieren que en general, en los nopalitos de 11 cm, de los cinco cultivares, los estomas permanecieron abiertos durante la noche (Figura 3.2); así, los cambios de acidez a lo largo del día son propios de las plantas MAC. Esta respuesta ha sido descrita previamente por algunos autores, quienes han señalado que las plantas MAC pueden mantener sus estomas abiertos durante el día y la noche; pero la asimilación del CO<sub>2</sub> atmosférico se realiza principalmente durante la noche y las primeras horas del día y presentan una gran fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Cushman, 2001; Dodd *et al.*, 2002; Luttge, 2004).

En general, se observó cierta tendencia de los nopalitos de 11 cm a mantener sus tejidos con acidez mayor, respecto a los nopalitos con 6 cm de longitud y las yemas vegetativas. Además, la variación en el contenido de acidez fue más amplia en las yemas vegetativas (0.37 a 0.55 %) que en los nopalitos de 6 (0.46 a 0.52 %) y 11 cm de longitud (0.49 a 0.57 %); y los menores y mayores porcentajes de ácido málico se presentaron en diferentes cultivares, en las tres etapas de desarrollo evaluadas (Figura 3.3). Debe señalarse que estos cambios de acidez se encuentran dentro del intervalo documentado por Rodríguez-Felix y Cantwell (1988), quienes señalaron que la acidez de los nopalitos con longitud de 7 a 12 cm fluctuó entre 0.28 y 0.95 %.



**Figura 3.2.** Cambios de la acidez de las yemas vegetativas y nopalitos de *Opuntia ficus-indica* (●: yemas vegetativas, ■: nopalitos de 6 cm y ▲: nopalitos de 11 cm de longitud). La barra superior vacía indica el periodo con luz y la oscura el periodo de obscuridad. Cada punto es el promedio de tres determinaciones en cinco cultivares (n=15, P≤0.05).



**Figura 3.3.** Acidez de las yemas vegetativas y nopalitos de 6 y 11 cm de longitud, de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* (●: Atlixco, ■: Copena, □: Milpa Alta, ▲: Moradaza y ○: Solferino). Cada punto es el promedio de tres determinaciones (n=21, P≤0.05).

Los resultados del presente estudio difieren parcialmente de los comportamientos encontrados por Acevedo *et al.* (1983), Goldstein *et al.* (1991) y Cantwell *et al.* (1992), quienes aseguraron que los cladodios jóvenes de *Opuntia* spp. no presentan el metabolismo fotosintético característico de las plantas CAM. Al respecto, Acevedo *et al.* (1983) estudiaron los cambios en el contenido de acidez de cladodios de *O. ficus-indica* de diferentes edades que fueron regados tres veces durante la estación seca y documentaron que el comportamiento MAC fue influenciado por la edad del cladodio, pues mientras que los nopalitos jóvenes de dos semanas de edad no mostraron cambios significativos en la acidez, los cladodios de 2 y 6 meses desarrollaron el metabolismo típico MAC y los cladodios de 3.5 años presentaron el mismo patrón que los cladodios de 2 y 6 meses pero disminuyeron su contenido de acidez en un 18 %. Goldstein *et al.* (1991) evaluaron los cambios de acidez titulable en los cladodios de *O. ficus-indica* después de aplicar tres riegos por semana (dos con agua destilada y uno con micronutrientes) y suspenderlos por tres meses; los citados autores observaron que con el riego la acidez se mantuvo sin cambios significativos durante el día y la noche, mientras que al final del periodo sin riego la acidez mostró diferencias entre el periodo diurno y nocturno con disminuciones del 73 % respecto a los cladodios con riego. Posteriormente, Cantwell *et al.* (1992) determinaron la acidez titulable de nopalitos de *O. ficus-indica* y *O. inermis* (de una plantación comercial, regada ocasionalmente), con longitud de 10 o 20 cm, cosechados a las 8 y 18 horas y almacenados por nueve días a diferentes temperaturas y observaron que los nopalitos de menor tamaño de las dos especies presentaron el mismo contenido de ácido indistintamente de la hora de cosecha, por lo que concluyeron que los cladodios jóvenes inactivan el metabolismo tipo MAC; en contraste, la acidez diurna de los nopalitos de mayor tamaño si fluctuó. Con base en esas evidencias experimentales, los citados autores afirmaron que en los cladodios con tamaño comercial el metabolismo fotosintético tipo MAC se mantuvo activo.

Los nopalitos del cv. Milpa Alta fueron los más ácidos, en contraste con los del cv. Copena que presentaron el porcentaje de acidez menor, con diferencias

significativas, respecto a los demás cultivares. Los nopalitos de los cinco cultivares presentaron la acidez mayor en el periodo nocturno a las 7 horas; mientras que, la acidez media y menor se alcanzó a las 19 y 15 horas, respectivamente. Además, los nopalitos de 11 cm de longitud acumularon la mayor cantidad de ácido málico, con diferencias estadísticamente significativas respecto a las yemas vegetativas y los nopalitos de 6 cm. Entre los cultivares, tamaño de los nopalitos y hora del día hubo tendencias variables en el cambio y contenido de acidez (Cuadro 3.4).

Se ha señalado que el déficit hídrico (Hanscom y Ting, 1978), el suministro adecuado de agua (Hartsock y Nobel, 1976), el fotoperiodo, la temperatura (Schulze *et al.*, 2002), la síntesis y acción del ABA (Chu *et al.*, 1990) y la edad del tejido y la planta (Ayala-Cordero *et al.*, 2006) promueven el cambio del tipo de metabolismo fotosintético de C3 a MAC o MAC a C3 en determinadas especies. Sin embargo, estos cambios no son del todo conocidos y no se han descrito las tendencias precisas de los procesos. Además, no todas las especies reaccionan igual a tales factores (Hanscom y Ting, 1978). Así, el factor genético parece ser uno de los más importantes en el cambio de ruta fotosintética y es una característica distintiva de la adaptación de las especies (Hartsock y Nobel, 1976).

Todo lo anterior conduce al planteamiento hipotético de que el metabolismo ácido crasuláceo puede expresarse o no en las yemas vegetativas y cambiar en los nopalitos durante el desarrollo en dependencia de las condiciones de cultivo, la especie y la interacción genética-ambiental.

**Cuadro 3.4.** Contenido de ácido málico (%) de los nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica*, en diferente etapa de desarrollo, a diferentes horas del día y su interacción entre factores.

<b>Factor</b>	<b>Ácido málico (%)</b>	<b>Significancia</b>
<b>Cultivar</b>		
Milpa Alta	0.52 a	-
Solferino	0.51 ab	-
Moradaza	0.50 ab	-
Atlixco	0.48 b	-
Copena	0.44 c	-
<b>Tiempo (hora del día)</b>		
7	0.61 a	-
3	0.50 b	-
23	0.49 b	-
19	0.44 c	-
11	0.42 c	-
15	0.36 d	-
<b>Etapas de desarrollo</b>		
Nopalitos de 11 cm	0.52 a	-
Nopalitos de 6 cm	0.49 b	-
Yemas vegetativas	0.47 b	-
<b>Interacciones</b>		
Cultivar x Tiempo	-	*
Cultivar x Tamaño	-	*
Tiempo x Tamaño	-	*
Cultivar x Tiempo x Tamaño	-	*

Valores seguidos por la misma letra dentro de las columnas entre los cultivares, el tiempo y el tamaño de los nopalitos indican similitud en el contenido de ácido málico según la prueba LSMEANS ( $P \leq 0.05$ ).

### 3.6. Conclusiones

Los nopalitos de los cinco cultivares de *O. ficus-indica*, desarrollados con riego, en condiciones de invernadero, expresan el metabolismo tipo MAC desde las etapas iniciales del desarrollo. Algunos cultivares presentan ciertas diferencias del metabolismo ácido típico durante el crecimiento, mientras que otros, como Atlixco, lo expresan sin cambios aparentes. Milpa Alta y Copena V1 son cultivares con acidez contrastante, el primero 18 % más ácido que el segundo.

### 3.7. Literatura citada

- Acevedo, E.; I. Badilla; P. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology*. 72: 775-780.
- Aguilar B., G.; C. B. Peña V. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por la sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29 (3): 231-237.
- Anaya P., M. A. 2001. History of the use of *Opuntia* as forage in Mexico. *In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (Opuntia spp.) as Forage*. FAO. *Plant Production and Protection*. Paper 169. pp. 5-12.
- AOAC. 1990. Official method of analysis. 15<sup>th</sup> ed. Association of Official Analytical Chemists. Washington, D. C. 1141 p.
- Ayala-Cordero, G.; T. Terrazas; L. López-Mata; C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany*. 57 (12): 3165-3174.
- Borrego E., F.; N. Burgos V. 1986. El nopal. UAAAN. Saltillo, Coah., México. 2002 p.
- Cantwell, M.; A. Rodríguez F.; F. Robles C. 1992. Postharvest physiology of prickly pear cactus stems. *Scientia Horticulturae*. 50: 1-9.
- Cervantes H., J.; C. Gallegos Vázquez; J. A. Reyes A. 2006. Mexican cultivars of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. with economic importance. *Acta Horticulturae*. 728: 29-35.

- Chu, C.; Z. Dai; M.S. B. Ku; G.E. Edwards. 1990. Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Plant Physiology*. 93: 1253-1260.
- Corrales, J.; C. B. Peña-Valdivia; Y. Razo M; M. Sánchez H. 2004. Acidity modification associated to hour of the day of cut and elapsed time since harvest, and pH-buffer capacity in nopalitos (*Opuntia* spp.). *Postharvest Biology and Technology*. 32 (2):169-174.
- Cushman, J. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environment. *Plant Physiology*. 127: 1439-1448.
- Cushman, J. C.; A. M. Borland. 2002. Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant Cell and Environment*. 25: 295-310.
- Dodd, A.; A. Borland; R. Haslam; H. Griffiths; K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany*. 53: 559-580.
- Geydan, T. D.; L. M. Melgarejo. 2005. Metabolismo ácido de las crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana*. 10 (2): 3-15.
- Goldstein, G.; J. K. E. Ortega; A. Nerd; P. S. Nobel. 1991. Diel patterns of water potencial components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted. *Plant Physiology*. 95: 274-280.
- Hanscom, Z.; I. P. Ting. 1978. Responses of succulents to plant water stress. *Plant Physiology*. 61: 327-330.
- Hanscom, Z.; I.P. Ting. 1978. Irrigation magnifies CAM-photosynthesis in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). *Oecologia*. 33: 1-15.
- Hartsock, T.L.; P.S. Nobel. 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO<sub>2</sub> uptake. *Nature*. 262: 574-576.
- Kiesling, R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 3: 50-59.
- Luttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism. *Annals of Botany*. 93: 629-652.
- Méndez G., S. de J.; L. A. Tarango A.; M. González G. 2004. Preliminary analysis of cochineal insects (*Dactylopius coccus* Costa) with high performance liquid chromatography (HPLC). In: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). *El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 223-234.
- Nobel, P. S.; T. L. Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation. Nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology*. 71 (71-75).

- Nobel, P. S. 2001. Ecophysiology of *Opuntia ficus-indica* In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 13-20.
- Nobel, P. S., E. de la Barrera; D. W. Beilman; J. H. Doherty; B. R. Zutta. 2002. Temperature limitations for cultivation of edible cactus in California. *Madroño*. 49 (4): 228-236.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna. In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 22-43.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2006. Nopalito and cactus pear (*Opuntia* spp.) polysaccharides: mucilage and pectin. *Acta Horticulturae*. 728: 241-247.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; Carlin C. F. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. In: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 255-274.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R.; J. L Flores F. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30 (8): 476-484.
- Rodríguez-Felix., A.; M. Cantwell. 1988. Developmental changes in composition and quality of prickly pear cactus cladodes (nopalitos). *Plant Food for Human Nutrition*. 38: 83-93.
- Razo M., Y.; M. Sánchez H. 2002. Acidez de 10 variantes de nopalito (*Opuntia* spp.) y su efecto en las propiedades químicas y sensoriales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ingeniería Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. México. 104 p.
- Schulze, E.D.; E. Beck; K. Müller-Hohenstein. 2002. *Plant Ecology*. Springer-Verlag. Heidelberg, Alemania.
- SIAP. 2005. Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera, SAGARPA.
- Silva V., M. 2006. El nopal, marca de fábrica de nuestra cultura. *Revista Gente Sur*. Núm. 120.
- Stephen G., R.; E. Arias J. 2001. General background on *Opuntia*. In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 1-4.

## CAPÍTULO IV. POTENCIAL OSMÓTICO Y PERMEABILIDAD DE LAS MEMBRANAS CELULARES DE NOPALITOS (*Opuntia* spp.) EN FUNCIÓN DEL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO

### 4.1. Resumen

Los nopalitos son los cladodios jóvenes de la planta de nopal (*Opuntia* spp.) y en México se consumen comúnmente como verdura. Los nopales son notablemente tolerantes al déficit de humedad y son modelo para estudios relacionados con el déficit hídrico en el suelo. Se evaluó el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo, por suspensión del riego durante 60 días, en el potencial osmótico ( $\Psi_S$ ) del tejido de nopalitos de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza, Solferino y una recolecta silvestre de *O. streptacantha* en condiciones de invernadero, y la alteración de las membranas celulares (índice de daño,  $I_d$ ) en los cinco cultivares. Se utilizó un diseño completamente al azar, con dos fuentes de variación (cultivares y potencial de agua del suelo), con una planta como unidad experimental y seis repeticiones por tratamiento. El  $\Psi_S$  disminuyó exponencialmente de -0.24 a -1.33 en *O. streptacantha* y -0.24 a -1.48 MPa en el cv. Copena V1, con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo (desde -0.39 hasta -3.27 MPa). Con el  $\Psi_A$  de -3.27 MPa, el  $I_d$  varió entre los cultivares desde 3.5 % en el cv. Solferino hasta 29.0 % en Moradaza. Se concluyó que la elevada tolerancia de *Opuntia* spp. al déficit de humedad en el suelo, por períodos relativamente prolongados, se expresa como cambios pequeños del  $\Psi_S$  y alteraciones mínimas en la permeabilidad de las membranas celulares.

