

Avances en Horticultura - Review

Ecofisiología de la tuna (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.)

L. Lozano

Universidad Nacional de Salta, Cátedra de Horticultura. Av. Bolivia 5150 (4400) Salta.

Recibido: 19/4/10

Aceptado: 13/9/11

Resumen

Lozano, L. 2011. Ecofisiología de la tuna (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.). Horticultura Argentina 30(72): 37-52.

El uso hortícola de la tuna (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) no está difundido en Argentina, en general, ni en la provincia de Salta, en particular. Los cladodios jóvenes de esta Cactácea son ricos en Ca y fibra y, además de sus cualidades nutricionales, poseen propiedades medicinales que ayudan a controlar la obesidad, la hiperglucemia, el colesterol, etc. Pueden ser consumidos crudos en ensaladas, pero la mayoría de las personas los prefieren cocidos y combinados con otros alimentos como huevos, pimientos, camarones, etc. y hasta en salsas. En la presente revisión bibliográfica se consideran aspectos morfológicos y ecofisiológicos de las opuntias, responsables de su adaptación ecológica y se analizan los fac-

tores principales que afectan la toma de CO₂ y la acumulación resultante de la biomasa de las opuntias: el contenido de agua del suelo, la temperatura del aire, la luz y varios elementos del suelo. La gran plasticidad de las opuntias a las distintas condiciones de clima y suelo, otorgadas por sus características morfológicas y fisiológicas, deberían incentivar su cultivo para la producción de jóvenes brotes destinados al consumo humano en zonas marginales de la provincia de Salta, como los valles Calchaquíes y la Puna, introduciendo entre los pequeños productores las técnicas de su cultivo, de la cosecha y de la preparación de comidas de alto valor nutritivo.

Palabras claves adicionales: opuntias, morfología, fisiología, cladodios jóvenes, adaptación.

Abstract

Lozano, L. 2011. Cactus pear ecophysiology. Horticultura Argentina 30(72): 37-52.

The horticultural use of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) has not been spread in Argentina. The young cladodes are rich in calcium (Ca) and fibers; and besides their nutritional qualities they have medicinal properties that help to control obesity, hyperglycemia in blood, cholesterol, etc. They can also be consumed raw in salads, but most people prefer them stewed and combined with other foods like eggs, peppers, shrimps, etc. and even in sauces. In this bibliographical review, morphologic and physiological aspects of the opuntias are considered in their ecological

adjustment. The main factors that affect the uptake of carbon dioxide (CO₂) and the accumulation of biomass are analyzed. They are: water content in the soil, air temperature, light and soil elements. The great adjustment of the opuntias to different climatic and soil conditions, granted by their morphologic and physiological characteristics should stimulate their culture with commercial aims, especially at the Calchaqui valley and in the Puna, helping the farmers with the culture and harvest techniques, and food preparations with a high nutritional value.

Additional keywords: *Opuntia*, morphology, ecophysiology, young cladodes, adaptation.

1. Introducción

La presente revisión bibliográfica tiene como objetivo analizar los factores ambientales que inciden en la toma del CO₂ y en la acumulación de la biomasa de cladodios destinados a la producción de nopalitos cuyo consumo como hortaliza está muy difundido en México.

La provincia de Salta presenta características edafoclimáticas adecuadas para el cultivo de las opuntias con fines hortícolas por lo que, desde el año 2006, la Cátedra de Horticultura de la Universidad Nacional de Salta trabaja en este tema.

La provincia de Salta, ubicada en el Noroeste Argentino, presenta dos zonas que se adecuarían al cultivo de la tuna para la producción de fruta, para la pro-

ducción de brotes para la alimentación humana y para la producción de forraje, que corresponden a la zona de los Valles Calchaquíes y la Puna, que a continuación describimos brevemente.

1.1 Valles Calchaquíes

Los Valles Calchaquíes, en la provincia de Salta, se ubican entre los 24° 30' y 26° 30' de latitud S y 66° 20' de longitud O; su altitud varía entre los 1.680 m en Cafayate y 3.015 m en La Poma. Políticamente están integrados por los departamentos La Poma, Cachi, Molinos, San Carlos y Cafayate (Paoli *et al.*, 2002).

La topografía de la zona de estudio es montañosa, sólo entre un 2 y 3 % de la superficie es utilizable con fines agrícolas.

La precipitación anual varía entre los 95 mm en

Molinos, hasta los 200 mm en Cafayate; se produce durante los meses de verano (noviembre-marzo) período en que precipita el 80 a 85 % del total anual registrado.

Las temperaturas máximas y mínimas absolutas muestran que el clima de la región es templado para las condiciones del valle, con notables variaciones térmicas del aire en serranías y áreas elevadas (Paoli *et al.*, 2002).

1.2 Puna

La Puna constituye la prolongación austral del altiplano peruano-boliviano en una faja de orientación norte-sur. Limita al este con la Cordillera Oriental y las Sierras Pampeanas (que la cierran también al sur) y al oeste con el límite político Argentina-Chile.

En la provincia de Salta, la Puna está integrada casi en su totalidad por el departamento de Los Andes y parte de los departamentos de Iruya y Santa Victoria y tiene una superficie de 29.000 km² (Paoli *et al.*, 2002).

El clima de la Puna definido como árido, presenta características de continentalidad debido a la presencia de la Cordillera Oriental, barrera natural que la limita lateralmente. La extrema sequedad del aire, la baja temperatura, los pronunciados cambios de ésta entre el día y la noche, así como los fuertes vientos, hacen que la vida tanto animal como vegetal sea muy exigua. (Paoli *et al.*, 2002).

La Puna salteña se ubica en la región “desértica”, donde las precipitaciones alcanzan sus más bajos registros regionales (menores a 50 mm anuales), es la Puna de los salares que ocupa los fondos de los valles y bolsones y también recibe el nombre de “desierto de escombros”.

En general, son muy escasos los días de lluvia en la Puna salteña y durante el invierno no se producen precipitaciones en ninguna localidad. Aún en la época de ocurrencia de lluvias, cuyo mes representativo es enero, el número de días con precipitaciones alcanza sólo a un día en la localidad de La Casualidad, ubicada en la Puna desértica. Anualmente se contabiliza 6 días de lluvias como valor medio anual (Paoli *et al.*, 2002).

El régimen térmico depende, entre otros factores, de la latitud y principalmente de la altitud, que ejerce una marcada influencia en la conformación regional en el campo de las temperaturas locales.

La marcha anual de la temperatura media pertenece al denominado tipo “continental”, con el máximo en el mes de enero y el mínimo en julio. En las localidades situadas a altitudes superiores a los 4.000 m.s.n.m. el máximo se desplaza al mes de febrero (Paoli *et al.*, 2002).

2. Plantas CAM

La mayoría de las plantas abren sus estomas al amanecer y es cuando comienzan a tomar el CO₂ de la atmósfera, el cual se incorpora a varios productos de la fotosíntesis que es un proceso que ocurre solamente en la luz. La apertura diurna de los estomas conduce a una pérdida inevitable de agua desde dentro de las hojas y los tallos meristemáticos. En las opuntias y otros cactus, el patrón de toma del dióxido de Carbono (CO₂) y pérdida de agua ocurren principalmente en la noche, cuando la temperatura es más baja y la humedad es más alta, lo que reduce la pérdida de agua. (Nobel, 1999).

La apertura de los estomas durante la noche significa que la toma de CO₂ ocurre en la oscuridad, lo cual es una extraña situación reconocida inicialmente a principios del siglo XIX. En 1813, Benjamín Haeyne mordió una planta suculenta de *Kalanchoe pinnata* de la familia Crassulaceae durante varias veces al día, por la mañana las hojas tenían un sabor ácido que se reducía gradualmente durante el resto del día. Antes de eso, en 1804, Nicholas Théodore de Saussure había deducido que las opuntias toman su CO₂ durante la noche. Estas observaciones se relacionan con un patrón de intercambio de gases hoy conocido como el metabolismo Ácido Crasuláceo (CAM). Las plantas CAM tienden a ser nativas de regiones áridas y semiáridas o de microhábitats que son secos periódicamente incluyendo playas, sitios rocosos y lugares tropicales donde cactus epífitos crecen en árboles (Nobel, 1999).

Las plantas CAM comenzaron a ser usadas en México por las antiguas civilizaciones mesoamericanas. Varias especies de *Agave*, *Opuntia* y *Stenocereus* formaron parte de la dieta de tribus indígenas que habitaron tierras áridas templadas, subtropicales y tropicales. Evidencias en excrementos fosilizados humanos han mostrado que tanto ágaves como cactus fueron consumidos por humanos desde hace al menos 9.000 años (Nobel *et al.*, 2002). Los jóvenes tallos eran cocinados y mezclados con carnes de animales salvajes, como ciervos, armadillos, conejos y ratas y fueron combinados con cebollas, tomates, chiles y semillas de zapallos, maníes y cacao. Los frutos eran consumidos frescos o secos al sol antes de ser almacenados para las épocas en que escaseaba la comida. Los frutos fueron también procesados para obtener diferentes productos como miel, mermeladas y caramelos. Los conquistadores españoles, primero, y luego las poblaciones mestizas y criollas, adoptaron los tallos como camuflaje protector (Nobel *et al.*, 2002).

Las opuntias fueron introducidas en Europa desde América a principios de 1500, primero a España y más

tarde a otros países de climas templados de la región mediterránea. Los moros las llevaron desde España a África a fines de 1500. El cultivo de las opuntias alcanzó un desarrollo espectacular en la isla de Sicilia y allí comenzaron a cultivarse 100 años antes de las primeras plantaciones en México.

Jóvenes industriales suecos, de la industria del cuero, luego, introdujeron las opuntias desde California al semiárido del nordeste brasileño en respuesta a la severa sequía que afectó al ganado. El cultivo de las opuntias proveyó forraje para el ganado, y así benefició a la industria del cuero. Las opuntias han comenzado a ser un importante cultivo para el nordeste brasileño, donde 400.000 ha han sido cultivadas para forraje del ganado (Nobel *et al.*, 2002).

Las opuntias son parte del paisaje natural y de los sistemas agrícolas de muchas regiones del mundo. Algunas especies de *Opuntia* son malezas naturalizadas en países como Australia y Sudáfrica, donde las condiciones ambientales son particularmente favorables para su crecimiento. Más de 600.000 ha han sido plantadas con opuntias en África del Norte para forraje desde 1990, especialmente en Túnez y Argelia. La mayor parte de las opuntias cultivadas en el mundo se destinan a la obtención de cladodios usados como forraje para vacas, ovejas y cabras (Nobel *et al.*, 2002).

Los cladodios también son usados como hortalizas para el consumo humano especialmente en México y en el sudoeste de Estados Unidos. Aunque solamente 100.000 ha están involucradas, la producción de frutos es la principal finalidad del cultivo de las opuntias en la mayoría de los países. México e Italia lideran a más de 20 países que cultivan comercialmente *Opuntia ficus-indica* para la producción de frutos (Nobel *et al.*, 2002).

En Cuba se ha demostrado que el extracto de nopal puede utilizarse a nivel local como coagulante primario en la clarificación de aguas para consumo humano, pudiendo remover más del 90 % de la turbidez y 80 %

del color del agua, y que también es muy útil en la remoción de coliformes, por lo que su aplicación en el control de la contaminación del agua en áreas rurales puede ser muy valiosa (Flores Hernández *et al.*, 2006).

El género *Opuntia* en nuestro país está representado por unos 20 taxones y en el Valle de Lerma, provincia de Salta, hay siete especies, cuatro variedades y dos formas (Kiesling *et al.*, 2011).

O. ficus-indica (L.) Mill. *f. ficus-indica* es cultivada en gran parte de la Argentina por sus frutos comestibles y también como forrajera de emergencia. En los últimos años se han desarrollado cultivos más o menos extensos en Santiago del Estero, Catamarca, Córdoba, etc., con el objetivo de producir fruta tanto para ser consumida en el país como para exportar. En el Valle de Lerma se implantaron pequeños cultivos como forrajera, y en menor medida como frutal para consumo familiar (Kiesling *et al.*, 2011).

A *O. ficus-indica* (L.) Mill. *f. amyclaea* (Ten.) Schelle se la encuentra frecuentemente en Catamarca, Chaco, Córdoba, Formosa, La Rioja, Salta y Santiago del Estero, asilvestrada cerca de caminos y poblaciones. También se cultiva para la cría de la cochinilla de la grana y para aprovechamiento de sus frutos (Kiesling *et al.*, 2011).

Tanto *O. ficus-indica* (L.) Mill. *f. ficus-indica* como a *O. ficus-indica* (L.) Mill. *f. amyclaea* (Ten.) Schelle cuyos cladodios poseen pocas espinas y se adecuarían para el consumo humano, se presentan también en la zona de los valles Calchaquíes y en la Puna entre los 0 a los 2.500 m.s.n.m. (Instituto de Botánica, 1997-2011).

3. Aspectos Morfológicos de las plantas CAM

Muchos de los rasgos morfológicos de las plantas CAM cultivadas, entre las que se encuentran las Cactáceas y los Agaves, pueden estar emparentados a sus relaciones con el agua. Por ejemplo, los tallos son suculentos, indicando que un gran volumen (V) de agua

Tabla 1. Aspectos morfológicos de las plantas CAM cultivadas. Fuente: Nobel *et al.*, 2002.

Especie	Volumen/Área del órgano fotosintético (mm)	Grosor de la cutícula (µm)	Frecuencia de estomas (cantidad·mm ⁻²)	Longitud de los poros estomáticos (µm)	Grosor del clorénquima (mm)	Profundidad promedio de la raíz (cm)
<i>Agave mapisaja</i>	12,4*	27*	29*	60*	1,4*	20-25
<i>Agave salmiana</i>	11,5*	29*	27*	71*	1,6*	20-25
<i>Agave tequilana</i>	3,3*	22*	70*	33*	1,5*	15-20
<i>Opuntia ficus-indica</i>	8,5*	13*	20	46*	3,0*	15-20*
<i>Opuntia robusta</i>	9,0	20	40	48	3,0	10-15*
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	25,4*	15	36	36	2,0	20-30*

* Datos no publicados en agosto de 2001. Los datos son para plantas maduras y son de Nobel & Valenzuela (1987), Pimienta-Barrios *et al.* (1993, 2002a) y Jiménez López *et al.* (1995).

puede ser almacenado en sus órganos fotosintéticos en relación al área superficial (A), a través de la cual la pérdida de agua por transpiración ocurre. Para las delgadas hojas de las plantas C3 y C4, la relación V/A es generalmente 0,1 a 0,2 mm. La relación V/A, para los órganos fotosintéticos de seis plantas CAM cultivadas en México, oscilan desde 3,3 mm para *A. tequilana* a 25,4 mm para *S. queretaroensis* (Tabla 1) (Nobel *et al.*, 2002).

Estas especies CAM se caracterizan por tener cutículas relativamente gruesas y por una capa cerosa sobre la superficie vegetal que ayudan a prevenir la pérdida de agua, oscilando desde 13 μm para *Opuntia ficus-indica* a 29 μm para *A. salmiana* (Tabla 1) (Nobel *et al.*, 2002). Estas cutículas son mucho más gruesas que las típicas de las hojas de las plantas C3 y C4 de 2 a 5 μm , y ayudan a cactus y agaves a tolerar la desecación en ambientes de regiones áridas (menos de 250 mm anuales de lluvias) y semiáridas (250 a 450 mm anualmente). La frecuencia de los estomas es también relativamente baja para plantas CAM maduras, silvestres o cultivadas, oscilando desde 20 por mm^2 para *Opuntia ficus-indica* a 70 por mm^2 para *A. tequilana* (Tabla 1) (Nobel *et al.*, 2002), la cual es mucho más baja que las 150 a 300 por mm^2 típicas para las hojas de plantas C3 y C4. Teniendo menor número de estomas por unidad de área en los órganos fotosintéticos, disminuye la tendencia para la pérdida de agua, pero el tamaño de los estomas está también involucrado. En este sentido, la longitud de los poros estomáticos oscila desde 33 μm a 71 μm (Tabla 1) y es similar a la de especies C3 y C4. El clorénquima (tejido verde donde la fotosíntesis tiene lugar) es bastante grueso para las plantas CAM cultivadas oscilando desde 1,4 a 3,0 mm (Tabla 1) comparado con 0,2 a 0,4 mm para hojas de especies C3 y C4. (Nobel *et al.*, 2002).

Las raíces son bastante cortas y profundizan entre 10 a 30 cm (Tabla 1). Esta característica favorece la

respuesta a las ligeras lluvias que caracterizan a las regiones áridas y semiáridas. El crecimiento de las raíces es aparentemente durante la estación húmeda, cuando las raíces finas desarrollan a partir de las permanentes. Las raíces finas de agaves y cactus están comúnmente asociadas con micorrizas vesículo-arbusculares. Tal asociación de las raíces con los hongos puede incrementar la toma neta de CO_2 de carbono para *O. robusta* y *S. queretaroensis* (Nobel *et al.*, 2002).

4. Respuesta del intercambio gaseoso al ambiente

El CO_2 que entra por los estomas de las opuntias durante la noche se une a un compuesto de tres carbonos, el fosfoenolpiruvato (PEP) en una reacción catalizada por la enzima Fosfoenol Piruvato Carboxilasa (PEP carboxilasa); esto conduce a la formación de un ácido de cuatro carbonos, oxaloacetato, que se convierte rápidamente en ácido málico que finalmente se almacena en las vacuolas y es el responsable del sabor amargo o ácido que se encuentra durante la noche. Durante el día los estomas de las plantas CAM tienden a estar cerrados, el málico se difunde fuera de las vacuolas y se descarboxila liberando CO_2 de carbono al citosol de esa célula. El CO_2 se fija en productos fotosintéticos en los cloroplastos iluminados por la luz utilizando la enzima Ribulosa 1,5-bifosfatocarboxilasa/oxigenasa (Rubisco) de la misma manera que las plantas C3 (Nobel, 1999).

La toma del CO_2 y la acumulación resultante de la biomasa de las opuntias depende de las condiciones ambientales. Los cuatro principales factores son el contenido de agua del suelo, la temperatura del aire, la luz y varios elementos del suelo (Nobel, 1999).

La toma neta del CO_2 en plantas CAM consta de cuatro fases. La primera fase describe la asimilación nocturna del CO_2 , involucrando la fijación inicial del CO_2 por la Fosfoenol Piruvato Carboxilasa (PEP carboxilasa); la fase 2 es el período de la asimilación del

Tabla 2. Temperatura media, flujo de fotones fotosintéticos total diario (PPF), potencial del agua del suelo y toma neta diaria de CO_2 para plantas CAM cultivadas bajo condiciones controladas de laboratorio. Fuente: Nobel *et al.*, 2002.

	Temperatura del aire promedio Día/Noche (°C/°C)	PPF diario total sobre órgano fotosintético ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$)	Potencial de agua del suelo (MPa)	Toma neta diaria total de CO_2 ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$)	Períodos de toma neta positiva de CO_2			Porcentajes de contribución a la toma neta diaria de CO_2	
					Día	Noche	Total	Día	Noche
<i>A. salmiana</i>	25/15	22	-0,2	481	5	12	17	3	97
<i>A. tequilana</i>	15/5	22	-0,1	298	6	12	18	30	70
<i>O. ficus-indica</i>	25/20	20	-0,1	550	3	12	15	10	90
<i>S. queretaroensis</i>	28/15	19	-0,2	317	6	12	18	14	86

Los datos son para temperaturas cercanas al óptimo, suelo húmedo y PPF indicado y son de Cui & Nobel (1994), Nobel & Pimienta-Barrios (1995) y Nobel *et al.* (1998).