**Palabras clave:** *Opuntia* spp., potencial de agua, potencial osmótico celular, restricción de humedad.

## 4.2. Abstract

“Nopalitos” are the young cladodes of nopal (*Opuntia* spp.) plant, in México they are commonly eaten as vegetable and it has also been demonstrated that they have positive effect on the human physiology. The nopal plant is extremely tolerant to water deficit and it is a model for studies related with the soil water deficit. The effect of gradual decrease the soil water potential ( $\Psi_w$ ) was evaluated, by withholding water for 60 days, in the osmotic potential ( $\Psi_\pi$ ) of nopalitos tissue in the Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza and Solferino cultivars, and a wild accession of *O. streptacantha* in greenhouse conditions. Also alteration of cellular membranes (damage index,  $I_d$ ) in the five cultivars. A completely randomized design with two sources of variation (cultivars and water potential) with one plant as experimental unit and six replications per treatment and were used. The  $\Psi_\pi$  decay exponentially from -0.24 to -1.33 on *O. streptacantha* and from -0.24 to -1.48 on cv. Copena V1, as soil  $\Psi_w$  decrease from -0.39 up to -3.27 MPa. At -3.27 MPa of soil  $\Psi_w$ ,  $I_d$  ranged among the cultivars from 3.5 % in the cv. Solferino up to 29.0 % in Moradaza. It is concluded that the high tolerance of *Opuntia* spp. to the soil water deficit is expressed with small changes of  $\Psi_\pi$  and a minimum of alterations in the cellular membrane permeability.

**Key words:** cellular osmotic potential, *Opuntia* spp., water potential, water restriction.

### 4.3. Introducción

Los nopalitos, tallos modificados o cladodios jóvenes de las plantas de nopal (*Opuntia* spp.) son consumidos como alimento desde épocas prehispánicas en México. Las plantas del género *Opuntia* crecen y producen tanto nopalitos como tunas (frutos), en regiones secas, con lluvia errática y suelos pobres sujetos a erosión (Reyes *et al.*, 2005). Los parámetros de calidad de los nopalitos están definidos parcialmente; sin embargo, la succulencia de sus tejidos determinada en parte por su contenido de agua y composición química de sus tejidos, es una de las características más importantes para los consumidores (Corrales *et al.*, 2004). Además, por sus características fisiológicas y bioquímicas como el metabolismo fotosintético del tipo ácido crasuláceo (MAC), los nopales pueden ser un modelo para el estudio de los ajustes metabólicos en las plantas, que conducen a la supervivencia de los tejidos, aún cuando la planta permanezca con déficit de humedad drástico por varias semanas. Al respecto, se ha documentado la supervivencia de plantas de nopal de dos años de edad, sin aporte de humedad al suelo por varios meses (Aguilar y Peña-Valdivia 2006).

Las membranas celulares han sido reconocidas como sitios de reacción a diversas condiciones bióticas (parásitos patógenos) y abióticas (déficit de humedad y nutrientes, calor, frío, exceso de sales, entre otros) inductoras de estrés (Shewfelt, 1992). Entre los cambios observados en las membranas evaluados experimentalmente, están las modificaciones en sus lípidos y actividades enzimáticas, las cuales son dependientes y a la vez repercuten en la integridad (regulación de la liberación del contenido celular) y propiedades fisicoquímicas de la propia membrana (Shewfelt, 1992; Prášil y Zámečník. 1998). La cuantificación de la conductividad eléctrica del medio de resuspensión de los tejidos ha sido utilizada para evaluar la integridad y funcionalidad de las membranas (Abraham *et al.*, 2004; Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003 y 2004). Además, entre las reacciones de las plantas al déficit de humedad está la acumulación activa de solutos, denominada ajuste osmótico, la que a la vez

conduce a la disminución del potencial de agua total del tejido. Como resultado de estos ajustes, las plantas pueden absorber agua y mantener la actividad fisiológica. La acumulación activa de solutos en la célula puede contribuir al mantenimiento de la turgencia y ésta es prerequisite para que el crecimiento continúe durante el estrés hídrico (Loveys *et al.*, 2004).

El objetivo de la presente investigación fue conocer el efecto de la disminución del potencial de agua del suelo ( $\Psi_A$ ), por suspensión del riego durante 60 días, en el potencial osmótico ( $\Psi_S$ ) y liberación de electrolitos (o índice de daño membranal,  $I_d$ ) de los nopalitos (*Opuntia* spp.) de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino y una recolecta silvestre de *O. streptacantha* en condiciones de invernadero.

#### **4.4. Materiales y métodos**

##### **Material vegetal**

Se utilizaron cinco cultivares mexicanos de nopalitos de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, obtenidos del campo experimental La Nopalera de la Universidad Autónoma Chapingo, México, el campo experimental del Colegio de Postgraduados, Montecillo, México y del Instituto de Investigaciones en Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Los sitios de producción comercial y de recolecta original se señalan en el Cuadro 4.1.

##### **Desarrollo del experimento**

Doce plantas de un año de edad de cada cultivar, obtenidas de cladodios plantados en macetas con 25 kg de suelo, se regaron dos veces por semana a partir de octubre de 2006 hasta que las yemas vegetativas (nopalitos) se desarrollaron y alcanzaron una longitud media de 8 a 10 cm. Las plantas fueron divididas en dos

grupos iguales, en uno se continuó con el riego y al otro se le suspendió durante dos meses. Se muestreó un nopalito de cada unidad experimental cada 10 días.

**Cuadro 4.1.** Cultivares y recolecta silvestre de nopalitos (*Opuntia* spp.) evaluados en éste estudio.

<b>Cultivares y recolecta silvestre</b>	<b>Sitio de recolección o producción</b>
Atlixco	Tlaxcalancingo, Puebla
Copena V1	Chapingo, Estado de México
Milpa Alta	Distrito Federal
Moradaza	Tecamac, Estado de México
Solferino	Tecamac, Estado de México
<i>O. streptacantha</i>	Tamazunchale, San Luís Potosí

El suelo utilizado fue de la clase textural migajón arenoso, con 49 % de arena, 30 % de limo y 21 % de arcilla, con pH de 7.51, conductividad eléctrica de 7.95 dS m<sup>-1</sup>, densidad aparente de 1.25 y densidad real de 2.29 gcm<sup>-3</sup>, saturación de 62.9 %, capacidad de campo de 38 % y punto de marchitamiento permanente de 19.5 % de humedad. El agua utilizada para el riego presentó pH de 7.65, conductividad eléctrica de 0.44 dS m<sup>-1</sup>, y 3.56 meqL<sup>-1</sup> de bicarbonatos, 0.45 de cloruros, 0.83 de sulfatos, 1.25 de calcio, 1.60 de magnesio, 1.70 de sodio y 0.31 de potasio.

#### **Determinación del potencial osmótico, índice de daño (I<sub>d</sub>) y potencial de agua del suelo**

Se cuantificó el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) (en un osmómetro Wescor 5520, EE. UU.), en 10 l del jugo celular extraído por compresión de la muestra en una jeringa hipodérmica.

La permeabilidad de las membranas celulares y el índice de daño se determinaron con la metodología descrita previamente por Prášil y Zámečník, 1998 y Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003 y 2004; la que consiste en cuantificar los cambios en la conductividad eléctrica del medio de resuspensión del tejido. En

este caso fueron utilizados dos cilindros de 3 cm de diámetro en 25 ml de agua desionizada. Se determinó previamente el peso de los cilindros en balanza analítica (Scientech, E.E. U.U., precisión de 0.0001 g). Con base en la hipótesis de que la cantidad de electrolitos liberados al medio es directamente proporcional al daño ocurrido en las membranas de los tejidos estresados, se calculó el índice de daño con la igualdad:  $I_d (\%) = ((R_t - R_o) / (R_f - R_o)) 100$ ; donde,  $I_d$  es el índice de daño,  $R_t$  la conductividad eléctrica del medio de resuspensión del tejido estresado,  $R_o$  la conductividad eléctrica del medio de resuspensión del tejido no estresado (testigo) y  $R_f$  la conductividad eléctrica del medio de resuspensión no estresado después de haber sido congelado (para asegurar la liberación total de electrolitos del tejido), según lo descrito previamente (Prášil y Zámečník, 1998).

Para el cálculo del  $I_d$ , se cuantificó la conductividad eléctrica de los electrolitos liberados al medio de resuspensión, con conductímetro digital (Horiba B-173, Japón) y los valores fueron ajustados a un gramo de tejido. Las determinaciones se realizaron en el centro de cada nopalito.

Para evaluar la disminución del potencial de agua del suelo, en cada muestreo se tomaron tres muestras de suelo a 10 cm de la superficie de la maceta y se cuantificó su potencial de agua ( $\Psi_A$ ). Para esto, las muestras se incubaron en cámaras psicrométricas (Wescon C-52, Inc, EE. UU.) por 4 a 6 h y después de este tiempo se determinó el  $\Psi_A$ , con un microvoltímetro (Wescon HR-33T, Inc, EE. UU.), conectado a cada cámara, operado en el modo de punto de rocío. Los valores del  $\Psi_A$  se expresaron en MPa.

### **Diseño experimental y análisis estadístico**

Los datos se ordenaron y se analizaron bajo un diseño experimental completamente al azar con dos fuentes de variación que fueron el cultivar y el potencial de agua del suelo, para observar el efecto sobre el potencial osmótico e índice de daño de las membranas celulares de los nopalitos. Así, se formaron 42

tratamientos con seis repeticiones y un total de 252 unidades experimentales. La unidad experimental consistió en una planta.

Los resultados fueron sometidos a un análisis de varianza y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey ( $P \leq 0.05$ ) para cada variante y a diferentes niveles de  $\Psi_A$  entre variantes. El análisis se realizó con el paquete estadístico SAS y la representación gráfica de los datos se realizó con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (versión 9) para computadora personal.

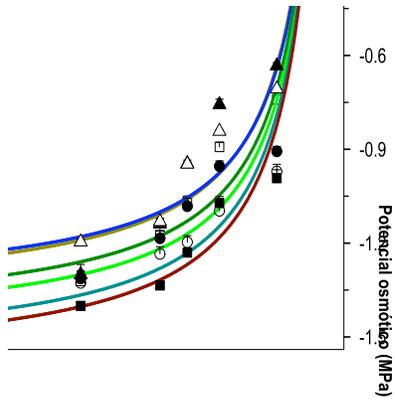
#### 4.5. Resultados y discusión

##### **Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo y potencial osmótico de los nopalitos ( $\Psi_S$ )**

El riego aplicado a las macetas mantuvo la humedad del suelo en aproximadamente 48 %, sin variaciones significativas ( $P \leq 0.05$ ), lo que equivale a un valor de  $\Psi_A$  de -0.39 MPa. En contraste, la suspensión del riego generó una disminución drástica en el  $\Psi_A$  del suelo, alcanzando un valor mínimo de -3.27 MPa después de 60 días sin riego (Figura 4.1).

El  $\Psi_S$  de los nopalitos con riego mostró diferencias estadísticamente significativas (de hasta 31 %) entre algunos tratamientos, con valores entre -0.20 MPa en *O. streptacantha* y -0.29 MPa en el cv. Copena V1. La disminución del  $\Psi_A$  del suelo provocó una reducción acelerada inicialmente en el  $\Psi_S$  de las diferentes variantes de nopalitos en los seis muestreos realizados, después de -2.0 MPa de  $\Psi_A$  ésta disminución fue más lenta alcanzando valores mínimos de hasta -1.34 MPa en *O. streptacantha* y -1.48 en el cv. Copena V1 (Figura 4.2).

**Figura 4.1.** Potencial de agua del suelo (MPa) en el que se mantuvieron las plantas de *Opuntia* spp., de un año de edad, con riego dos veces por semana (●) y suspensión del mismo durante 60 días (○), en condiciones de invernadero. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05).



**Figura 4.2.** Potencial osmótico del tejido de nopalitos de *Opuntia* spp. de los cultivares Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲), Solferino (○) y una recolecta silvestre de *O. streptacantha* (△) y su relación con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6,  $P \leq 0.05$ ).

Los resultados indican que la reducción del  $\Psi_s$  en los nopalitos fue exponencial e independiente del tipo de nopalito, cultivar o silvestre, fue acelerado cuando el  $\Psi_A$  del suelo disminuyó a valores cercanos a -1.71 MPa, pero la tasa de decaimiento se redujo a partir de este  $\Psi_A$  del suelo y hasta que alcanzó los -3.27 MPa. De acuerdo con Loveys *et al.* (2004), la respuesta descrita corresponde a la de las especies tolerantes a la deshidratación.

### **Liberación de electrolitos de los tejidos e índice de daño ( $I_d$ )**

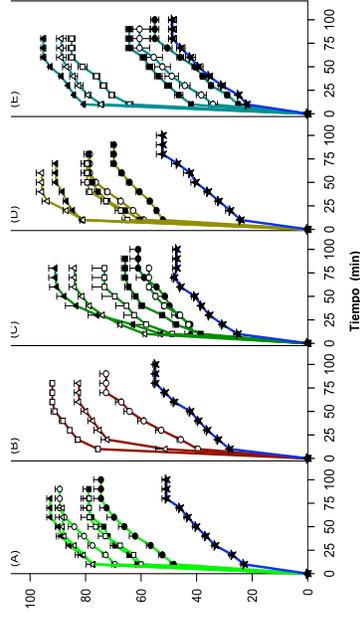
Debe señalarse que en las plantas de la recolecta silvestre disminuyó notablemente la exposición de yemas vegetativas después de iniciada la suspensión del riego, por lo que las evaluaciones de liberación de electrolitos y cuantificación del índice de daño se realizaron únicamente en los tratamientos correspondientes a los cultivares. Además, algo similar sucedió en el cv. Copena, por lo que las evaluaciones en este cultivar se realizaron cada 20 días en lugar de cada 10 días.

La salida de electrolitos de los tejidos frescos de los nopalitos, de todos los tratamientos, mostró dos fases. La primera fue acelerada y breve, y se presentó en los primeros 10 min, mientras que la segunda fase fue relativamente lenta y prolongada, con duración de entre 20 y 60 min, variable entre los cultivares y dependiente del  $\Psi_A$  del suelo (Figura 4.3).

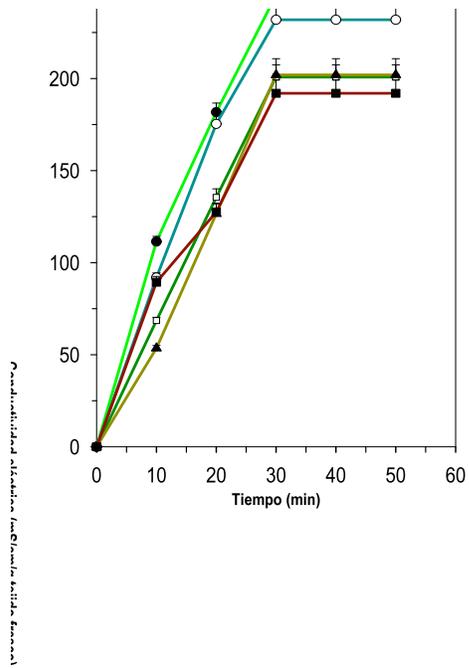
Las diferencias de la tasa de liberación de electrolitos entre los tratamientos con riego fueron pequeñas pero estadísticamente significativas (Figura 4.3). Este resultado puede tomarse como evidencia de la existencia de ciertas diferencias en la composición de electrolitos, la regulación de su liberación, o ambas entre los cultivares. Al respecto, Prášil y Zámečník (1998) señalaron que la conductividad eléctrica absoluta del medio puede ser afectada por la concentración de electrolitos y el tipo de electrolitos del tejido. Además, aunque la cantidad de muestra también podría generar las diferencias ya señaladas, en el presente estudio la cantidad de muestra utilizada en las evaluaciones fue estandarizada.

Como cabría esperar, debido al daño generalizado de las membranas en los tejidos congelados, la conductividad eléctrica máxima del medio de resuspensión de los segmentos congelados de nopalito se incrementó (alrededor de cuatro veces) significativamente respecto a las muestras frescas de todos los tratamientos y se alcanzó en menos de la mitad del tiempo (30 min) (Figuras 4.3 y 4.4). Las diferencias en las conductividades eléctricas máximas obtenidas con los tejidos muertos por congelación pueden tomarse como evidencia de que la composición y/o contenido de electrolitos es diferente entre los cultivares de *Opuntia*; al respecto, se conformaron dos grupos, el que generó las mayores conductividades eléctricas (en promedio 239 mS/cm/g tejido fresco), integrado por los cultivares Atlixco y Solferino, y el de las menores conductividades eléctricas (en promedio 198 mS/cm/g tejido fresco) formado por Copena, Milpa Alta y Moradaza (Figura 4.4).

La disminución del  $\Psi_A$  del suelo generó incrementos significativos en la conductividad eléctrica del medio de resuspensión de los nopalitos y la máxima conductividad eléctrica casi se duplicó en los cinco cultivares cuando los  $\Psi_A$  del suelo alcanzaron niveles menores de -2.43 y -3.27 MPa, después de 50 y 60 días sin riego (Figura 4.3). Sin embargo, debe destacarse que únicamente en el cv. Moradaza la mayor deshidratación del suelo generó la máxima conductividad eléctrica del medio, es decir no existió una relación lineal entre el  $\Psi_A$  del suelo y los valores máximos de la conductividad eléctrica del medio generada por los tejidos. Este resultado puede interpretarse como una recuperación parcial de las plantas de nopal al estrés generado por el déficit de humedad prolongado, esta respuesta generalmente se debe a los cambios o ajustes bioquímicos y fisiológicos en diferentes niveles, como reorganización de la composición y/o estructura de las membranas celulares o modificación del contenido de osmolitos celulares. Los mecanismos bioquímicos relacionados con las modificaciones en la composición y funcionalidad de las membranas celulares en respuesta a la sequía han sido documentado en diferentes especies vegetales (Gigon *et al.*, 2004).



**Figura 4.3.** Cambios de la conductividad eléctrica del medio de resuspensión durante los primeros 90 minutos, de segmentos de nopalitas de *Opuntia ficus-indica* de los cultivares mexicanos Atlixco (A), Copena (B), Milpa Alta (C), Moradaza (D) y Solferino (E), dependientes del potencial de agua del suelo (★ -0.39, ● -0.63, ○ -1.16, ■ -1.46, □ -1.72, ▲ -2.46 y △ -3.3 MPa. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6, P≤0.05).



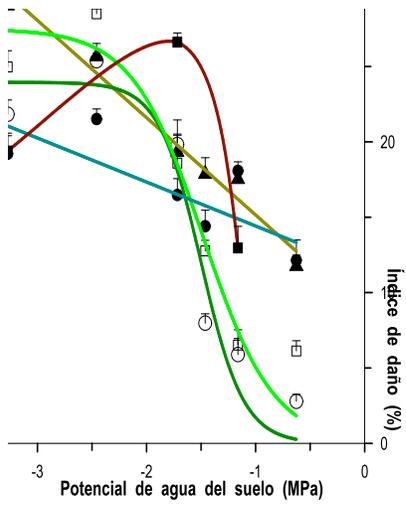
**Figura 4.4.** Conductividad eléctrica del medio de resuspensión de segmentos de nopalitos de *Opuntia ficus-indica* de los cultivares Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲) y Solferino (○), cultivados en invernadero, en suelo con  $\Psi_A$  de -0.39 MPa y muertos por congelación. Cada punto es el promedio + el error estándar ( $n=6$ ,  $P \leq 0.05$ ).

Además, Aguilar y Peña (2006) señalaron que se ha demostrado experimentalmente la incorporación a la planta de nopal de la humedad condensada durante la madrugada, a través de aréolas e hidátodos y podría suceder a través de los estomas y la epidermis. Sin embargo, en este último caso, eso parece poco probable que el proceso de incorporación de humedad fuera exclusivo solo de algunos cultivares.

También se observó que la disminución del  $\Psi_A$  del suelo redujo el tiempo requerido para alcanzar la conductividad eléctrica máxima del medio de resuspensión de los nopalitos; pues los tejidos de las plantas testigo alcanzaron la máxima conductividad eléctrica en 75 min, mientras los provenientes de las plantas sin riego lo hicieron entre 10 y 40 min antes (Figura 4.3). Este resultado puede tomarse como evidencia de que las membranas celulares de los nopalitos son alteradas por la disminución de la humedad disponible, ya que se acelera la tasa de liberación de los electrolitos.

Debido a que la conductividad eléctrica del medio (conductividad absoluta) puede ser afectada por la concentración de electrolitos del tejido, Prášil y Zámečník (1998) sugirieron expresar las alteraciones en el tejido con el índice de daño propuesto por Flint *et al.* (1967). En el presente estudio, el  $I_d$  de los nopalitos de los cinco cultivares incrementó con la disminución de su  $\Psi_A$  del suelo. Esta disminución del  $\Psi_A$  del suelo afectó diferentemente los cultivares de *Opuntia*, pues el cambio en Atlixco y Moradaza tuvo una tendencia lineal, mientras que en Milpa Alta y Solferino fue sigmoideal y en Copena aunque el número de observaciones fue menor que en el resto de los cultivares, el efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el índice de daño parece tener una tendencia Gausiana, diferente a los otros cuatro cultivares.

Otra diferencia entre los cultivares fue el valor máximo del  $I_d$  alcanzado con el  $\Psi_A$  de -3.27 MPa del suelo, pues varió desde 19.21 % en Atlixco hasta 29.03 % en Moradaza (Figura 4.5).



**Figura 4.5.** Índice de daño en las membranas celulares de los nopalitos de *Opuntia ficus-indica* de los cultivares mexicanos Atlixco (●), Copena (■), Milpa Alta (□), Moradaza (▲) y Solferino, dependiente del  $\Psi_A$  del suelo. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=6,  $P \leq 0.05$ ).

Los resultados del  $I_d$  confirmaron la tolerancia de las plantas de *Opuntia* spp. al déficit de humedad del suelo; pues, se han calculado  $I_d$  de entre 35 y 36 % en raíz de plántulas de frijol domesticado y silvestre y maguey después de permanecer sólo 24 h en un sustrato con  $\Psi_A$  de -2.35 MPa (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003 y 2004).

#### 4.6. Conclusiones

La elevada tolerancia de *Opuntia* spp. al déficit de humedad en el suelo, por períodos relativamente prolongados, se expresa como cambios pequeños del potencial osmótico y alteraciones mínimas en las membranas celulares.

#### 4.7. Literatura citada

- Abraham, E. M.; B. Huang; S. A. Bonos; W. A. Meyer. 2004. Evaluation of drought resistance for Texas Bluegrass, Kentucky Bluegrass and their hybrids. *Crop Science*. 44: 1746-1753.
- Aguilar B., G. y C. B. Peña-Valdivia. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por la sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29 (3): 231-237.
- Corrales, J.; C. B. Peña-Valdivia; Y. Razo M; M. Sánchez H. 2004. Acidity modification associated to hour of the day of cut and elapsed time since harvest, and pH-buffer capacity in nopalitos (*Opuntia* spp.). *Postharvest Biology and Technology*. 32(2):169-174.
- Flint, H.L.; B.R. Boyce; D. J. Beattie. 1967. Index of injure a useful expression of freezing injure to plant tissue as determined by the electrolytic method. *Can. J. Plant Sci.* 47:229-230.
- Gigon, G; A. R. Matos; D. Laffray; Y. Zuily-Fodil; A-T, Pham-Thi. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Annals of Botany*. 94: 345-351.

- Loveys, B. R.; Stoll, M; Davies, W. J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signalling in novel irrigation practice. *In: Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 113-141.
- Prášil, I. and J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for accessing freezing injury. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environmental and Experimental Botany*. 40: 1- 10.
- Reyes A., J. A.; J. R. Aguirre R. y J. L Flores F. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30 (8): 476-484.
- Shewfelt, R. L. 1992. Response of plant membrane to chilling and freezing. *In: Plant membrane*. Leshem, Y. Y., R. L. Shewfelt, C. M. Wilcomer, and O. Pantoja (Ed.). Kluwer, London. pp. 192- 219.

## CAPÍTULO V. POLISACÁRIDOS ESTRUCTURALES DE NOPALITOS (*Opuntia* spp.) Y SU MODIFICACIÓN POR EL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO

### 5.1. Resumen

Los nopalitos son fuente natural de polisacáridos estructurales que generan efectos benéficos en la fisiología humana. Se desconoce si la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo modifica el contenido y composición de la fibra alimentaria de los nopalitos. El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, por suspensión del riego durante 60 días, en el contenido de polisacáridos estructurales o de la fibra alimentaria de nopalitos de los cultivares Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza, Solferino y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, en condiciones de invernadero. Se utilizó un diseño completamente al azar, con dos fuentes de variación (cultivares y potencial de agua del suelo), con una planta como unidad experimental y cuatro repeticiones por tratamiento. Se determinó el contenido de mucílago, pectinas, hemicelulosa débil y fuertemente unida y celulosa, con métodos de extracción en secuencia, purificación por lavado acuoso o etanólico y diálisis, y liofilización. La disminución máxima del  $\Psi_A$  del suelo alcanzó -3.27 MPa y con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo se generaron diferencias significativas del contenido de mucílago (1.5 en Milpa Alta a 6.3 % del peso deshidratado en Copena V1), pectinas (3.8 en Milpa Alta a 15 % en Solferino), hemicelulosa débil (5 en Copena a 19 % en Milpa Alta) y fuertemente unida (5 en Copena a 15 % en Solferino) y celulosa (5 a 21 % en Atlixco, respectivamente). El cv. Milpa Alta presentó en general, un patrón de cambio del contenido de polisacáridos dependiente del  $\Psi_A$  del suelo significativamente diferente a los cultivares Atlixco, Copena V1, Moradaza y Solferino. La recolecta silvestre de *O. streptacantha* presentó los contenidos significativamente mayores de fibra total y de sus componentes, por lo que representa una mejor opción para la extracción de polisacáridos naturales para uso industrial.