CO₂ al alba y representa la transición desde la PEP carboxilasa a la carboxilación de la Ribulosa-1,4-bisfosfato carboxilasa/oxidasa (Rubisco); el cierre de los estomas en la mitad del día y la descarboxilación de malato en la fase 3, luego generan una alta concentración interna de CO₂ el cual es refijado por Rubisco; al final de la tarde, los estomas pueden abrirse y comienza la fase 4, reflejando el paso de la carboxilación de Rubisco a PEP carboxilasa. Todas las cuatro fases pueden ocurrir para *Agave mapisaja*, *A. salmiana*, *A. tequilana* (Figura 1 A, B y C), *O. ficus-indica*, *O. robusta* y *S. queretaroensis* (Figura 2 A, B y C), aunque no bajo todas las condiciones ambientales. Tanto para los estudios de campo y de laboratorio casi toda la toma neta de CO₂ ocurre principalmente durante la fase 1 (en la noche), como es característico de las plantas CAM (Tabla 2).

El hecho que las plantas CAM muestren asimilación de CO₂, tanto de día como de noche, implica una activación sustancial tanto de la Rubisco (durante el día) como de la Fosfoenol Piruvato Carboxilasa (durante la noche), incrementando la demanda por el nitrógeno del suelo para la síntesis de más proteína (Nobel *et al.*, 2002).

Las células del clorénquima de las plantas CAM contienen vacuolas capaces de ocupar el 90 % o más del volumen celular, siendo ahí donde los ácidos orgánicos se acumulan y almacenan durante la noche.

5. Agua del suelo

La toma de agua por una planta ocurre en condiciones húmedas cuando la energía del agua o “potencial hídrico del suelo” es mayor que la de las raíces. En las opuntias, cuyo sistema radicular es escaso, el potencial hídrico dentro de una raíz es generalmente establecido por el tallo suculento cuyo potencial hídrico es

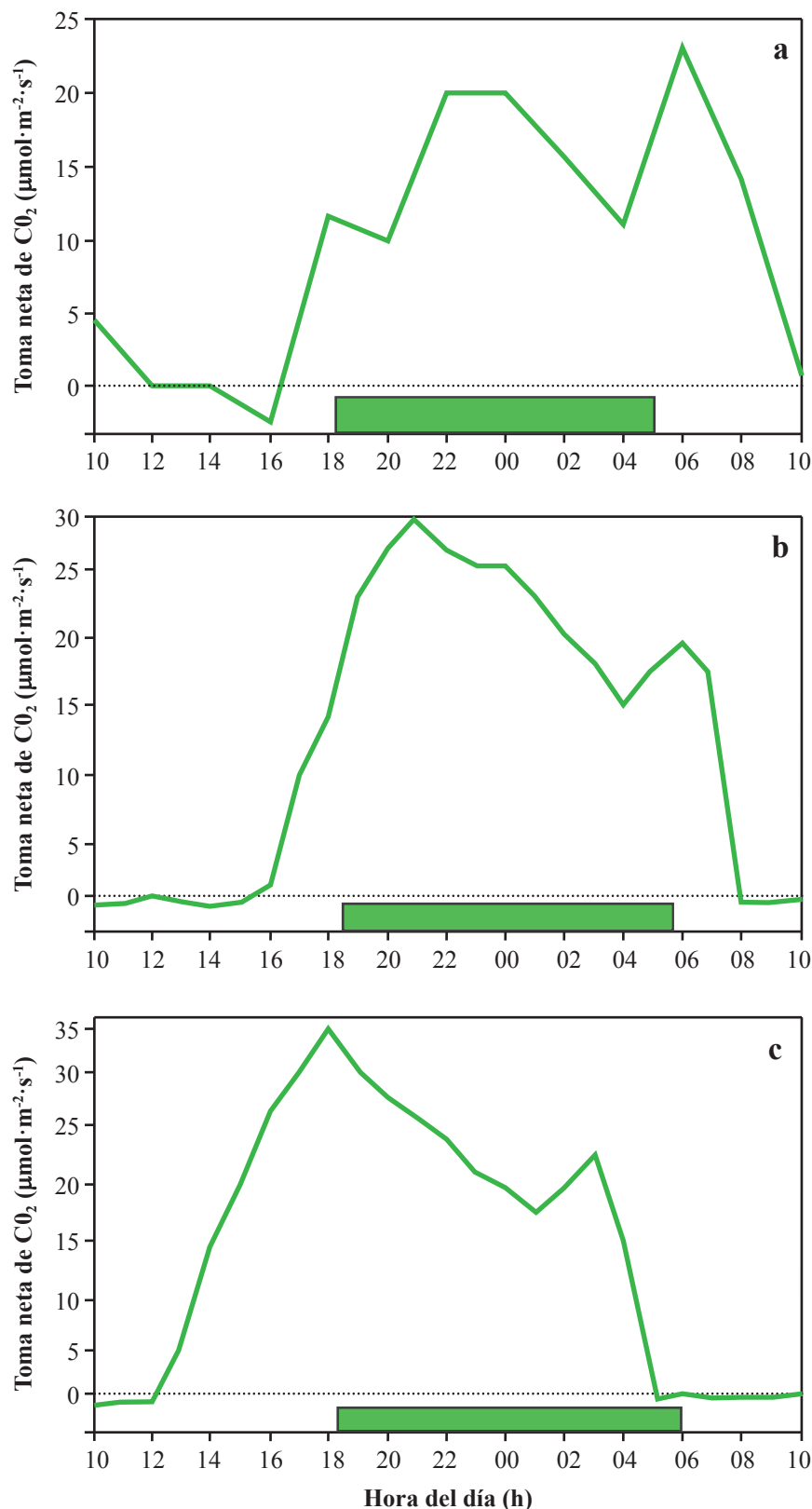


Figura 1. Velocidad de toma neta de CO₂ en un período de 24 horas para: a) *Agave mapisaja*; b) *Agave salmiana*; y c) *Agave tequilana*. Fuente: Nobel *et al.*, 2002.

del orden de -0,3 a -0,6 MPa (Megapascal) (Nobel, 1999).

Se evaluó el efecto del potencial hídrico del suelo en el potencial osmótico y alteración de las membranas

celulares (Índice de daño: Id), en nopalitos de los cultivos Atlixco, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, en condiciones de invernadero y mantenidos con suspensión de riego durante dos meses (García *et al.*, 2007).

Este trabajo fue planteado, porque las membranas celulares han sido reconocidas como sitios de reacción a condiciones bióticas y abióticas inductoras de estrés, modificándose sus lípidos y actividades enzimáticas

que repercuten en la integridad (regulación de la liberación del contenido celular) y propiedades fisicoquímicas de la propia membrana. Entre las reacciones de las plantas al déficit de humedad está la acumulación 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 este es prerequisite para que el crecimiento continúe durante el estrés hídrico (García *et al.*, 2007).

El potencial de agua del suelo durante los 60 días sin riego disminuyó de -0,39 a -3,30 MPa. En respuesta a la caída del potencial de agua del suelo el potencial osmótico decayó exponencialmente, con diferencias pequeñas pero significativas entre los cultivares, desde -0,24 MPa en promedio, hasta -1,47, -1,46, -1,40 y -1,36 MPa en Atlixco, Milpa Alta, Moradaza y Solferino, respectivamente.

El ajuste osmótico en nopalito fue acelerado hasta cuando el potencial de agua del suelo disminuyó alrededor de -1,7 MPa, pero la tasa de decaimiento se redujo significativamente a partir de este potencial de agua del suelo hasta que alcanzó -3,30 (Figura 3 A y B). Gracias a esta estrategia, las especies tolerantes a la deshidratación sobreviven a la sequía, ya que logran mantener la turgencia de los tejidos, y sus estomas pueden permanecer abiertos (durante la noche en el caso de los nopales) aún con un gran déficit hídrico. La salida de los electrolitos de los tejidos de los nopalitos, de todos los tratamientos mostró dos

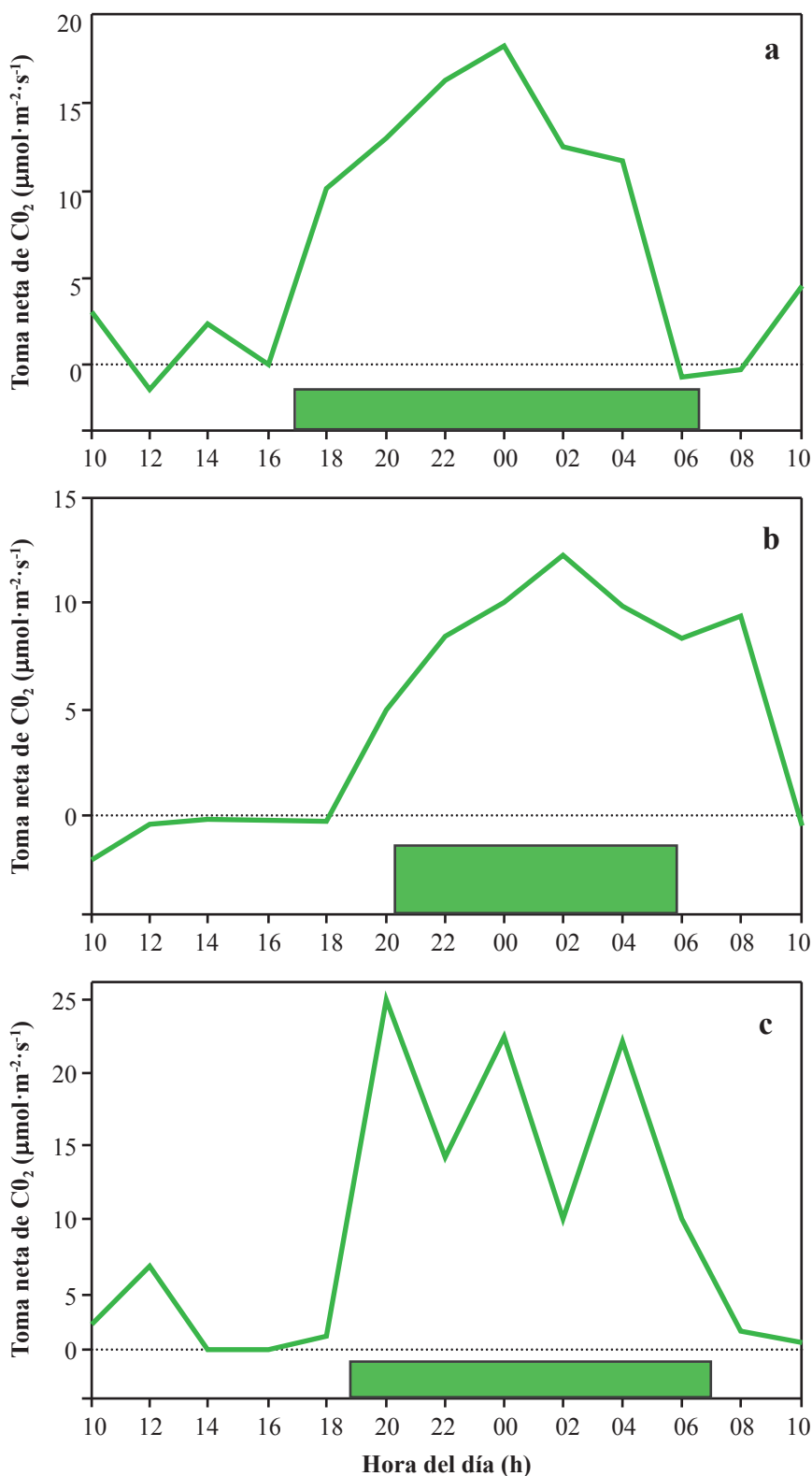


Figura 2. Velocidad de toma neta de CO₂ en un periodo de 24 horas para: a) *Opuntia ficus-indica*; b) *Opuntia robusta*; y c) *Stenocereus queretaroensis*. Fuente: Nobel *et al.*, 2002.

fases. La primera fue acelerada y breve, y se presentó en los primeros 10 minutos, y la segunda fase fue lenta y prolongada con duración entre 20 y 60 minutos, variable entre las cultivares de opuntia y dependientes del potencial de agua del suelo. La máxima liberación de electrolitos entre los tratamientos sin riego (hasta $79 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ de tejido fresco) casi duplicó los valores generados por tejidos de los nopalitas sin restricción de humedad del suelo. Lo anterior demostró que la disminución del potencial de agua del suelo, de $-0,39$ a $-3,30$ MPa, en un período de 60 días, afectó parcialmente las membranas celulares de los tejidos de los nopalitas, pero se mantuvo una proporción significativa de su integridad estructural y funcional, ya que el daño máximo que podría alcanzarse es equivalente a un Id de 100 % (García *et al.*, 2007).

Variando el contenido de agua del suelo, otro trabajo evaluó los efectos del número de cladodios hijos sobre el intercambio de gases en especies cultivadas del género *Opuntia* (Pimienta-Barrios *et al.*, 2005). La ganancia diaria de CO_2 por los cladodios madre fue reducida a medida que el número de cladodios hijos aumentó de ninguno (0) a ocho (8), especialmente durante la sequía. Esta fue acompañada por la disminución relativa del contenido de agua del cladodio madre, lo que sugiere movimientos de agua del cladodio madre a los cladodios hijos. La asimilación de CO_2 fue más afectada en la fase 4 de CAM (la toma neta de CO_2 tarde en la tarde) por los efectos combinados de los cladodios hijos (que durante los tempranos estadios de desarrollo presentan fotosíntesis C3 con apertura diurna de los estomas) y la sequía. La precipitación elevó el contenido de agua del suelo disminuyendo los efectos de los cladodios hijos sobre la toma neta del CO_2 por los cladodios madre: estos se rehidratan y la toma neta sustancial de CO_2 se presenta en la fase 4. Los cladodios hijos acentúan los efectos de la sequía sobre los cladodios madre debido a la competencia por el abastecimiento de agua y consecuentemente disminuyen la ganancia diaria de CO_2 de los cladodios madre, principalmente por inhi-

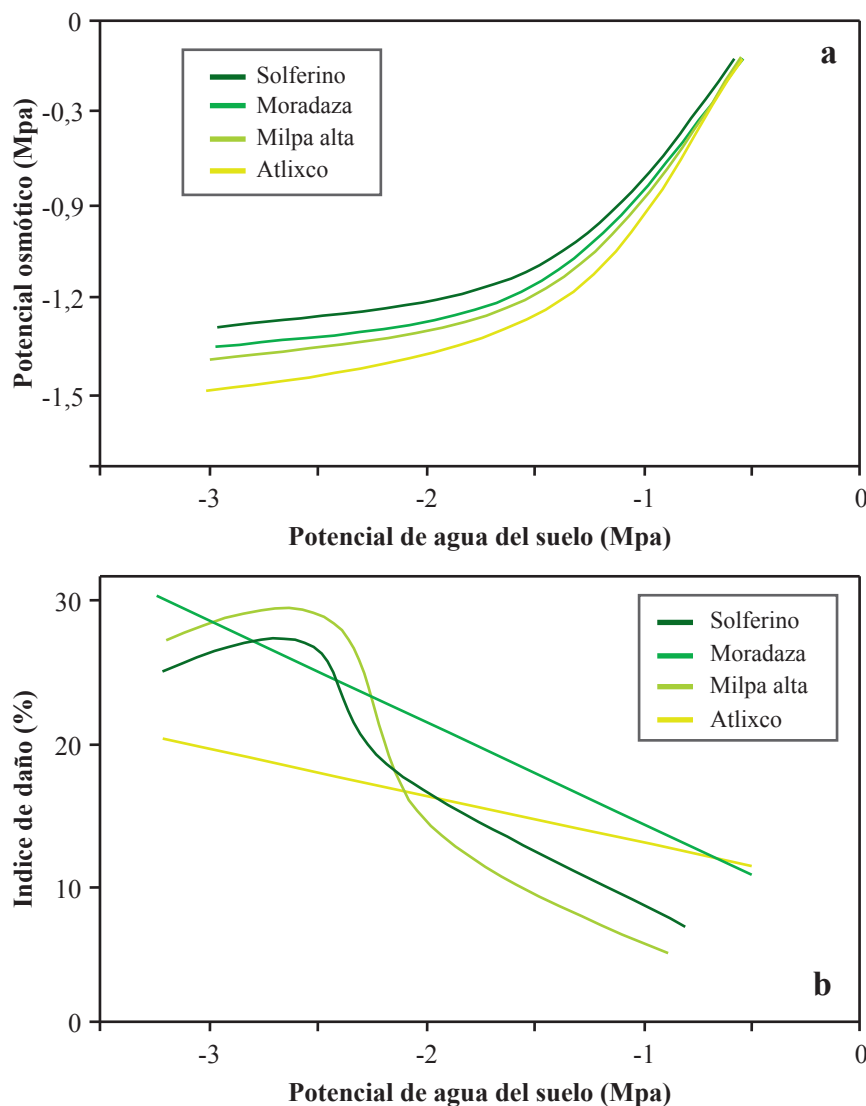


Figura 3. a) Potencial osmótico en las membranas celulares de nopalito *Opuntia* spp. dependientes del déficit de agua del suelo. b) Índice de daño en las membranas celulares de nopalito *Opuntia* spp. Fuente: García *et al.*, 2007.

bición de la fase 4 CAM. (Pimienta-Barrios *et al.*, 2005).

La sequía se define como la caída del potencial hídrico del suelo por debajo del potencial hídrico de las raíces y momento a partir del cual se detiene la absorción de agua desde el suelo; a partir de ese momento las plantas dependen del agua almacenada en sus tejidos, lo que conduce a una reducción gradual en la apertura de los estomas y, por tanto, en una reducción en la toma diaria de CO_2 .

Durante la primera semana de sequía no se verifican cambios en la toma neta de CO_2 en *O. ficus-indica*, lo que indica que el suministro de agua es adecuado aún en suelos arenosos bien drenados. Después de tres semanas de sequía la toma diaria de CO_2 comienza a ser aproximadamente la mitad de cuando se tenía buena condición hídrica, y para las cinco semanas de sequía la toma de CO_2 se reduce a aproxima-

damente el 10 % al de la condición húmeda (Nobel, 1999).

A los efectos de investigar como influyen los cambios de la humedad del suelo en el desarrollo y composición de los nopalitos, se evaluó el efecto de la disminución del potencial de agua del suelo (Ψ_A) durante 63 días (de -0,14 a -3,5 MPa) en el crecimiento y contenido de mucílago de los nopalitos de las cultivares Copena, Moradaza y Solferino y una recolección silvestre de *P. streptacantha* en condiciones de invernadero (O. Camacho *et al.*, 2007).

La disminución de la humedad del suelo incrementó paulatina y significativamente la biomasa de los nopalitos de los cuatro tratamientos sin riego (5 a 25 %), aumento que puede ser resultado de la acumulación neta de biomasa en respuesta a la sequía, efecto indirecto de la deshidratación de los tejidos o ambos. Sin embargo, disminuyó el espesor y la longitud de los nopalitos tanto de las cultivares como del tipo silvestre. Se incrementó (3 %) el contenido de mucílago y hemicelulosa (8 a 16 % en el tejido seco) en Moradaza, pero las pectinas y celulosa fluctuaron irregularmente (O. Camacho *et al.*, 2007).

Con humedad limitada en el suelo se incrementa significativamente la proporción de biomasa de los nopalitos, ese incremento no es proporcional a la estabilidad del crecimiento, ni a los cambios en el contenido de polisacáridos estructurales. Lo anterior podría tener repercusión en la calidad de los nopalitos, pues se ha señalado que el contenido de mucílago afecta la aceptabilidad de los consumidores y la proporción de pectina entre los nopales puede determinar su uso en la industria farmacéutica, de alimentos, de cosmetología, etc. (O. Camacho *et al.*, 2007).

Los hongos micorrizógenos arbusculares, desempeñan un papel determinante en el establecimiento, relaciones hídricas y crecimiento vegetal de *Opuntia streptacantha* Lem., además de contribuir a mantener el estado hídrico en condiciones de sequía. Por ello se recomienda micorrizar plántulas de esta especie en programas de restauración ecológica de zonas semiáridas deterioradas (González Monterrubio *et al.*, 2005).