**Palabras clave:** fibra dietética, cladodios jóvenes, potencial hídrico.

## 5.1. Abstract

The nopalitos are a natural source of structural polysaccharides (fibre) which are good for the human physiology. We are not aware of previous studies on the changes in content and composition of the fibre of nopalitos when the soil water potential ( $\Psi_w$ ) decrease. The objective was to evaluate the effect of diminish  $\Psi_w$ , by suspension of the irrigation during 60 days, on the fibre content of nopalitos. The cultivars Atlixco, Copena V1, Milpa Alta, Moradaza, Solferino and a wild nopalito (*O. streptacantha*) were studied. The nopalitos grew under greenhouse conditions. A completely randomized design with two sources of variation (cultivars and water potential) with one plant as experimental unit and four replications per treatment and were used. The content of mucilage, pectin, hemicelluloses (loosely bond and tightly-bound) and cellulose was quantified. Methodologies on sequence of polysaccharides extraction, purification with ethanol and water, and dialysis were utilized. The minimum soil  $\Psi_w$  was -3.27 MPa and as a result was significant differences of mucilage content (1.5 in Milpa Alta to 6.3 % in Copena V1), pectin (3.8 in Milpa Alta to 15 % in Solferino), loosely bond hemicelluloses (5 in Copena to 19 % en Milpa Alta) and tightly-bound hemicelluloses (5 in Copena to 15 % en Solferino) and cellulose (5 to 21 % in Atlixco, respectively) (dry weight). In general, the relationship between the content of polysaccharides and  $\Psi_w$  was in inverse proportion. Additionally, the pattern of change of polysaccharides was noteworthy different in cv. Milpa Alta in comparison with the other nopalitos. The wild nopalito (*O. streptacantha*) had greater fibre content; as a result, it represents an important option for the extraction of polysaccharides at industrial level.

**Keywords:** dietetic fibre, young cladodes, soil water potential.

### 5.3. Introducción

El consumo del nopal (*Opuntia* spp.) es una de las tradiciones alimenticias más arraigadas en México, esta planta se desarrolla en regiones áridas y semiáridas, pero se adapta a diferentes condiciones ecológicas y hoy en día se cultiva desde los 800 hasta los 2,500 msnm (Nobel *et al.*, 2002; Pimienta *et al.*, 2004). Destaca por su importancia económica, diversidad de usos, como alimento, forraje, medicina, materia prima en la elaboración de artesanías e industria cosmetológica, alimentaria y farmacéutica (Galati *et al.*, 2002; Sáenz, 2002; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006).

Los nopalitos son fuente natural de polisacáridos, los cuales se han estudiado principalmente en *O. ficus-indica*. Esta especie ha sido identificada como fuente de abundante fibra alimentaria (20.4 %) de alta calidad (Nefzaoui y Ben, 2001), con efectos benéficos en la fisiología humana, principalmente sobre la hiperglucemia, el cáncer, las enfermedades cardiovasculares y el control de peso corporal (Binns, 2003; Cummings *et al.*, 2004; Englyst y Englyst, 2005; Figuerola *et al.*, 2005).

Los polisacáridos de los nopalitos son principalmente estructurales (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006), no disponibles o no glicémicos (no son metabolizados por el organismo humano; Englyst y Englyst, 2005). Estos pueden ser solubles o insolubles en agua, constituyen el 90 % de las paredes celulares (Englyst *et al.*, 1994) y forman la mayor parte de la fibra alimentaria; entre ellos se encuentran las pectinas, celulosa, hemicelulosas y mucílago. Las pectinas son polisacáridos coloidales con alto contenido de ácido galacturónico (Latham, 1997; Galati *et al.*, 2002), la celulosa es un polímero de glucosa y un componente importante de la fibra insoluble (Latham, 1997), las hemicelulosas son polímeros formados principalmente por hexosas y pentosas y el mucílago es un polisacárido péctico de composición compleja (Cárdenas *et al.*, 1997; Clifford *et al.*, 2002; Hopkings *et al.*, 2003). En términos de calidad, la proporción y probablemente la composición del mucílago es determinante para la preferencia del cultivar entre los

consumidores y podría ser un criterio de selección de los nopalitos como materia prima para la manufactura de productos diversos (Razo y Sánchez, 2002; Huerta y Montes, 2003).

Debido a la heterogeneidad y complejidad de los componentes de las paredes celulares (Zhong *et al.*, 1998), se han desarrollado diversas metodologías para la extracción y purificación de polisacáridos de las paredes celulares de las plantas y los resultados pueden ser notablemente variables entre cultivares de un mismo género y especie (Malainine *et al.*, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006). Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006) adaptó la metodología propuesta por Peña-Valdivia y Ortega-Delgado (1984 y 1986), para la determinación de los polisacáridos estructurales de semillas de frijol. Las citadas autoras lograron avances en el conocimiento de la composición de los polisacáridos de la fibra alimentaria del nopalito, mediante la extracción, purificación y cuantificación de los polisacáridos estructurales de tunas y nopalitos crudos y cocidos. Esta metodología combina la extracción en secuencia de los polisacáridos con disolventes inorgánicos, purificación por lavado acuoso, etanólico o ambos y diálisis y cuantificación gravimétrica después de liofilizarlos. Así, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006) encontraron que el contenido de polisacáridos estructurales varió amplia y significativamente entre los nopalitos de 13 cultivares de *Opuntia* spp. con importancia comercial, el contenido de pectinas fluctuó desde 5 hasta cerca de 15 %, el mucílago desde 4 hasta 8.6 % y la hemicelulosa y celulosa desde 11.5 hasta 15.0 % y desde 4 hasta 15 %, respectivamente. También señalaron las modificaciones de la composición de la fibra alimentaria de los nopalitos cocidos y los frutos.

En otro estudio, Camacho *et al.* (2007) aplicaron la metodología adaptada por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006) y obtuvieron evidencias experimentales de que la proporción de mucílago de los cultivares Moradaza y Solferino, incrementó significativamente (desde 6 hasta 9 %) con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo y simultáneamente, el contenido de pectinas de los nopalitos del cv. Moradaza casi se triplicó cuando el  $\Psi_A$  del suelo cambió de -0.14 a -3.5 MPa,

pero el contenido de hemicelulosa y celulosa mostró cambios irregulares con el cambio de  $\Psi_A$  del suelo. Se desconoce si éste es un efecto general entre cultivares y si existe algún patrón de cambio en el contenido de los otros componentes de la fibra alimentaria de los nopalitos dependiente del  $\Psi_A$  del suelo. Así, el objetivo de la presente investigación fue evaluar el efecto de la disminución del  $\Psi_A$  del suelo por suspensión del riego durante 60 días, en el contenido de polisacáridos estructurales de los nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, en condiciones de invernadero, bajo la hipótesis de que el contenido de los polisacáridos estructurales se modifican sin un patrón único y en mayor proporción con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo entre los cultivares respecto a la recolecta silvestre.

#### **5.4. Materiales y métodos**

##### **Material vegetal**

Se evaluaron cinco cultivares comerciales de nopalitos de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, obtenidos del campo experimental La Nopalera de la Universidad Autónoma Chapingo, México, el campo experimental del Colegio de Postgraduados, Montecillo, México y del Instituto de Investigaciones en Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Los sitios de producción comercial y de recolecta original se señalan en el Cuadro 5.1. La cosecha se realizó cuando los nopalitos alcanzaron entre 15 y 20 cm de longitud, de acuerdo con el índice de calidad propuesto por Rodríguez-Felix y Cantwell (1988).

**Cuadro 5.1.** Cultivares comerciales y recolecta silvestre de nopalitos (*Opuntia* spp.) evaluados en el presente estudio.

<b>Cultivares y recolecta silvestre</b>	<b>Sitio de recolección o producción</b>
Atlixco	Tlaxcalancingo, Puebla
Copena V1	Chapingo, Estado de México
Milpa Alta	Distrito Federal
Moradaza	Tecamac, Estado de México
Solferino	Tecamac, Estado de México
<i>O. streptacantha</i>	Tamazunchale, San Luís Potosí

### **Desarrollo del experimento**

Doce plantas de un año de edad de cada cultivar con características homogéneas, se establecieron en macetas de 25 kg de suelo y se regaron con un litro de agua por maceta dos veces por semana, a partir de abril de 2006 hasta que las yemas vegetativas (nopalitos) se desarrollaron y alcanzaron una longitud media de 8 a 10 cm. Posteriormente se formaron dos grupos de plantas, en uno se continuó con el riego y al otro se le suspendió por dos meses. Durante ese período se muestreó un nopalito de cada unidad experimental cada 10 días. Las plantas se mantuvieron en condiciones de invernadero durante todo el estudio.

El suelo utilizado fue de la clase textural migajón arenoso, con 49 % de arena, 30 % de limo y 21 % de arcilla, con pH de 7.51, conductividad eléctrica de 7.95 dS m<sup>-1</sup>, densidad aparente de 1.25 y densidad real de 2.29 gcm<sup>-3</sup>, saturación de 62.9 %, capacidad de campo de 38 % y punto de marchitamiento permanente de 19.5 % de humedad. El agua utilizada para el riego presentó pH de 7.65, conductividad eléctrica de 0.44 dS m<sup>-1</sup>, y 3.56 meqL<sup>-1</sup> de bicarbonatos, 0.45 de cloruros, 0.83 de sulfatos, 1.25 de calcio, 1.60 de magnesio, 1.70 de sodio y 0.31 de potasio.

## **Determinación del contenido de polisacáridos estructurales y del potencial de agua del suelo**

Se determinó el contenido de polisacáridos estructurales con la metodología descrita por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006). Para esto, los nopalitos se cosecharon en la mañana, entre las 10 y 11 horas, las espinas se retiraron con un cuchillo y de la parte media de cada nopalito se obtuvieron 10 g y el peso de las muestras se registró en balanza digital (Precisa XB200C Switzerland, precisión de 0.01 g). Las muestras fueron divididas en segmentos de aproximadamente un centímetro de anchura y longitud variable, se envolvieron en segmentos de lámina de aluminio y se introdujeron inmediatamente en un congelador (Cool-lab, EE. UU.) a  $-20^{\circ}\text{C}$ . Después de ocho días las muestras fueron deshidratadas totalmente en un liofilizador (Labconco 4.5, EE. UU.) y se pesaron en una balanza analítica (Scientech, EE. UU., precisión de 0.0001 g). Las muestras liofilizadas fueron trituradas manualmente en un mortero hasta obtener un polvo fino. A partir de 200 mg del polvo de nopalito se extrajo el mucílago por ebullición de la muestra en agua destilada. El tejido sin mucílago se utilizó para solubilizar las pectinas en una solución quelante de oxalato de amonio al 0.5 %, con calor. La hemicelulosa débilmente unida y la hemicelulosa fuertemente unida se extrajeron en secuencia con KOH al 5 % y al 24 %, respectivamente, del residuo sin mucílago y pectinas. Finalmente, la celulosa se obtuvo por lavado acuoso y etanólico del residuo del tejido sin mucílago, pectinas y hemicelulosa. Todas las extracciones se realizaron por triplicado con al menos 12 horas de agitación constante (826 unidades G) en agitador orbital (Shaker, EE. UU.). Los polisacáridos en solución (mucílago, pectinas y hemicelulosas), fueron precipitados por adición de etanol frío (mantenido previamente en el congelador a  $-20^{\circ}\text{C}$ ) a la solución extractora respectiva, fueron concentrados y aislados después de centrifugar esa solución a 1342 unidades G (Centrífuga IEC HN-S, EE. UU.) y eliminar el sobrenadante. Los polisacáridos así obtenidos y la celulosa fueron purificados por diálisis; para esto, se colocaron en membrana tubular para diálisis (Spectra de 1.8 mm de espesor, EE. UU.), los paquetes cilíndricos con los polisacáridos se colocaron en recipientes con

agua destilada, la que fue renovada cada 8 horas, con agitación constante (826 unidades G en agitador orbital PRO VSOS-4P, EE. UU.), durante 72 horas. Después de la diálisis, los polisacáridos fueron transferidos a tubos “Ependorf”, congelados, deshidratados totalmente por liofilización y pesados en una balanza analítica (Scientech, EE. UU., precisión de 0.0001 g). Los valores se expresaron en porcentaje respecto al tejido seco.

Para evaluar la disminución del potencial de agua del suelo ( $\Psi_A$ ), en cada muestreo se tomaron tres muestras de suelo a 10 cm de la superficie de la maceta y se cuantificó su  $\Psi_A$ . Para esto, las muestras se incubaron en cámaras psicrométricas (Wescon C-52, Inc, EE. UU.) por 4 a 6 h y después de este tiempo se determinó el  $\Psi_A$  con un microvoltímetro (Wescon HR-33T, Inc, EE. UU.), conectado a cada cámara y operado en el modo de punto de rocío. Los valores del  $\Psi_A$  se expresaron en MPa.

### **Diseño experimental y análisis estadístico**

Los datos se ordenaron y se analizaron bajo un diseño experimental completamente al azar con dos fuentes de variación que fueron el cultivar y el potencial de agua del suelo, para observar el efecto sobre el contenido de polisacáridos estructurales de los nopalitos. Así, se formaron 42 tratamientos con cuatro repeticiones y un total de 168 unidades experimentales. La unidad experimental consistió en una planta.

Los resultados fueron sometidos a un análisis de varianza y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey ( $P \leq 0.05$ ) para cada variante y a diferentes niveles de  $\Psi_A$  entre variantes. Asimismo, se revisó la significancia de cambios en función del  $\Psi_A$  para cada variante. El análisis se realizó con el paquete estadístico SAS y la representación gráfica de los datos se realizó con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (versión 9) para computadora personal.

## **5.5. Resultados y discusión**

### **Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo**

El riego aplicado a las macetas mantuvo la humedad del suelo en aproximadamente 48 %, sin variaciones significativas ( $P \leq 0.05$ ), lo que equivale a un valor de  $\Psi_A$  de -0.39 MPa. En contraste, la suspensión del riego generó una disminución drástica en el  $\Psi_A$  del suelo, alcanzando un valor mínimo de -3.27 MPa después de 60 días sin riego.