En *Opuntia robusta*, la inhibición de la colonización de hongos micorrizógenos arbusculares, usando Benomyl no afectó la fotosíntesis, la toma de agua y la toma de P bajo condiciones húmedas y secas revelando que el desarrollo de estas especies CAM en un ambiente altamente estresante podría ser regulado por otras estrategias fisiológicas y mecanismos tales como el metabolismo CAM, además de la simbiosis con hongos arbusculares, particularmente bajo sequía prolongada (Pimienta-Barrios *et al.*, 2003).

6. Temperatura

La temperatura no solamente afecta los procesos metabólicos y la absorción neta de CO₂ sino que las temperaturas extremas pueden inducir daños y aun la muerte de las plantas. En este aspecto *O. ficus-indica* es extremadamente tolerante a temperaturas altas del aire, pero no a temperaturas substancialmente abajo del punto de congelación (Nobel & De la Barrera, 2003). Cuando las plantas son aclimatadas a temperaturas altas del aire en los ciclos día/noche de 50/40 °C, las células del clorénquima no son seriamente dañadas por la exposición de una hora a 60 °C, y la mayoría de las células sobrevive 1 hora a 65 °C. El daño por temperatura alta en *O. ficus-indica* es generalmente observado únicamente a nivel del suelo, donde las temperaturas en los desiertos pueden alcanzar 70 °C, las plantas jóvenes o recién plantadas son especialmente vulnerables al daño. En contraste, el daño celular en el campo ocurre a temperaturas de congelación de 5 a 10 °C. El daño varía con la cultivar, con la rapidez con que se establece la congelación y con el contenido de agua en el tallo, debido a que un bajo contenido de agua conduce a una mejor tolerancia a temperaturas bajas del aire y del tallo (Nobel, 2003).

Debido a que la absorción de CO₂ en las plantas CAM ocurre durante la noche, las temperaturas nocturnas son mucho más importantes que las diurnas para la absorción neta de CO₂ de *O. ficus-indica*. La temperatura nocturna óptima es relativamente baja, 15 °C, y temperaturas de 5 a 20 °C conducen a un mínimo del 80 % de la entrada neta de CO₂. Temperaturas tan bajas también se asocian con bajas tasas de transpiración. En *O. ficus-indica* conforme la temperatura nocturna se eleva, los estomas tienden a cerrarse; por ejemplo a 30 °C, los estomas solamente abren un 30 % de lo que se abren a 20 °C, lo que ayuda a reducir la entrada neta de CO₂ a la más alta temperatura (Figura 4). Excepto para temperaturas nocturnas sustancialmente debajo de la de congelación o arriba de 30 °C, la temperatura no es generalmente un factor limitante importante para la absorción de CO₂ de *O. ficus-indica*, especialmente durante las estaciones cuando la lluvia está disponible (Nobel, 2003).

La tolerancia tanto a temperaturas de congelamiento como a altas temperaturas depende del órgano de la *Opuntia* y de su edad, y puede ser mejorada por un período de aclimatación que permite a las plantas ajustarse a los cambios de la temperatura del aire. La tolerancia a altas y bajas temperaturas aumentó con la edad del cladodio de hasta 10 años de edad (Nobel & De la Barrera, 2003).

Las temperaturas extremas están entre los factores

de estrés que pueden afectar las especies de *Opuntia*. Experiencias con cladodios separados de la planta madre se llevaron a cabo para comprobar su resistencia potencial a la acción de temperaturas de congelación y de altas temperaturas. La respuesta a las temperaturas extremas fueron evaluadas por el número y el peso seco de los cladodios producidos por planta bajo tratamientos de congelación. Aunque algunas diferencias fueron encontradas entre especies, ellas fueron tolerantes a temperaturas de $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 10 horas. *O. robusta* y *O. spinulifera* resistieron $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 18 horas y parecen ser las especies más tolerantes a tratamientos de congelación. Los cladodios de *O. spinulifera* y *O. robusta* sometidos a tratamientos de *stress* por calentamiento continuo ($52 \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$) por 5 días no fueron afectados. Los cladodios sometidos a tratamientos con calor por más de 8 días pierden completamente la capacidad de brotar bajo condiciones de campo (Cony *et al.*, 2008).

Se investigó si las condiciones ambientales (alta y baja temperatura; flujo fotosintético de fotones; cambios estacionales y relaciones hídricas) influyen en la sensibilidad a temperaturas extremas de *Nopalea cochenillifera* y *O. robusta*. Las células clorenquimáticas del tallo y las células corticales de la raíz de estos cactus toleraron altas temperaturas (LT 50 promedio $57\text{ }^{\circ}\text{C}$) y fueron susceptibles a bajas temperaturas (LT 50 m promedió $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$), cuando fueron mantenidas a temperaturas del aire día/noche de $25/20\text{ }^{\circ}\text{C}$ antes del tratamiento. A medida que las temperaturas del aire fueron reducidas por $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($10/5\text{ }^{\circ}\text{C}$), LT 50 para bajas temperaturas decreció $1,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ para tallos y raíces. Cuando las temperaturas del aire fueron elevadas por $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($45/40\text{ }^{\circ}\text{C}$), LT 50 para altas temperaturas incrementó $4,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ para tallos y $3,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ para raíces. Esta aclimatación conduce a ajustes estacionales ventajosos a la temperatura ambiente (Figura 5 A y B) (Nobel & Zutta, 2008).

Las condiciones localmente adversas a la fotosíntesis no tienen efecto sobre la tolerancia a temperaturas extremas. En contraste, la sequía afecta la tolerancia a bajas temperaturas la cual decreció $2,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ para tallos y $1,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ para raíces durante 100 días de sequía. La tolerancia a altas temperaturas se incrementó $2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ para tallos y las raíces no fueron afectadas. El aumento de la tolerancia a bajas temperaturas durante la sequía fue acompañada por una disminución del po-

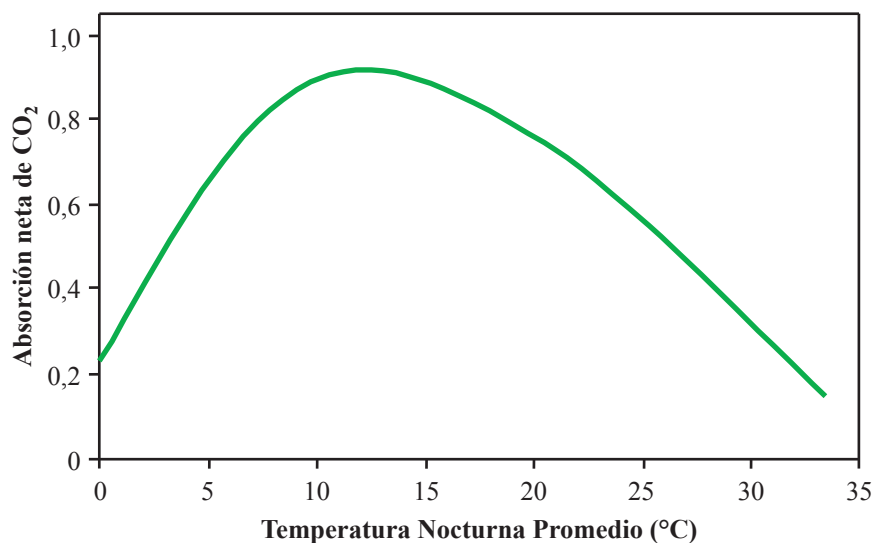


Figura 4. Influencia de la temperatura nocturna sobre la absorción neta de CO_2 en un período de 24 horas para *O. ficus-indica*. Fuente: Nobel *et al.*, 2003.

tencial hídrico del tallo y el contenido de agua (Nobel & Zutta, 2008).

7. Luz

Otro parámetro ambiental que afecta la entrada de CO_2 es la luz incidente sobre los tallos individuales que puede ser manipulada fácilmente mediante el espaciado entre plantas. Los tallos de *Opuntia ficus-indica* son opacos, contrario al caso de las hojas de la mayoría de las plantas C3 y C4 y la orientación de ambas caras debe considerarse cuando se evalúa la absorción de luz. Así mismo, la luz que es relevante es absorbida por los pigmentos fotosintéticos, principalmente la clorofila. Las longitudes de onda involucradas están en la parte visible del espectro electromagnético (entre 400 y 700 nanómetros) las cuales son referidas como el flujo fotosintético de fotones (FFS), también conocida como la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF). La luz se compone de fotones individuales, de tal forma que la unidad del FFS es moles de fotones por unidad de área por unidad de tiempo (DFFF, $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$). Así como la toma neta de CO_2 para las plantas CAM se expresa generalmente en base a un período de 24 horas, la incidencia del FFS en sus superficies fotosintéticas se suma en función del día para obtener el FFS total diario (Nobel, 1999).

La mayor parte de la toma de CO_2 de *Opuntia ficus-indica* y de otras plantas CAM ocurre en la noche cuando el FFS instantáneo es cero y por tanto no se puede llevar a cabo fotosíntesis. En contraste, en las plantas C3 y C4 tanto la toma de CO_2 y la absorción de luz ocurre durante el día. Por debajo de $2\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ de FFS en *O. ficus-indica* no hay una toma de CO_2 , en

lugar de esto se libera CO_2 (Figura 6). En la medida que aumenta el FFS hay una toma neta de CO_2 , llegando a la mitad de su máximo con un FFS de $13 \text{ moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ y al 90 % de su máximo con $22 \text{ moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; a un FFS de cerca de $30 \text{ moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ hay una saturación de la toma neta de CO_2 . Los cladodios que tienen una orientación favorable con respecto a la interceptación del FFS tienen una mayor toma de CO_2 que los cladodios que estén en otra orientación o que están muy sombreados. Una mayor toma de CO_2 por el cladodio causa un aumento en la producción de cladodios hijos. Una orientación este-oeste maximiza la absorción de FFS y por tanto la toma de CO_2 anual; consistente con esto se conoce que en las opuntias hay más cladodios que están en dirección este-oeste (Nobel, 1999).