### **Mucílago**

El contenido de mucílago de los nopalitos con riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa) fluctuó entre 1.5 y 2.8 % y las diferencias fueron estadísticamente significativas entre los cultivares, Milpa Alta presentó el menor contenido de mucílago, mientras que Moradaza presentó la mayor proporción. Ambos fueron significativamente diferentes a la recolecta silvestre de *O. streptacantha*, pero ésta presentó un contenido intermedio de mucílago entre los dos cultivares (Figura 5.1).

La disminución del  $\Psi_A$  del suelo debida a la suspensión del riego generó incrementos significativos del contenido de mucílago tanto en los cultivares como en la recolecta silvestre. Este incremento fue lineal en cuatro cultivares y la recolecta silvestre; en contraste, en el cv. Milpa Alta se detectó una caída del contenido de mucílago después de 50 y 60 días de suspensión del riego y  $\Psi_A$  del suelo entre -2.43 y -3.27 MPa (Figura 5.1). Éste comportamiento se atribuye a que las plantas de nopal acumulan hidrocoloides como el mucílago para contribuir a la retención de agua durante la sequía (Sutton *et al.*, 1981).

También, entre los cultivares destacaron Atlixco y Copena V1, pues con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo hasta -3.27 MPa, el contenido de mucílago incrementó más del doble (hasta 5.9 y 6.3 %) respecto a la concentración con el  $\Psi_A$  del suelo de -0.39 MPa. En contraste, los cultivares Moradaza y Solferino y la variante silvestre presentaron incrementos totales de mucílago menores respecto a Atlixco y Copena V1, sólo entre 36 y 44 % (Figura 5.1).

Los resultados indican que la disminución de  $\Psi_A$  del suelo afectó diferentemente el contenido de mucílago de los nopalitos entre los cultivares, pues al menos uno de ellos mostró una tendencia lineal con la disminución. Además, la comparación múltiple de medias mostró que el contenido de mucílago de los nopalitos es significativamente diferente entre los cultivares y la recolecta silvestre, tanto con riego (entre 1.5 y 2.8 %) como con suspensión de riego (entre 1.7 y 6.3 % después de 60 días). Así, se demostró que el contenido de mucílago de los nopalitos es variable entre especies y cultivares. Resultados similares, referentes a la variabilidad del contenido de mucílago en los nopalitos fueron obtenidos por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006), quienes encontraron que el contenido de mucílago de los nopalitos de 13 cultivares varió entre 3.8 y 8.6 %. La proporción de mucílago de algunos tratamientos del presente estudio concuerda con los documentados por otros autores. Medina-Torres *et al.* (2000) indicaron que el mucílago de cladodios de *O. ficus-indica* es inferior al 3.0 %. Camacho *et al.* (2007) determinaron que el contenido de mucílago de los cultivares Copena, Moradaza, Solferino y *O. streptacantha* durante dos meses, fluctuó entre 3.3 y 9.0 % con riego y entre 3.5 y 11.6 % en sequía y que los cambios del contenido de mucílago no mostraron una tendencia única entre variantes ni entre condiciones de humedad. Sepúlveda *et al.* (2007) evaluaron diferentes temperaturas (16 y 40 °C) y tiempos (4, 8 y 16 horas) para la extracción y disolventes para la precipitación (etanol e isopropanol) del mucílago de *O. ficus-indica*. Los citados autores, observaron similitud entre las condiciones de extracción y un contenido de mucílago de 1.5 % en el tejido húmedo, equivalente a 19.4 % del tejido seco.

El contenido de mucílago es una característica importante para la comercialización de los nopalitos, ya que representa lo que comúnmente se denomina “baba” y determina la aceptación y preferencia de los nopalitos por los consumidores (Razo y Sánchez, 2002; Huerta y Montes, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006). Con base en lo anterior, los cultivares Moradaza y Solferino y la recolecta silvestre de *O. streptacantha*, cultivados en invernadero que presentaron el contenido menor de mucílago, podrían utilizarse para satisfacer

la demanda de los consumidores que prefieren nopalitos con bajo contenido de este polisacárido. Mientras que los nopalitos de los cultivares Milpa Alta con periodos de 30-40 días con humedad disponible baja y Atlixco y Copena V1 después de 50-60 días sin aporte de humedad edáfica, podrían ser utilizados como materia prima para la extracción de mucílago.

### **Pectinas**

El contenido de pectinas fue significativamente mayor que el de mucílago tanto en los cultivares como en la variante silvestre en todos los  $\Psi_A$  del suelo. En la condición de riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa), la comparación múltiple de medias formó tres grupos de nopalitos desarrollados en dependencia del contenido de pectinas; un grupo incluyó los nopalitos de los cultivares Milpa Alta, Moradaza y Solferino, con el contenido significativamente menor de pectinas (en promedio 3.8 %), un segundo grupo formado por los cultivares Atlixco y Copena, con contenido medio de pectinas (en promedio 4.5 %) y la recolecta silvestre se separó de los cultivares por su contenido significativamente mayor de pectinas (7.1 %).

La disminución de humedad del suelo incrementó significativamente el contenido de pectinas de los nopalitos de la recolecta silvestre y los cultivares, excepto del cv. Milpa Alta. El incremento del contenido de pectinas, a diferencia del incremento del contenido de mucílago, debido a la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, mostró una tendencia no lineal, con una etapa de incremento amplio (hasta 10 y 15 %) con los primeros cambios del  $\Psi_A$  del suelo, entre -0.69 y -1.71 MPa, y un decaimiento del incremento con las mayores disminuciones del  $\Psi_A$  del suelo. En la representación gráfica, esto último mostró una meseta, con mayor o menor pendiente, dependiente del cultivar. Así, Milpa Alta fue el único cultivar que no modificó su contenido de pectinas con el cambio de  $\Psi_A$  del suelo, mientras que los cultivares Atlixco y Copena y la recolecta silvestre lo duplicaron y 'Moradaza' y 'Solferino' lo triplicaron. Sin embargo, la recolecta silvestre destacó por su contenido significativamente mayor de pectinas, respecto a los cultivares, en prácticamente todos los  $\Psi_A$  del suelo (Figura 5.1). De acuerdo con Loveys *et al.*

(2004), ésta respuesta se explica como una reacción de las plantas al déficit de humedad para acumular solutos que les permitan absorber agua y mantener su actividad fisiológica por más tiempo.

Los resultados mostraron que al igual que el mucílago, existe una amplia variación del contenido de pectinas en los nopalitos de *Opuntia* spp.; la disminución del  $\Psi_A$  del suelo incrementa el contenido de pectinas en mayor proporción en algunos cultivares y este incremento es diferente entre especies de *Opuntia*. Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006) encontraron que el contenido de pectinas de los nopalitos (*Opuntia* spp.) de 13 cultivares varió ampliamente entre 5.32 y 14.0 %. Goycoolea y Cárdenas (2003) también señalaron la amplitud del contenidos de pectinas de 1.0 a 23.9 % entre cladodios de *Opuntia* spp. El efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el contenido de pectinas de los nopalitos del cv. Moradaza fue documentado por Camacho *et al.* (2007), los citados autores determinaron que con la suspensión de riego durante dos meses se generaron incrementos significativos de las pectinas de 7 a 18 % cuando el  $\Psi_A$  del suelo cambió de -0.14 a -3.5 MPa.

El conocimiento de la variabilidad del contenido de los polisacáridos estructurales, como es el caso de las pectinas y su modificación por los factores ambientales es de interés debido a sus efectos positivos en la fisiología humana; además, las pectinas se utilizan como materia prima para la elaboración de diversos productos, principalmente en la industria alimentaria, cosmetológica y forrajera (Galati *et al.*, 2002; Sáenz, 2004; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2006). Así, cultivares como Moradaza y Solferino y la recolecta silvestre de *O. streptacantha* cultivados en ambientes con limitada precipitación, representan una fuente natural rica de estos polisacáridos de importancia comercial.

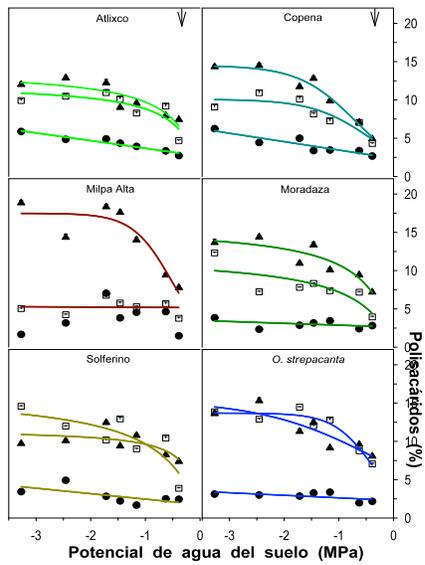
### **Hemicelulosa débilmente unida**

El contenido de hemicelulosa débilmente unida de los nopalitos desarrollados con riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa) mostró diferencias pequeñas entre los cultivares (entre

7.2 y 7.8 %); la excepción fue el cv. Copena, que presentó cerca de la mitad de la hemicelulosa débilmente unida respecto a los otros cuatro cultivares con riego (Figura 5.1). Estos resultados son parcialmente similares a los obtenidos por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004), quienes indicaron que el contenido de hemicelulosa débilmente unida en los nopalitos de 13 cultivares varió ampliamente desde 2.67 % en Copena V1 hasta 10.70 % en Polotitlán. La variación del contenido de hemicelulosa débilmente unida señalada por las mismas autoras en los nopalitos de los cultivares Atlixco, Milpa Alta, Moradaza y Solferino se ubicó entre el 5 y 8 %. La disminución del  $\Psi_A$  del suelo propició el incremento del contenido de hemicelulosa débilmente unida con una tendencia no lineal y en cantidades variables en los nopalitos de los cultivares y la recolecta silvestre de *Opuntia*. Ésta respuesta pudo deberse a que las plantas tienden a incrementar su contenido de hemicelulosas para proteger sus tejidos de la deshidratación (Reid, 1985).

En general, el incremento de hemicelulosa débilmente unida fue mayor con los  $\Psi_A$  del suelo entre -1.46 y -1.71 MPa, y con  $\Psi_A$  menores del suelo el incremento de estos polisacáridos estructurales continuó en proporciones menores y la máxima acumulación entre los nopalitos se alcanzó con diferentes  $\Psi_A$  del suelo (Figura 5.1).

Los nopalitos del cv. Milpa Alta acumularon la proporción significativamente mayor de hemicelulosa débilmente unida respecto a la variante silvestre y los otros cultivares. Esta acumulación mayor del 18 % contrastó con la estabilidad del contenido de mucílago y pectinas en los nopalitos del mismo cultivar (Figura 5.1). Estos resultados evidencian que la síntesis de algunos polisacáridos estructurales incluidos en el grupo de la fibra soluble, la tasa de recambio o ambas son modificadas de manera diferente en los cladodios en desarrollo del cv. Milpa Alta respecto a los otros cuatro cultivares de *Opuntia ficus-indica*.



**Figura 5.1.** Contenido de polisacáridos de la fibra alimentaria soluble (●: mucílago, □: pectinas y ▲: hemicelulosa débilmente unida) de cinco cultivares de nopalitos de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, dependiente del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=4,  $P \leq 0.05$ ).

Los resultados indican que el  $\Psi_A$  de agua del suelo modificó con diferente intensidad la acumulación de hemicelulosa débilmente unida de los nopalitos de *Opuntia* spp. El efecto del  $\Psi_A$  bajo del suelo en la acumulación de la hemicelulosa débilmente unida fue mayor en los nopalitos del cv. Copena respecto a los otros cultivares, pues, la hemicelulosa débilmente unida en los nopalitos de este cultivar fue el triple cuando el  $\Psi_A$  del suelo alcanzó -3.27 MPa respecto a su propia concentración con -0.39 MPa, mientras que en los otros cultivares su incremento máximo fue poco mayor al doble (Figura 5.1). El contenido promedio de hemicelulosa débilmente unida de los nopalitos fue significativamente diferente entre la condición con riego y sin riego, la comparación múltiple de medias evidenció las diferencias entre los cinco cultivares y la recolecta silvestre y las concentraciones notablemente elevadas y diferentes de hemicelulosa débilmente unida en los nopalitos cuando el riego se suspendió por 60 días ( $\Psi_A$  de -3.27 MPa). Al final de este período el contenido de hemicelulosa débilmente unida entre los cultivares alcanzó entre 10 % y 18.3 % en Solferino y Milpa Alta respectivamente, mientras que *O. streptacantha* alcanzó 16 %.

### **Hemicelulosa fuertemente unida**

Existieron diferencias pequeñas pero estadísticamente significativas en el contenido de hemicelulosa fuertemente unida de los nopalitos desarrollados con riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa), entre los cultivares y entre éstos y la recolecta silvestre. Los cultivares Copena y Moradaza presentaron la concentración menor y mayor (4.5 y 6.2 %) respectivamente, mientras que este tipo de polisacárido de los nopalitos de la recolecta silvestre, también con riego fue (7.7 %) estadísticamente mayor respecto a todos los cultivares (Figura 5.2).

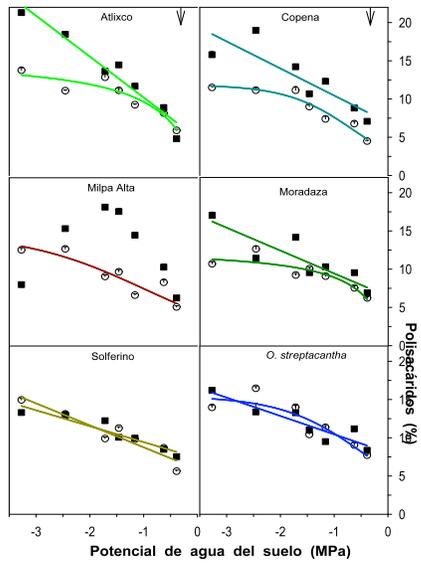
El contenido de hemicelulosa fuertemente unida de los nopalitos de *Opuntia* spp. con riego contrastó con los resultados obtenidos por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004), quienes señalaron que en un grupo de 13 cultivares de nopalitos, el contenido de hemicelulosa fuertemente unida representó entre el 2 y 4.7 % del peso seco.

La disminución paulatina del  $\Psi_A$  del suelo desde -0.39 hasta -3.27 MPa, favoreció el incremento significativo de la hemicelulosa fuertemente unida en los nopalitos de la recolecta silvestre y los cultivares. Este incremento fue no-lineal y en algunos cultivares como Atlixco, Copena y Moradaza, el mayor incremento de este tipo de polisacáridos sucedió con los  $\Psi_A$  del suelo intermedios entre -1.46 y -1.71 MPa, mientras que con los  $\Psi_A$  menores los incrementos fueron menos pronunciados. Así, el contenido máximo de hemicelulosa fuertemente unida alcanzó porcentajes entre 10.7 % en el cv. Moradaza y 15 % en el cv. Solferino. En la recolecta silvestre el incremento de la hemicelulosa fuertemente unida alcanzó hasta 16.5 % (Figura 5.2). Éste comportamiento puede explicarse por los ajustes bioquímicos y fisiológicos que tienen lugar en las plantas para responder a la sequía (Gigon *et al.*, 2004).

El efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el contenido de hemicelulosa total en nopalitos del cv. Moradaza fue evaluado por Camacho *et al.* (2007). Estos autores señalaron que la suspensión del riego durante dos meses generó la disminución del agua del suelo desde -0.14 hasta -3.5 MPa, con lo que se incrementó el contenido de ese grupo de polisacáridos desde 8 hasta 16 %.

### **Celulosa**

El contenido de celulosa de los nopalitos desarrollados con riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa) mostró diferencias significativas entre los cultivares. El análisis estadístico formó varios grupos en dependencia del contenido de celulosa de los nopalitos. El cv. Atlixco presentó la concentración menor de celulosa (4.8 %), mientras que los cultivares Milpa Alta y Moradaza presentaron contenidos intermedios (en promedio 6.5 %) y los cultivares Copena y Solferino presentaron concentraciones significativamente mayores que estos cultivares (en promedio 7.3 %). Como en el caso de la mayoría de los polisacáridos estructurales, los nopalitos de la recolecta silvestre desarrollados con riego, acumularon una proporción significativamente mayor de celulosa (8.4 %) respecto a los cinco cultivares con riego (Figura 5.2).



**Figura 5.2.** Contenido de polisacáridos de la fibra alimentaria insoluble (○: hemicelulosa fuertemente unida y ■: celulosa) de cinco cultivares de nopalitos de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, dependiente del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (n=4, P≤0.05).

Estos resultados coinciden con los documentados por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) en nopalitas de *Opuntia* spp. Las autoras determinaron que el contenido de celulosa de los nopalitas de los cultivares Copena V1, Milpa Alta, Moradaza y Solferino mostraron diferencias significativas entre ellos y proporciones entre 4.0 y 6.63 % de la materia seca de los nopalitas. Por su parte, Nefzaoui y Ben (2001) determinaron contenidos de celulosa entre 7.95 y 13.73 % en cladodios maduros de *Opuntia* spp. Todos estos valores contrastan fuertemente con los contenidos de celulosa (de 22 a 75 %) determinados por Malainine *et al.* (2003) en cladodios frescos de *O. ficus-indica*.

Similar a los polisacáridos estructurales solubles y hemicelulosa fuertemente unida, la celulosa de los nopalitas presentó incrementos significativos y amplios con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo. El incremento del contenido de celulosa fue lineal con el cambio del  $\Psi_A$  del suelo entre -0.39 y -3.27 MPa en la recolecta silvestre y cuatro de los cinco cultivares estudiados; en este respecto, el cv. Milpa Alta mostró un incremento no lineal con la acumulación máxima de celulosa cuando el  $\Psi_A$  del suelo alcanzó -1.71 MPa y una disminución de este polisacárido con los  $\Psi_A$  menores (Figura 5.2).

El incremento lineal del contenido de celulosa en la mayoría de los cultivares con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo hasta -3.27 MPa alcanzó entre 1.8 y 2.8 veces las concentraciones obtenidas en los nopalitas con riego. En relación con esta respuesta, el cv. Atlixco destacó, pues el contenido de celulosa incrementó más de cuatro veces con el menor  $\Psi_A$  del suelo, respecto al mayor  $\Psi_A$ . Además, fue el cultivar que acumuló la mayor cantidad de celulosa entre todos los cultivares (más de 21 % con el  $\Psi_A$  del suelo hasta -3.27 MPa) y la recolecta silvestre (Figura 5.2). El incremento del contenido de celulosa de los nopalitas de los cinco cultivares y la recolecta silvestre, se entiende como un mecanismo de supervivencia de las especies tolerantes a la deshidratación (Reid, 1985; Gigon *et al.*, 2004).

Los resultados del efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el contenido de celulosa del presente estudio contrastan con los documentados por Camacho *et al.* (2007), quienes demostraron que en los nopalitos del cv. Moradaza cultivados con riego y sin riego durante dos meses, la proporción de celulosa cambió irregularmente con el cambio de  $\Psi_A$  del suelo de de -0.14 a -3.5 MPa.

### **Fibra alimentaria soluble, insoluble y total**

El  $\Psi_A$  del suelo de -0.39 MPa (condición de riego) mantuvo el menor contenido de fibra soluble entre los cultivares (entre 11 y 15 %) y la recolecta silvestre (17.3 %). Con este  $\Psi_A$  del suelo la recolecta silvestre acumuló cantidades de fibra soluble significativamente mayores que el grupo de los cultivares. Por el contrario, los  $\Psi_A$  del suelo entre -0.69 y -3.27 MPa favorecieron la acumulación de la fibra soluble en todos los nopalitos en proporciones que alcanzaron el doble o más, respecto a la condición con riego en los cultivares y 70 % en la recolecta silvestre. Aunque el incremento de fibra soluble debido a la disminución del  $\Psi_A$  del suelo en la recolecta silvestre parece menor que en los cultivares, la citada recolecta silvestre mantuvo el contenido total de fibra soluble significativamente mayor que la mayoría de los cultivares con casi todos los  $\Psi_A$  del suelo (Figura 5.3 A).

En los cultivares, con los diferentes  $\Psi_A$  del suelo, la fibra soluble estuvo representada por 1.5 a 7 % de mucílago, 3.8 a 14.5 % de pectinas y 4.9 a 18.8 % de hemicelulosa débilmente unida; y en la recolecta silvestre la composición fue 2.2, 14.5 y 15.3 % respectivamente. Estos resultados difieren parcialmente de los publicados por Zambrano *et al.* (1998), éstos autores determinaron con el método propuesto por la AOAC, que el contenido de fibra dietética de nopales cosechados en Milpa Alta, D. F. representó el 5.8 % del peso seco del nopal; en contraste, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) documentaron contenidos elevados de fibra soluble en nopalitos de 13 cultivares de *Opuntia* spp., con valores promedio de 6.2 % de mucílago, 9.8 % de pectinas y 6.7 % de hemicelulosa débilmente unida. Similarmente, Camacho *et al.* (2007) determinaron que el contenido de

mucílago en nopalitos de los cultivares Copena, Moradaza y Solferino con riego varió entre 5.5 y 7.5 %, y el de una recolecta silvestre de *O. streptacantha* alcanzó 9 % en las mismas condiciones de crecimiento que los cultivares. Además, los mismos autores señalaron que parte de la fibra soluble, incluido el mucílago y la pectina, incrementó significativa y drásticamente en los nopalitos del cv. Moradaza con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo entre -0.14 y -3.5 MPa.

Estos resultados muestran que en general, la fibra soluble de los nopalitos se incrementa con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, que los polisacáridos componentes de la fibra soluble son modificados en proporciones diferentes en dependencia del tipo de polisacárido y del cultivar de *Opuntia ficus-indica* y los nopalitos de la recolecta silvestre de *O. streptacantha* mantienen un contenido significativamente mayor de fibra que los cultivares de *Opuntia ficus-indica*, aunque también se incrementa con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo.

La fibra alimentaria insoluble, representada por la hemicelulosa fuertemente unida y la celulosa, varió poco entre los nopalitos de los cultivares con riego. Las mayores diferencias estadísticamente significativas (de hasta 59 %) se presentaron entre los cultivares Atlixco y Milpa Alta y la recolecta silvestre de *O. streptacantha* (Figura 5.3 B).

Como fue el caso de la fibra soluble, la disminución del  $\Psi_A$  del suelo también provocó incremento de la fibra insoluble de los nopalitos, y aunque en el primer caso el incremento fue significativamente mayor respecto a la fibra insoluble, ambos fueron dependientes del cultivar y la variante silvestre (Figura 5.3 A y B).

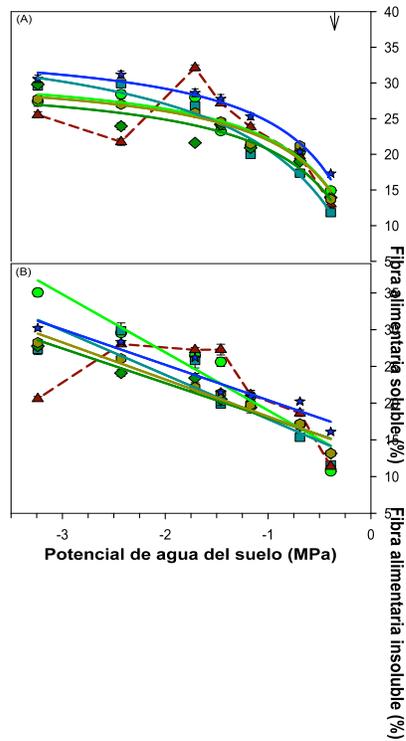
La recolecta silvestre de *O. streptacantha* junto con el cv. Atlixco, mantuvo las proporciones más altas de fibra alimentaria insoluble con la mayoría de los  $\Psi_A$  del suelo. Entre los cinco cultivares evaluados, las diferencias de la cantidad de fibra insoluble acumulada fueron pequeñas; el cv. Moradaza fue uno de los que acumuló menos cantidad de estos polisacáridos (entre 11 y 28 %). En promedio, el contenido de hemicelulosa fuertemente unida y celulosa fluctuaron entre 5.5 y 12.7 % y 5.1 y 17.8 % respectivamente; lo que muestra que la fibra insoluble de

los nopalitos en los diferentes  $\Psi_A$  del suelo, está constituida por proporciones ligeramente mayores de celulosa que de hemicelulosa fuertemente unida. Similarmente, Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) determinaron en los nopalitos de 13 cultivares de *Opuntia* spp., valores medios de 3.3 % de hemicelulosa fuertemente unida y 9.5 % de celulosa.

El contenido de fibra alimentaria total está representado por la mayor proporción de los componentes de la pared celular del tejido vegetal, incluye principalmente una proporción variable de los polisacáridos estructurales y lignina (García y Peña, 1995). Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) determinaron experimentalmente la ausencia de lignina en la fibra alimentaria de los nopalitos de 15 cultivares. Por lo anterior, en el presente estudio, la suma de los polisacáridos de la fibra soluble e insoluble fue considerada como fibra total.

En el presente estudio se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el contenido total de fibra alimentaria de los nopalitos con riego (entre 21 y 27 %) y todos los cultivares acumularon cantidades significativamente menores respecto a la variante silvestre, en la misma condición de hidratación. La falta de humedad en el suelo generó incrementos estadísticamente significativos de la fibra alimentaria total de los nopalitos, tanto de los cultivares (hasta 46 y 61 %) como la variante silvestre (hasta 60 %). En general, los  $\Psi_A$  del suelo entre -1.71 y -3.27 MPa después de 40 y 60 días sin riego promovieron la mayor acumulación de fibra total entre los nopalitos (Cuadro 5.1), similar a lo ocurrido con la fibra soluble y la insoluble (Figura 5.3. A y B).

En la recolecta silvestre la fibra total (60 %) acumulada con el  $\Psi_A$  del suelo de -3.27 MPa estuvo representada por 26 % de fibra soluble y 24 % de la insoluble, en contraste con el cv. Atlixco que presentó el contenido de fibra total más elevado entre los cinco cultivares (61 %), representada por 26 y 35 % de fibra soluble e insoluble, respectivamente. Moradaza resultó ser el de menor contenido (Cuadro 5.1) con valores de 42.65 % (20.64 % de FS y 22.01 % de FI).



**Figura 5.3.** Contenido de la fibra alimentaria soluble (A) e insoluble (B) de nopalitos de *O. ficus-indica* de los cultivares comerciales Atlixco (●), Copena V1 (■), Milpa Alta (▲), Moradaza (◆) y Solferino (●) y una recolecta silvestre de *O. streptacantha* (★), dependientes del potencial de agua del suelo. La flecha señala la condición de riego. Cada punto es el promedio + el error estándar (A: n=12, B: n=8, P≤0.05).

**Cuadro 5.2.** Contenido de fibra alimentaria total de nopalitos de cinco cultivares comerciales de *Opuntia ficus-indica* y una recolecta silvestre de *O. streptacantha*, dependiente del potencial de agua del suelo.