El estrés causado por la sombra, la sequía y los cladodios hijos redujo la fotosíntesis de los cladodios

madre debido a la disminución relativa del contenido de agua, del grosor del parénquima y del contenido de clorofila. La sombra exacerbó la sequía fisiológica de los cladodios madre provocada por los cladodios hijos y la reducción del contenido de agua del suelo (Pimenta-Barrios *et al.*, 2007).

8. Alta concentración de CO_2

Otro factor ambiental que influye en la absorción del CO_2 por las opuntias es el contenido atmosférico de CO_2 , que está aumentando de forma paulatina, principalmente por la combustión de los fósiles, y que tendrá una influencia importante en la toma neta de CO_2 por las plantas.

Duplicando el nivel de CO_2 de su valor actual se incrementa en un 23 % el peso seco de los cladodios hijos de *O. ficus-indica* en 6 meses. Dicho incremento refleja un aumento en la toma neta de CO_2 en particular durante el día. La inducción inicial de la acumulación de carbono por un aumento en el CO_2 refleja en parte la gran estimulación del crecimiento radical de la *O. ficus-indica*; sin embargo, esa inducción de mayor toma de CO_2 y de productividad de biomasa se reduce durante una exposición más prolongada a alta concentración de CO_2 al limitarse otros factores como niveles de luz y volumen de suelo (Nobel, 1999).

El metabolismo de las especies CAM mostró un incremento promedio en la productividad de la biomasa de 35 % en respuesta a una doble concentración del CO_2 atmosférica. La toma neta diaria de CO_2 mejora también y se refleja en un incremento en el grosor del clorénquima y una mayor eficiencia en el uso del agua. El incremento en la toma neta diaria de CO_2 bajo concentraciones atmosféricas elevadas de CO_2 refleja incrementos tanto en la toma diurna como nocturna del CO_2 , que posteriormente resulta en un aumento de la acumulación nocturna de malato. El contenido de clorofila y la actividad de la Rubisco y Fosfoenol-piruvato carboxilasa, disminuye bajo niveles ele-

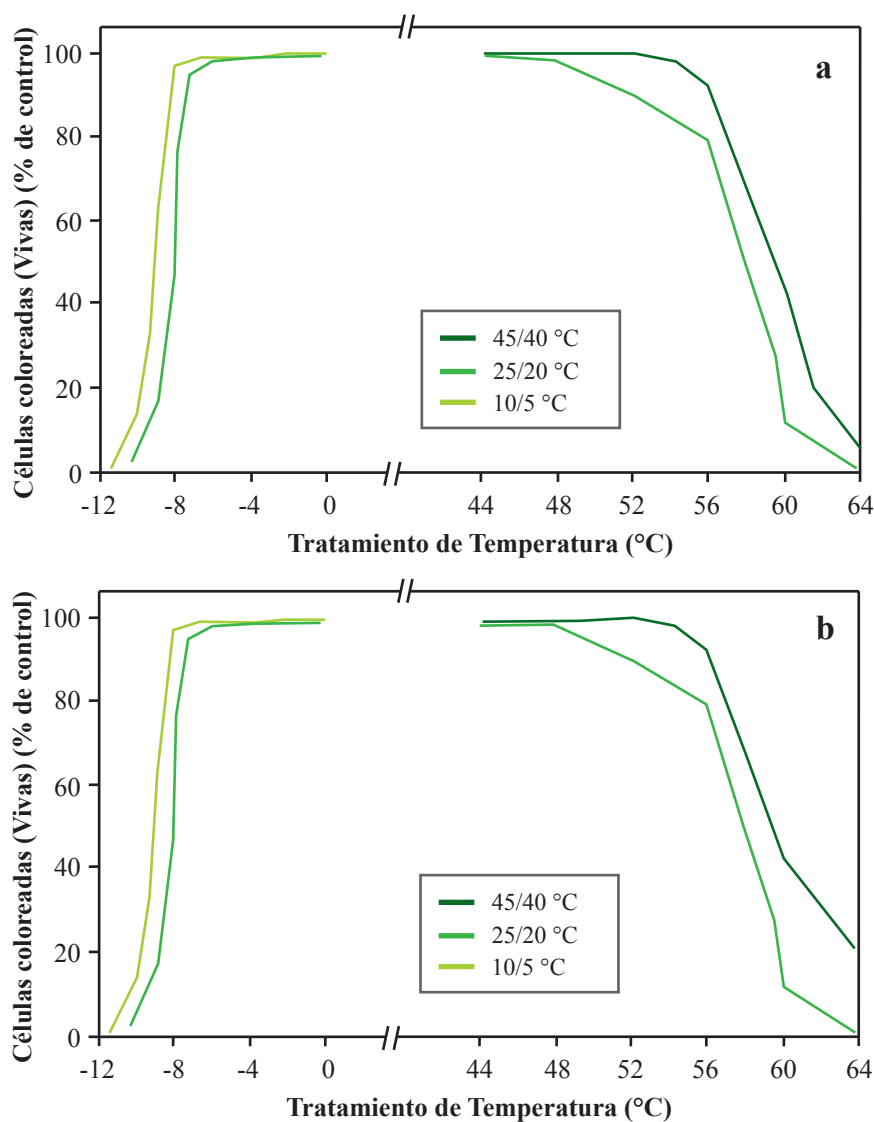


Figura 5. Influencia de temperaturas extremas sobre la viabilidad de las células clorofenimáticas de cladodios de: a) *Nopalea cochenillifera*; b) *Opuntia robusta*. Fuente: Nober & Zutta, 2008.

vados de CO₂, pero la actividad porcentual para Rubisco aumenta y para Fosfoenol-piruvato carboxilasa decrece, resultando en una fotosíntesis más eficiente. Incrementos en raíces, tallos y formación de órganos fotosintéticos adicionales, junto con incrementos en la síntesis en la sacarosa-Pi y del almidón, disminuyen el potencial de inhibición de la regeneración de la fotosíntesis. Con el incremento de la temperatura y la duración de la sequía se incrementa el porcentaje de la toma neta de CO₂ causada por un incremento en las concentraciones de CO₂ atmosférico. Luego, la toma neta de CO₂, la productividad y el área potencial de cultivo de las especies CAM serán mejoradas por un incremento en las concentraciones de CO₂ atmosférico y el incremento de las temperaturas asociados con cambio global del clima (Drennan & Nobel, 2001).

9. Nutrientes y salinidad

La toma de CO₂ y el crecimiento de las opuntias está influenciado por los niveles de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S) y micronutrientes (cerca de 12 elementos requeridos en pequeñas cantidades por las plantas) en el suelo. El aumento en los niveles de sodio (Na) en el suelo inhibe la toma de CO₂ y el crecimiento de los cactus incluyendo las opuntias. Aún cuando las respuestas de las plantas CAM a los elementos del suelo dependen de la textura del suelo y el pH, cinco elementos son los que muestran los mayores efectos y tres los ingredientes claves de los fertilizantes agronómicos nitrógeno, fósforo, potasio, boro y sodio (Nobel, 1999).

Las plantas de *O. ficus-indica* en condiciones de

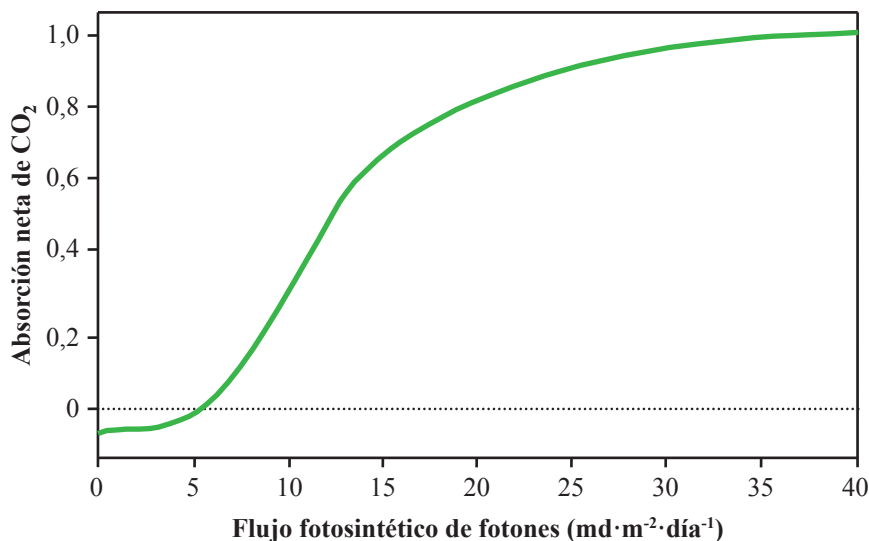


Figura 6. Influencia de la luz sobre la absorción neta de CO₂ en un período de 24 horas para *Opuntia ficus-indica*. Fuente: Nobel, 1999.

hidroponía absorbieron más N cuando fueron suministrados con N-NO₃, que con sales de N-NH₄ lo que resultó en una mayor producción de materia seca. Asimismo, el pH de la solución nutritiva se elevó en el tratamiento con N-NO₃ y disminuyó con el tratamiento N-NH₄ debido al balance de cargas o principio de electro neutralidad (Gallegos Vázquez *et al.*, 2000).

La absorción de nutrientes por el cultivo del nopal no presenta diferencias significativas durante el año, aplicando una lámina de riego que fluctúe entre el 45 y 60 % de la evaporación diaria. La extracción anual de nutrientes y la aplicación de una lámina de riego de 45 % de la evaporación diaria indican que cantidades de N, P y K se debieran aplicar para obtener los mejores rendimientos. La correlación significativa entre las variables temperatura, producción y extracción de nutrientes permite concluir que son factores importantes para incrementar la producción de nopalitos (Orona Castillo *et al.*, 2004).