Cultivares y recolecta	Potencial de agua del suelo (MPa)						
	-3.27	-2.43	-1.71	-1.46	-1.17	-0.69	-0.39
Atlixco	61.4 a	57.8 ab	50.1 bc	49.1 c	37.3 d	37.5 d	25.6 e
Copena	57.0 a	56.4 a	52.2 ab	44.0 b	32.9 c	31.4 cd	23.5 d
Milpa Alta	45.7 bc	49.8 bc	57.6 a	52.0 ab	45.0 c	34.2 d	21.2 e
Moradaza	57.6 a	44.3 b	45.0 b	44.5 b	40.3 b	28.4 c	22.8 c
Solferino	51.5 a	53.1 a	48.0 ab	45.9 abc	36.1 bcd	34.1 cd	26.9 d
<i>O. streptacantha</i>	60.0 a	58.0 ab	55.9 b	49.2 c	46.2 c	40.6 d	33.4 e

Valores seguidos por diferente letra, dentro de los cultivares, indican diferencias estadísticamente significativas, según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $P \leq 0.05$ ).

En el presente estudio la reacción de los nopalitos de los cinco cultivares y la recolecta silvestre al  $\Psi_A$  del suelo, mostró cierta variabilidad de acuerdo con lo descrito por Sutton *et al.* (1981), en general, la reacción del cv. Milpa Alta al  $\Psi_A$  del suelo coincidió con la de los nopalitos de de *O. bigelovii* Engelm; ya que incrementaron el contenido de carbohidratos en las primeras 9 semanas de sequía y lo disminuyeron en las siguientes cuatro semanas.

Los resultados encontrados en este estudio muestran valores relativamente altos de fibra total, pues son mayores al doble (20 %) de los determinados por Zambrano *et al.* (1998), quienes utilizaron el método de la AOAC para cuantificar el contenido de fibra total de nopales de la Delegación Milpa Alta, D. F., y determinaron 7 y 13 % de fibra soluble e insoluble, respectivamente. También difieren de los valores documentados por Nefzaoui y Ben (2001), quienes aplicaron el método de fraccionamiento de la fibra propuesto por Van Soest, en cladodios de *Opuntia* spp. y documentaron valores similares a los de Zambrano *et al.* (1998), de 20 % de fibra total, conformada por 7 y 13 % de fibra soluble e insoluble, respectivamente. Al respecto, Zambrano *et al.* (1998) señalaron que los cladodios incrementan de 9 a 20 % su contenido de fibra total entre el año y los 5

años de edad. Sin embargo, los resultados son parcialmente similares a los documentados por Rosado y Díaz (1995) quienes señalaron que la fibra total en nopales de *Opuntia* spp. representó 50 %, conformada por 28 y 22 % de fibra soluble e insoluble, respectivamente; y por Sáenz *et al.* (1997), en la harina de nopalito obtenida de la mezcla de cladodios de *O. ficus-indica* de a 1 a 3 años de edad, que presentó 43 % de fibra dietética total, conformada por 15 y 29 % de fibra soluble e insoluble, respectivamente.

Lo anterior indica que el contenido de polisacáridos estructurales difiere notablemente entre cultivares de un mismo género y especie y que la metodología aplicada para la extracción y purificación de polisacáridos genera variabilidad de los resultados. Esto ha sido señalado previamente por diferentes autores (García H. y Peña, 1995; Malainine *et al.*, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006); además, confirma la hipótesis de que la restricción de humedad del suelo favorece la acumulación de polisacáridos estructurales en nopalitos de *Opuntia* spp.

Debe señalarse que la fibra total del tejido vegetal regularmente cambia con la cocción y procesos de preparación de los alimentos. Lo anterior, debido a que una parte de la fibra se solubiliza en el medio acuoso y de cocción. Por esto, frecuentemente la composición de la fibra alimentaria del tejido crudo es significativamente diferente a la del mismo tejido cocido. Lo anterior fue demostrado experimentalmente por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006); las citadas autoras indicaron que con la cocción se modificó la proporción de los polisacáridos e incrementó significativamente el contenido relativo de pectina cruda y total, hemicelulosa total y celulosa en algunas variantes y que este incremento aparente es resultado de la liberación al medio de cocción de diversos componentes solubles.

Además, es conveniente señalar que la metodología utilizada para la cuantificación de los polisacáridos estructurales proporciona resultados diversos. Los polisacáridos de los nopalitos han sido cuantificados con métodos diferentes (AOAC, 1990; Van Soest, 1991; Sepúlveda, 1995; Peña-Valdivia y Sánchez-

Urdaneta, 2004 y 2006) entre los trabajos de la literatura especializada. Además, la edad de los nopalitos, el cultivar, ambiente de cultivo, etc. modifican la composición de la fibra alimentaria de los tejidos (García y Peña, 1995) y frecuentemente los cultivares, especies y ambiente de crecimiento de los nopalitos incluidos en la literatura especializada son contrastantes. Al respecto, Rodríguez-Felix y Cantwell (1988) estudiaron la composición de los nopalitos de *O. ficus-indica* y *O. inermis*, en seis etapas de desarrollo, con longitud entre 7 y 36 cm y señalaron que el contenido de fibra alimentaria (determinada como fibra detergente ácido, FDA) fluctuó entre 12 y 16 % en la primera especie y entre 13 y 16 % en la segunda. Estos autores también señalaron que el contenido medio de fibra de los nopalitos con tamaño comercial de ambas especies (15 a 21 cm de longitud) fue 14 %. Contenidos variables de fibra dependientes de la edad del tejido, también fueron documentados por Pimienta (1990). El citado autor señaló que los cladodios de *Opuntia* spp. incrementaron el contenido fibra detergente neutro (FDN), de 12 a 17 % entre el primer y tercer año de edad. Sáenz *et al.* (1997) documentó contenidos de fibra insoluble de 28 % en cladodios de *O. ficus-indica* de a 1 a 3 años de edad, extraída por el método de Sepúlveda (1995). Zambrano *et al.* (1998) determinaron que la fibra insoluble cuantificada por el método de la AOAC (1990), representó 13 % del peso seco del nopal. Mientras que Cordeiro y Gonzaga (2001) señalaron que la fibra detergente ácido de cladodios de *Opuntia* spp. representó de 12.34 a 16.58 % y disminuyó significativamente entre 1.65 y 3.68 % con el almacenamiento por 16 días.

Se ha demostrado que las propiedades físicoquímicas de la fibra alimenticia generan efectos positivos en la fisiología de animales y humanos que la consumen (Derivi *et al.*, 1998). A la fibra soluble se le atribuyen efectos hipoglucémicos, anticancerígenos, hipocolesterolémicos y de reducción de peso corporal (Ruales y Zumba, 1998; Binns, 2003; Cummings *et al.*, 2004; Englyst y Englyst, 2005; Figuerola *et al.*, 2005 Sáenz, 2004 y 2006). En contraste, los principales efectos fisiológicos de la fibra insoluble se han observado en la regulación del funcionamiento intestinal (Zambrano *et al.*, 1998).

Durante los últimos años se ha incrementado el desarrollo de productos con alto contenido de fibra dietética, esto ha contrarrestado algunos problemas de salud pública de la población (Sáenz *et al.*, 2002; Alarcón *et al.* 2003) en México con el aumento del consumo de fibra (37 g por día) y la disminución del consumo de grasas (35 %) (Ballesteros-Vázquez *et al.*, 1998).

En la búsqueda de mejorar la calidad de vida de la población, en algunos países como China se ha incrementado la cantidad de fibra dietética (33.3 g por día) en los alimentos, con resultados sorprendentes sobre el control de enfermedades cardiovasculares (Colin y Junshi, 1994). Clínicamente, las principales especies de nopalito que se han utilizado como fuentes de fibra dietética son *O. ficus-indica* y *O. streptacantha* (Alarcón *et al.*, 2003).

## 5.6. Conclusiones

La disminución del  $\Psi_A$  del suelo incrementó significativamente la proporción de los polisacáridos de la fibra alimentaria (mucílago, pectinas, hemicelulosa débil y fuertemente unida y celulosa) de los nopalitos de *Opuntia* spp. El cv. Milpa Alta presentó, en general, un patrón de cambio del contenido de polisacáridos dependiente del  $\Psi_A$  del suelo significativamente diferente a los cultivares Atlixco, Copena V1, Moradaza y Solferino. La recolecta silvestre de *O. streptacantha* presentó los contenidos significativamente mayores de fibra total y de sus componentes, por lo que representa una opción para la extracción de polisacáridos naturales para uso industrial.

## 5.7. Literatura citada

AOAC. 1990. Official method of analysis. 15<sup>th</sup> ed. Association of Official Analytical Chemists. Washington, D. C. 1141 p.

- Alarcón A., F. J.; A. Valdés Z.; S. Xolalpan M.; T. Banderas D.; M. Jiménez E.; E. Hernández G.; R. Román R. 2003. Hypoglycemic activity of two polysaccharides isolated from *Opuntia ficus-indica* and *O. streptacantha*. Proc. West. Pharmacol. Soc. 46: 139-142.
- Ballesteros-Vázquez, M. N.; R. M. Cabrera P.; M. del S. Saucedo-Tarnayo; M. I. Grijalva-Haro. 1998. Consumo de fibra dietética, sodio, potasio y calcio y su relación con la presión arterial en hombres adultos normotensos. Salud Pública. 40 (3): 241-247.
- Binns, C. 2003. Consume only moderate amounts of sugars and foods containing added sugars. Journal of the HEIA. 10 (2): 27-37.
- Camacho C., O.; C. B. Peña-Valdivia; A. Sánchez-Urdaneta. 2007. El potencial de agua del suelo en el crecimiento y contenido de polisacáridos estructurales de nopalito (*Opuntia* spp.). Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ). 24. Suppl. 1: 254-259.
- Cárdenas, A.; I. Higuera C.; F. M. Goycoolea. 1997. Rheology and agregation of cactus (*Opuntia ficus-indica*) mucilage in solution. Journal of the Professional Association for Cactus Development. 2: 152-159.
- Clifford, S. C.; S. K. Arndt; M. Popp; H. G. Jones. 2002. Mucilages and polysaccharides in Ziziphus species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. Journal of Experimental Botany. 53 (36): 131-38.
- Colin C. T.; C. Junshi. 1994. Diet and chronic degenerative diseases: perspectives from China. Am. J. Clin. Nut. 59: 1153-1161.
- Cordeiro dos S. D.; S. Gonzaga de A. 2001. Opuntia as fodder in the semi-arid northeast of Brazil. In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 37-50.
- Cummings, J. H.; M. E. Laurie; E. A. Magee. 2004. Dietary carbohydrates and health: do we still need the fiber concept?. Clinical Nutrition Supplements. 1(2): 5-17.
- Derivi, S. C. N.; M. H. M. Méndez; A. M. S. Albino; A. D. Francisconi; G. C. S. Carvalho. 1998. Dietary fiber and availability of minerals Ca and Fe in vegetables. Temas en Tecnología de Alimentos. 2: 69-77.
- Englyst, H. N.; M. E. Quigley; G. J. Hudson. 1994. Determination of dietary fiber as non-starch polysaccharides with gas-liquid chromatographic, high-performance liquid chromatographic or spectrophotometric measurement of constituent sugar. Analyst. 119 (7): 1497-1509.
- Englyst, K. N.; Englyst H. N. 2005. Carbohydrate bioavailability. Br. J. Nutr. 94 (1): 1-11.

- Figuerola, F.; M. L. Hurtado; A. M. Estévez; I. Chiffelle; F. Asenjo. 2005. Fibre concentrates from apple pomace and citrus peel as potencial fibre sources for food enrichment. *Food Chemistry*. 91: 395-401.
- Galati, E. M.; S. Pergolizzi; N. Miceli; M. T. Monforte; M. M. Tripodo. 2002. Study on the increment of the production of gastric mucus in rats treated with *Opuntia ficus indica* (L.) Mill cladodes. *Journal of Ethnopharmacology*. 83 (3): 229-233.
- García H., E. del R.; C. B. Peña V. 1995. La pared celular. Componente fundamental de las células vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. México. 96 p.
- Gigon, G; A. R. Matos; D. Laffray; Y. Zuily-Fodil; A-T, Pham-Thi. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Annals of Botany*. 94: 345-351.
- Goycoolea, F. M.; A. Cárdenas. 20003. Pectins from *Opuntia* spp: a short review. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 5: 17-29.
- Hopkins, M. J.; H. N. Englyst; M. S. Macfarlane; E. Furrie; G. T. Macfarlane; A. J. McBain. 2003. Degradation of cross-linked and non-cross-linked arabinoxylans by the intestinal microbiota in children. *Appl. Environ Microbiol*. 69 (11): 6354-60.
- Huerta G., A.; M. I. Montes de la R. 2003. Contenido de mucílago de 10 variantes de nopalito (*Opuntia* spp.) y su efecto en las propiedades físicas y texturales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ingeniería Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. México. 82 p.
- Latham M., C. 1997. Human nutrition in the developing world. *Food and Nutrition Series*. No. 29. Chapter 9. Macronutrients: carbohydrates, fats and proteins. FAO, ROME. 26 p.
- Loveys, B. R.; Stoll, M; Davies, W. J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signalling in novel irrigation practice. *In: Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 113-141.
- Malainine, M. E.; A. Dufresne; D. Dupeyre; M. Mahrouz; R. Voung; M. R. Vignon. 2003. Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterization. *Carbohydrate Polymers*. 51: 77-83.
- Medina-Torres, L.; E. Brito-de la Fuente; B. Torrestiana-Sánchez; R. Katthain. 2000. Rheological properties of the mucilage gum (*Opuntia ficus-indica*). *Food Hydrocolloids*. 14: 417- 424.
- Nefzaoui, A.; H. Ben S. 2001. *Opuntia* spp. A strategic fodder and efficient tool to combat desertification in the Wana region. *In: J. Mondragón C. & S. Pérez*

- G. (eds). Cactus (*Opuntia* spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 73-90.
- Nobel, P. S., E. de la Barrera; D. W. Beilman; J. H. Doherty; B. R. Zutta. 2002. Temperature limitations for cultivation of edible cactus in California. *Madroño*. 49 (4): 228-236.
- Peña-Valdivia, C. B.; M. L. Ortega-Delgado. 1984. Unavailable carbohydrates in common bean cotyledon (*Phaseolus vulgaris* L.) Canario group. *Qualitas Plantarum Plant Foods for Human Nutrition*. 34: 87-95.
- Peña-Valdivia., C. B. and M. L. Ortega D. 1986. Partial chemical composition, free soluble sugar and unavailable carbohydrates in the embryonic axis and seed coat of (*Phaseolus vulgaris* L.) Canario group. *Qualitas Plantarum Plant for Human Nutrition*. 36: 27-34.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna. *In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico*. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 22-43.
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2006. Nopalito and cactus pear (*Opuntia* spp.) polysaccharides: mucilage and pectin. *Acta Horticulturae*. 728: 241-247.
- Pimienta B., E.; A. González del C.; Muñoz U. M. E.; A. Ramírez H.; B. Huerta M. y P. Nobel. 2004. Ecofisiología de *Opuntia robusta* en un ambiente rocoso en el Rayo, Zacatecas, México. *In: G. Esparza F., R. D. Valdez C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 1-20.
- Razo M., Y.; M. Sánchez H. 2002. Acidez de 10 variantes de nopalito (*Opuntia* spp.) y su efecto en las propiedades químicas y sensoriales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ingeniería Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. México. 104 p.
- Reid G., J. S. 1985. Cell wall storage carbohydrates in seeds biochemistry of seed gums and hemiceluloses. *Advances in Botanical Research*. 2: 125-155.
- Rodríguez-Felix., A.; M. Cantwell. 1988. Developmental changes in composition and quality of prickly pear cactus cladodes (nopalitos). *Plant Food for Human Nutrition*. 38: 83-93.
- Rosado, J. L.; M. Díaz. 1995. Propiedades fisicoquímicas relacionadas con función gastrointestinal de seis fuentes de fibra dietética. *Rev. Invest. Clin*. 47(4): 283-289.
- Ruales, J.; J. Zumba. 1998. Cuantificación y caracterización de fibra dietética en frutas y hortalizas ecuatorianas. *Temas en Tecnología de Alimentos*. 2: 55-59.

- Sáenz, C.; N. Pak; E. Sepúlveda; M. Lecaros. 1997. Caracterización de harina de cladodios de nopal (*Opuntia ficus-indica*). In: Memorias del VII Congreso Nacional y V Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal en México. Monterrey, N. L. pp. 302-303.
- Sáenz, C.; E. Sepúlveda; N. Pak; X. Vallejos. 2002. Uso de fibra dietética de nopal en la formulación de un polvo para flan. Arch. Lat. Nut. 52 (4): 387-392.
- Sáenz, C. 2002. Cactus pear fruits and cladode: a source of functional components for foods. Acta Horticulturae. 581:253-263.
- Sáenz, C. 2004. Compuestos funcionales y alimentos derivados de *Opuntia* spp. In: G. Esparza F., R. D. Valdés C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 211-222.
- Sáenz, C. 2006. *Opuntia* spp. Bioactive compounds in foods: a plus for health. Acta Horticulturae. 728:231-233.
- Sepúlveda, E.; C. Sáenz; M. Moreno. 1995. Obtención y caracterización de harina de nopal (*Opuntia ficus-indica*). In: Memorias del VI Congreso Nacional y IV Internacional sobre conocimiento y aprovechamiento del nopal. Guadalajara, Jal. pp. 28-31.
- Sepúlveda, E.; C. Sáenz; E. Aliaga; C. Aceituno. 2007. Extraction and characterization of mucilage in *Opuntia* spp. Journal of Arid Environments. 68 (4): 534- 45.
- Sutton, B. G.; I. P. Ting; R. Sutton. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. Plant Physiol. 68: 784-787.
- Van Soest., P.; J. Roberson; B. Lewis. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. J. Dairy Sci. 74: 3583-3597.
- Zambrano Z., M. de la L.; A. D. Hernández H.; Y. Gallardo N. 1998. Caracterización fisicoquímica del nopal. Temas en Tecnología de Alimentos. 2: 29-42.
- Zhong, H. J.; M. A. Williams; D. M. Goodall and M. E. Hansen. 1998. Capillary electrophoresis studies of pectin. Carbohydrate Res. 308: 1-8.

## CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados del presente estudio mostraron que el manejo del cultivo de nopal con riego, en invernadero, no incrementó drásticamente la acidez de las yemas vegetativas ni de los nopalitos durante su desarrollo inicial (hasta alcanzar 6 y 11 cm de longitud), pero los cambios de acidez de los nopalitos, típicos de las plantas MAC, sí pueden ser dependientes del cultivar (Figura 3.1). Al respecto, se han documentado diversos factores que pueden modificar el contenido de acidez de los cladodios, como la especie, el cultivar, los factores ambientales y el manejo del cultivo (Dodd *et al.*, 2002; Cushman y Borland, 2002).

En la presente investigación, la descripción del metabolismo fotosintético de los nopalitos, desde la etapa de yema vegetativa, fue programada con los cambios de la acidez titulable y con la tasa neta de asimilación de CO<sub>2</sub> de los cinco cultivares con riego. La tasa neta de asimilación de CO<sub>2</sub> fue cuantificada con un sistema portátil de intercambio gaseoso en el infrarrojo (IRGA, LI-COR 6200, LIC-OR, Lincoln, EE. UU.) en segmentos circulares de (1.8 cm de diámetro) de los nopalitos. Sin embargo, aparentemente la succulencia y el mucílago secretado, además de algunos otros compuestos liberados por el corte de los segmentos del tejido, generaron alteraciones en el equipo y valores negativos anormalmente bajos de la tasas de asimilación. Cabe mencionar que se intentó sellar la zona de corte con diferentes materiales (cintas adhesivas y teflón) sin resultados positivos. Es conveniente señalar que la metodología utilizada en este ensayo fue aplicada previamente en cladodios de nopal de un año de edad, de *O. ficus-indica* del cv. Tlaconopal y en hojas de plántulas de *Agave salmiana* (Peña-Valdivia y Aguilar, 1999; Ruíz *et al.*, 2007). En ninguno de estos casos se documentó la secreción mucilaginoso de los segmentos del tejido.

El nopal es la cactácea cultivada de mayor importancia económica y ha sido el centro de estudio de los procesos fisiológicos y metabólicos que frecuentemente son afectados con el déficit de humedad en el resto de los cultivos. Entre esos procesos están el crecimiento celular, la fotosíntesis, el cierre de estomas, el

metabolismo de los ácidos orgánicos, las modificaciones y resistencia física de los tejidos y la abscisión de órganos (Aguilar, 1991; Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993; Peña-Valdivia y Aguilar, 1999). En contraste, la alteración de las membranas celulares y el ajuste osmótico son mecanismos que han sido poco estudiados en nopal. En el presente estudio se observó que la disminución del  $\Psi_A$  del suelo presentó una relación directa con el  $\Psi_S$  de los nopalitos, con mayor proporción de solutos acumulados entre los cinco cultivares que en la recolecta silvestre (Figura 4.2); y que la alteración de las membranas celulares de los nopalitos fue común entre los cultivares, con daños variables en los diferentes niveles de humedad del suelo (Figura 4.5).

Aunque los nopalitos de los cinco cultivares de *O. ficus-indica* toleraron el déficit de humedad en el suelo por períodos relativamente prolongados, no fue posible realizar las evaluaciones en la recolecta silvestre, por lo que, para disponer de información más completa sobre el efecto del déficit de humedad sobre las características morfológicas, fisiológicas y biofísicas de los nopalitos de las formas silvestres, se sugiere que en estudios posteriores se considere un mayor número de recolectas silvestres y que las evaluaciones se realicen durante un periodo mayor a dos meses.

Los nopalitos demandados como materia prima industrial deben reunir ciertas características, por ejemplo, en algunos casos son requeridos los de contenido elevado de fibra dietética para la elaboración de suplementos alimenticios, con contenido bajo de calorías, colesterol y grasas, con alto contenido de fibra, minerales, antioxidantes, vitaminas y colorantes naturales, que proporcionan beneficios en la salud y prevención de enfermedades (Sáenz, 2002 y 2006). Sin embargo, la calidad de los nopalitos para la formulación de diversos productos, guarda estrecha relación con el ambiente de cultivo y otros caracteres inherentes a la especie y el cultivar, así como las condiciones de almacenamiento y la forma de obtención de la fibra (López *et al.*, 2001; Nefzaoui y Ben 2001; Inglese *et al.*, 2004; Malainine *et al.*, 2003; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006). En este trabajo se aislaron y purificaron los componentes

individuales de la fibra dietética de los nopalitos (Figura 5.1 y 5.2) y se generó información detallada de las semejanzas y diferencias en la composición y proporción de esos componentes entre cultivares comerciales y entre ellos y la recolecta silvestre. Además, se demostró que la proporción y composición de esos componentes de la fibra se modifica con la disponibilidad de humedad en el suelo. Esta información será útil para el aprovechamiento industrial de este recurso natural. Los resultados permiten asegurar que los cambios iniciales de humedad en el suelo incrementan drásticamente el contenido de fibra de los nopalitos de los cultivares, mientras que en la recolecta silvestre el efecto es paulatino (Cuadro 5.1).

Los resultados del estudio apoyan sólo parcialmente las hipótesis planteadas, pues el metabolismo ácido crasuláceo típico de los nopalitos no se modificó con la edad del tejido y por ser una especie adaptada a los ambientes áridos, el potencial osmótico de los nopalitos y la composición de sus paredes celulares, sí fueron modificados ampliamente por la disminución drástica del  $\Psi_A$  del suelo (de -0.39 a -3.27 MPa); pero, parece existir algún mecanismo de “protección” que permite a sus membranas celulares permanecer con un nivel elevado de selectividad y funcionalidad, reflejado en índices de daño relativamente bajos, aún con esos  $\Psi_A$  del suelo y por periodos relativamente prolongados de 8 semanas.

## 6.1. Literatura citada

- Aguilar B., G. 1991. Contribuciones al conocimiento del nopal (*Opuntia* spp.). Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. 24 p.
- Cushman, J. C.; A. M. Borland. 2002. Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant Cell and Environment*. 25: 295-310.
- Dodd, A.; A. Borland; R. Haslam; H. Griffiths; K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany*. 53: 559-580.

- Inglese, P.; G. Gugliuzza; G. Liguori. 2004. Cactus pear fruit production: from knowledge to development. *In: G. Esparza F., R. D. Valdéz C. & S. de J. Méndez G. (eds). El nopal. Tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. pp. 89-108.*
- López G., J. J.; J. M. Fuentes R.; A. Rodríguez G. 2001. Production and use of *Opuntia* as forage in Northern Mexico. *In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (Opuntia spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 29-36.*
- Malainine, M. E.; A. Dufresne; D. Dupeyre; M. Mahrouz; R. Voung; M. R. Vignon. 2003. Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterization. *Carbohydrate Polymers. 51: 77-83.*
- Nefzaoui, A.; H. Ben S. 2001. *Opuntia* spp. A strategic fodder and efficient tool to combat desertification in the Wana region. *In: J. Mondragón C. & S. Pérez G. (eds). Cactus (Opuntia spp.) as Forage. FAO. Plant Production and Protection. Paper 169. pp. 73-90.*
- Peña-Valdivia, C. B.; G. Aguilar B. 1999. Respuestas bioquímico-fisiológicas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Millar (Cactaceae) a la sequía. *Quad. Bot. Ambientale Appl. 10: 97-103.*
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna. *In: Memorias del X Congreso Nacional y VIII Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal y otras Cactáceas de Valor Económico. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 22-43.*
- Peña-Valdivia, C. B.; A. B. Sánchez-Urdaneta. 2006. Nopalito and cactus pear (*Opuntia* spp.) polysaccharides: mucilage and pectin. *Acta Horticulturae. 728: 241-247.*
- Ruíz, G.; C. B. Peña-Valdivia; C. Trejo; A. Sánchez-Urdaneta. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (Luz). 24. Supl. 1: 318-325.*
- Sáenz, C. 2002. Cactus pear fruits and cladode: a source of functional components for foods. *Acta Horticulturae. 581:253-263.*
- Sáenz, C. 2006. *Opuntia* spp. Bioactive compounds in foods: a plus for health. *Acta Horticulturae. 728:231-233.*
- Sánchez-Díaz, M.; J. Aguirreolea. 1993. Relaciones hídricas. *In: Azcon-Bieto, J.; M. Talón. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Edit. Mc. Graw-Hill. España. pp. 49-90.*

## CAPÍTULO VII. CONCLUSIONES GENERALES

- El metabolismo ácido crasuláceo es común en las etapas iniciales de crecimiento de los nopalitos de *Opuntia ficus-indica*.
- En condiciones de humedad limitada, los nopalitos de *Opuntia* spp. disminuyen su potencial osmótico para sobrevivir a condiciones adversas por periodos prolongados, con daños mínimos en sus tejidos.
- Las membranas celulares de los nopalitos de *Opuntia* spp. representan un modelo de estudio de los efectos de la deshidratación de los tejidos, pues se mantienen funcionales por períodos prolongados de deshidratación.
- El contenido de polisacáridos estructurales incrementa significativamente y en relación opuesta al  $\Psi_A$  del suelo.