De acuerdo a la técnica de Diagnóstico de Nutri-mento Compuesto (DNC), el rendimiento de biomasa de nopal depende significativamente de las concentraciones de N ($P \leq 0,01$), K ($P \leq 0,05$) y Mg ($P \leq 0,05$). Se apreciaron los siguientes sinergismos significativos P-K ($P \leq 0,05$), K-Mg ($P \leq 0,01$) y Mg-Ca ($P \leq 0,01$); y los antagonismos N-Ca ($P \leq 0,01$) y N-Mg ($P \leq 0,05$) (Tabla 3). Asimismo, el nopal concentra más de cuatro veces K y Ca que N, demostrando que es

Tabla 3. Coeficiente de correlación de Pearson entre el rendimiento (kg de materia fresca·cladodio⁻¹·planta⁻¹) y la concentración de nutrimentos en cladodios de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) de un año de edad (n = 180). Fuente: Blanco Macias *et al.*, 2006.

Concentración (%)	Rendimiento (kg materia fresca de cladodio·planta ⁻¹)	Ca (%)	Mg (%)	K (%)	P (%)
Ca	0,125				
Mg	0,180**	0,227			
K	0,167**	-0,116	0,381**		
P	-0,032	0,024	-0,069	0,149	
N	0,349	-0,316	-0,169*	-0,061	0,118

*Y. **Significativo a una P 0,05 y 0,01, respectivamente.

una planta calciotrófica. Algo similar ocurre entre Mg y P, pues el primero se concentra cuatro veces más que el segundo (Blanco Macias *et al.*, 2006).

Los coeficientes de correlación positivos sugieren que el rendimiento puede incrementar si se asocia con un aumento de concentración de esos elementos en los cladodios; es decir, es de esperar que los rendimientos aumenten al fertilizar con N, Mg y K.

En nopal, el Ca, Mg y K son los nutrimentos que se concentran en mayor proporción en los cladodios de un año de edad, marcando la diferencia con respecto a otras plantas cultivadas, en las cuales el papel de macronutrientes, corresponden al N, P y K. (Blanco Macias *et al.*, 2006).

Según Zúñiga Tarango *et al.* (2009), –quienes estudiaron el efecto de las aplicaciones de estiércol bovino y fertilizante mineral a diferentes profundidades con respecto al crecimiento radical, producción de materia seca y concentración de nutrientes en nopalito–, la mayor abundancia relativa de raíces de las plantas de nopal fue en el primer estrato 0-18 cm con un 96 %, seguido del estrato de 18 a 36 cm con 3 % (Figura 7 A y B). El rendimiento de nopalitos, la producción de materia seca y el número de brotes fueron mayores en las plantas sometidas al tratamiento de 100 t·ha⁻¹ de estiércol aplicado en el estrato superior (0 a 18 cm) (Tabla 4). El contenido mineral de los cladodios mostró valores similares entre tratamientos y el testigo; sin embargo la concentración de fósforo y de microelementos fue mayor en las plantas sometidas a los tratamientos de estiércol en el estrato de 0 a 18 cm. Las aplicaciones de estiércol incrementaron el contenido mineral y de materia orgánica del suelo al final del experimento (Zúñiga Tarango *et al.*, 2009).

El análisis del crecimiento radical en cuatro variedades de *Opuntia ficus-indica* (Liso forrajero, Villanueva, Jalpa y Copena V-I) se realizó a los efectos de hacer un uso más eficiente de agua y fertilizantes, para indicar la manera adecuada de realizarse aplicaciones localizadas de estos insumos. Se determinó el tiempo (en días) en la emisión de raíces, la tasa de crecimiento diaria y las diferencias morfológicas (longitud, diámetro y peso seco) de sus raíces en las cuatro variedades. El tiempo en la emisión de raíces mostró diferencias entre variedades, donde la variedad Liso forrajero fue la más precoz y Copena V-I la más tardía. Se encontró una relación inversa en el tiempo de emisión de raíces y la tasa de crecimiento de raíces de nopal, dado que Copena V-I mostró la mayor tasa de crecimiento de raíces pero presentó un tiempo mayor en la emisión de éstas, mientras que la variedad Liso forrajero mostró la tasa de crecimiento de raíces menor pero el menor tiempo en su emisión. La longitud, el diámetro y el peso seco de raíces mostraron diferencias significativas entre variedades, donde la variedad Villanueva mostró los valores mayores de las tres variables (Vázquez-Vázquez *et al.*, 2007).

10. Salinidad

Tanto *O. ficus-indica* como *Aloe vera* son plantas cultivables de alta productividad y rentabilidad para las zonas costeras áridas y semiáridas. Sin embargo, estas plantas pueden verse afectadas por la salinidad: en el caso particular de *O. ficus-indica*, concentraciones bajas de NaCl redujeron el crecimiento y se restringió la acumulación de Na⁺ en los cladodios cuando se aumentó la salinidad. La salinidad afectó negativa-

Tabla 4. Valores promedio del rendimiento de nopal sometido a diferentes dosis de abono y profundidades de aplicación. Fuente: Zúñiga Tarango *et al.*, 2009.

Tratamientos		Número y fecha de corte / Rendimiento de nopalito (t·ha ⁻¹)							
Dosis	Profundidad (cm)	1 06/08/98	2 02/09/98	3 08/10/98	4 19/11/98	5 25/01/99	6 13/02/99	7 22/03/99	8 06/05/99
100 t·ha ⁻¹	00-18	2,98a*	4,8ab	8,24a	5,75a	4,06a	5,10a	16,2a	13,5a
300 t·ha ⁻¹	00-18	1,98a	5,08a	6,81b	5,09a	2,6ab	4,32a	14,1ab	12,2ab
100 t·ha ⁻¹	18-36	2,36a	4,6abc	5,7bc	2,7bc	1,8bc	2,84b	11,1bc	10,6bc
Mineral	00-18	2,34a	3,3bcd	6,9ab	3,52b	1,1bc	1,34c	14,1ab	10,1cd
300 t·ha ⁻¹	18-36	1,98a	3,6bcd	4,4cde	1,8cd	0,83c	2,1bc	12,2bc	9,8cde
Mineral	18-36	2,02a	3,8abc	3,7cde	0,72de	0,82bc	1,10c	9,51c	7,48f
300 t·ha ⁻¹	36-54	2,34a	2,9cd	3,2de	0,49de	1,155c	1,15c	10,2c	9,9cde
Mineral	36-54	1,82a	3,1bcd	4,2cde	0,51de	1,9bc	1,7bc	12,0bc	8,2ef
100 t·ha ⁻¹	36-54	1,40a	3,7bcd	3,16e	0,283e	0,83bc	1,49c	10,1c	8,5def
Testigo		1,71a	1,99d	5,5cd	0,91de	0,97bc	1,54c	10,5c	8,3ef

*Medias con la misma letra en hilera, no difieren significativamente (Fisher LSD a P = 0,05).

mente el volumen de los órganos aéreos de *A. vera* y *O. ficus-indica*, aunque en esta última este parámetro se incrementó aún más a la salinidad más alta. En ambas plantas se incrementó el contenido de los iones Na^+ y Cl^- . El contenido de K^+ disminuyó en *A. vera* pero no en *O. ficus-indica*. Estos resultados demuestran que *O. ficus-indica* tiene mecanismos más efectivos que *A. vera* para aliviar los efectos del estrés salino (Véliz *et al.*, 2007).

11. Productividad

La productividad depende de la toma neta diaria de CO_2 y es un indicativo de los efectos integrados del ambiente sobre el crecimiento. Los factores ambientales individuales que afectan la toma del CO_2 de *O. ficus-indica*, interaccionan multiplicativamente para determinar esa toma.

El índice ambiental de productividad (IAP) se puede utilizar para predecir la toma de CO_2 en cualquier condición ambiental (Nobel, 1999) y puede predecir la productividad de las plantas CAM a partir de las respuestas fisiológicas de individuos bajo condiciones controladas de laboratorio (Andrade *et al.*, 2007).

Fracción de toma diaria de $\text{CO}_2 = \text{IAP} = \text{Índice Hídrico} \times \text{Índice de Temperatura} \times \text{Índice PPF}$.

Índice Hídrico: es el limitante fraccional de la toma de CO_2 debido a los niveles de humedad del suelo, que está relacionada con la duración de la sequía.

Índice de Temperatura: cuantifica el limitante de la toma de CO_2 por la temperatura del aire.

Índice PPF: cuantifica el limitante de la toma de CO_2 por la luz.

Debido a que los efectos de los factores ambientales individuales sobre la toma neta de CO_2 pueden predecirse para *O. ficus-indica* y otras opuntias, se pueden desarrollar estrategias de plantación y manejo para maximizar la productividad. La clave es el índice PPF que está influenciado por el espaciamiento de las plantas y, por tanto, por el sombreado entre plantas; cuando las plantas están alejadas, el índice PPF expresado por unidad de área del cladodio es alto pero la produc-

tividad por unidad de área de suelo es baja (Nobel, 1999).

La productividad incrementa en la medida que el área de superficie de los cladodios por unidad de suelo se aumenta, lo que es conocido como Índice de Área de Tallo (IAT); en un IAT de 4 a 5 la producción está al máximo, donde esta relación indica que el área de ambos lados de los cladodios es 4 a 5 veces mayor que la del suelo donde esté. Cuando las plantas están más juntas o tienen más cladodios, el IAT aumenta pero la productividad se reduce; esta reducción refleja la disminución del promedio de incidencia de PPF en los cladodios y por tanto la reducción en la toma neta de CO_2 por unidad del área del cladodios (Nobel, 1999).

La productividad de *O. ficus-indica* en el IAT óptimo puede ser muy alta especialmente cuando las plantas se riegan en regiones con moderada temperatura.

El rendimiento de las partes cosechadas de las

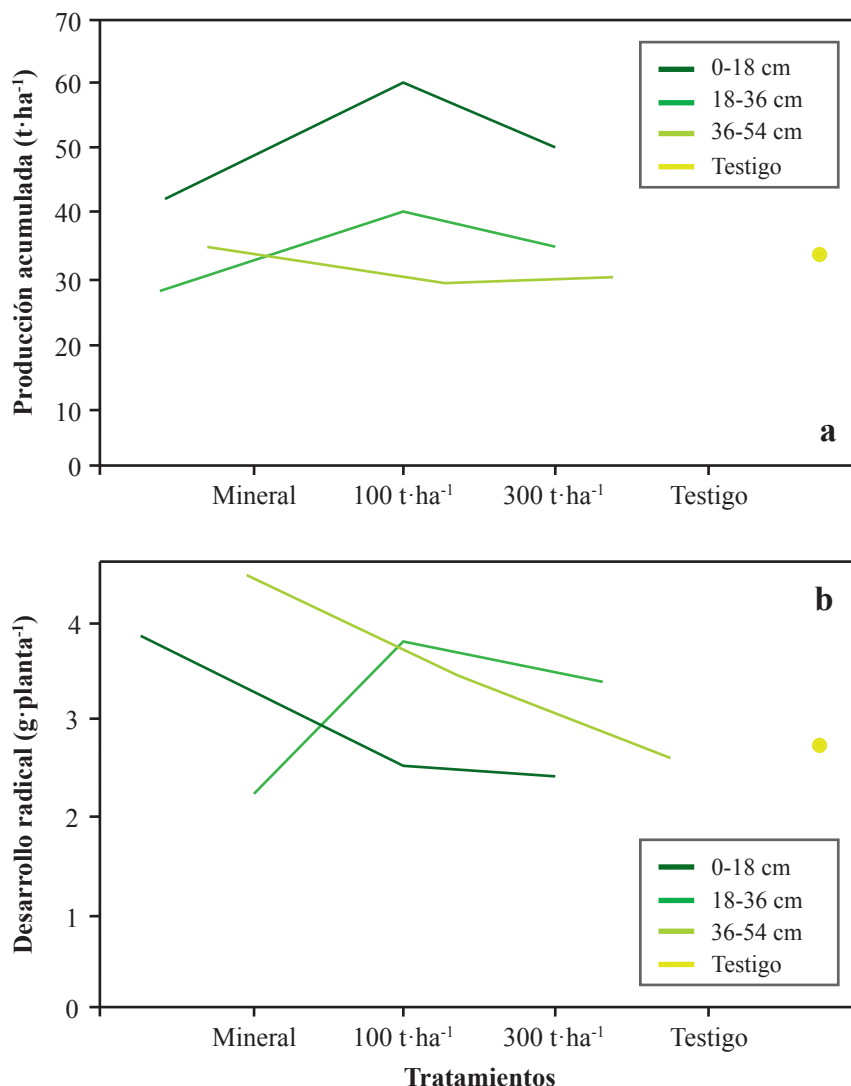


Figura 7. a) Producción acumulada y b) patrón de desarrollo radical de nopal sometido a diferentes dosis de abono y profundidades de aplicación. Fuente: Zúñiga Tarango *et al.*, 2009.

opuntias (cladodios y frutos) depende del peso seco acumulado en los cladodios y a la vez depende de la toma neta de CO₂ (Nobel, 1999).

Además de proporcionar información sobre la ecofisiología de especies vegetales en el campo, el IAP (Índice Ambiental de Productividad) es un modelo numérico que pueden utilizarse como herramientas de predicción con aplicaciones en agricultura y conservación. Por ejemplo, en Chile se ha utilizado el enfoque del IAP para establecer plantaciones comerciales de nopal (*Opuntia ficus-indica*) altamente productivas (García de Cortázar *et al.*, 1985; García de Cortázar & Nobel, 1992). También se han utilizado los IAP en combinación con datos climatológicos para determinar zonas adecuadas de cultivo de *Agave tequilana* en Jalisco (Pimienta Barrios *et al.*, 1999) y de *Hylocereus undatus* y *Opuntia ficus-indica* en California, Estados Unidos (Nobel *et al.*, 2002). Recientemente se obtuvo un IAP para *Mammillaria gaumeri*, cactácea endémica y amenazada de la costa norte de Yucatán, con el fin de identificar sitios adecuados para su reintroducción y poder crear condiciones ambientales adecuadas para su propagación en invernadero (Cervera, J.C. y Andrade, J.L., datos no publicados) (Andrade *et al.*, 2007).

12. Discusión

Difundir el consumo de los jóvenes cladodios de la planta de tuna en zonas que presentan limitaciones climáticas para el cultivo de otras hortalizas se fundamenta en varios aspectos: el valor nutritivo del brote rico en fibra y Ca (Landro Esquivel & Cruz Saenz, 2006), las adaptaciones que presentan las opuntias para sobrevivir a condiciones de escasez de agua (García *et al.*, 2007; O. Camacho *et al.*, 2007), su relativa tolerancia a temperaturas por debajo de 0 °C (Nobel, 2003; Nobel & De la Barrera, 2003) y la versatilidad de brote para la preparación de comidas dulces y saladas con alto porcentaje de aceptabilidad (Quiroga & Yapura, 2008).

La producción intensiva de nopalitos en el Valle de Lerma en camas de producción de reducida superficie es factible y se han obtenido rendimientos mayores a 20.000 kg·ha⁻¹ en períodos de producción de 7 meses (Lozano *et al.*, 2009; Lozano *et al.*, 2010), si bien las condiciones climáticas de esta zona difieren de las de las zonas propuestas.

Tanto en la zona de los valles Calchaquies, como en la Puna de la provincia de Salta, se observa la presencia de Cactáceas y específicamente de opuntias hasta los 3.000 m.s.n.m. (Paoli *et al.*, 2002; Trevisson & Demaio, 2006), cuyos cladodios se podrían utilizar

para iniciar la producción de nopalitos en camas de producción intensiva, es decir, existe material de multiplicación.

La zona de los valles Calchaquies presenta una superficie de alrededor de 2.000 ha con suelos de primera calidad para su uso agrícola, observándose prácticas no siempre adecuadas del uso del agua de riego, pérdidas de humedad elevadas por evapotranspiración y altos valores de infiltración de agua en el suelo (Valencia *et al.*, 1970) factores negativos que pueden ser superados por las opuntias por su particular morfología y fisiología.

En la Puna de Salta, la principal limitante está ligada a las condiciones climáticas extremas y a la indisponibilidad de agua superficial y/o subterránea en cantidad y calidad. Pequeñas superficies para autoconsumo (implantadas con papa, haba y maíz pueden ser cultivadas en un ciclo agrícola limitado por un corto período libre de heladas que va desde mediados de noviembre hasta fines de febrero (Paoli *et al.*, 2002), período en el que la brotación de las pencas madres se produciría favorecido por la benevolencia de las temperaturas. Se puede proponer para esta zona el uso de microtúneles en las camas de multiplicación para mitigar el efecto de las heladas sobre las pencas madre y lograr la brotación de éstas y la cosecha de jóvenes cladodios (Luna Vázquez *et al.*, 2001; Ramos Ríos & Quintana, 2004).

13. Conclusiones

La zona de los valles Calchaquies y de la Puna de la provincia de Salta en Argentina presenta limitaciones climáticas relacionadas con la temperatura y la humedad (Paoli *et al.*, 2002) que puede ser superada por las opuntias allí presentes (Kiesling *et al.*, 2011), por sus modificaciones morfológicas y fisiológicas. Algunas de ellas, como *O. ficus-indica* cuya existencia en esa zona ha sido comprobada por varios investigadores puede ser cultivada para la producción de nopalitos, por sus cladodios inermes (en su estado juvenil) para ser consumido como hortaliza de buen valor nutritivo (Landro Esquivel & Cruz Saenz, 2006).

Existiendo material de propagación en las zonas propuestas, la difusión de las técnicas de producción, precedidas por degustación de las preparaciones elaboradas con nopalitos, pueden inducir a los pequeños productores de estas regiones para introducir el cultivo de la planta de tuna con fines hortícolas.

La gran plasticidad de las opuntias a las distintas condiciones de clima y suelo, otorgadas por sus características morfológicas y fisiológicas, deberían incentivar su cultivo con fines comerciales y con diversos

propósitos: consumo humano y animal, fines medicinales, cosméticos, industriales, etc. en las zonas marginales de la provincia de Salta antes mencionadas.

6. Bibliografía

- Andrade, J.L.; De la Barrera, E.; Reyes García, C.; Ricalde, M.F.; Vargas-Soto, G. & Cervera, J.C. 2007. El Metabolismo Ácido de las Crasuláceas: Diversidad, Fisiología Ambiental y Productividad. Bol. Soc. Bot. Méx. 81: 37-50.
- Blanco Macias, F.; Lara Herrerra, A.; Valdez Cepeda, R.D.; Cortés Bañuelos, J.O.; Luna Flores, M. & Salas Luevano, M.A. 2006. Interacciones nutricionales y normas de la técnica de Nutrimento Compuesto en Nopal (*Opuntia ficus-indica* L. Miller). Revista Chapingo Serie Horticultura. 12:165-175.
- Cony, M.A.; Guevara, J.C.; Trione, S. & Estevez, O. 2008. Response to freezing and high temperatures of detached cladodes from *Opuntia* species. Journal of the Professional Association for Cactus Development p. 36-48.
- Cui, M. & Nobel, P.S. 1994. Gas exchange and growth responses to elevated CO₂ and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica*. Plant Cell and Environment 17:935-944.
- Drennan, P.M. & Nobel, P.S. 2001. Responses of CAM species to increasing atmospheric CO₂ concentrations. Plant Cell and Environment. 23:767-781.
- Flores Hernández, A.; Acosta Rodríguez, G.F.; Murillo Amador, B.; Trejo Calzada, R. & Arreola Avila, J.G. 2006. Evaluación preliminar de la reserva de nopal (*Opuntia* spp.) en la región Laguna - Chihuahua. Revista Chapingo 5:191-196.
- Gallegos Vázquez, C.; Olivares Sáenz, E.; Vázquez Alvarado, R. & Zavala García, F. 2000. Absorción de nitrato y amonio por plantas de nopal en hidroponía. TERRA Latinoamericana. 18: 133-139.
- García, M.; Peña-Valdivia, C.; Trejo, L.; Valle, S.; Corrales, J. & Sánchez-Urdaneta, A. 2007. Efecto del potencial hídrico del suelo en el potencial osmótico y membranas celulares de nopalito (*Opuntia* spp.) Revista Facultad Agronomía (LUZ) 24:305-311.
- García de Cortázar, V.; Acevedo E. & Nobel, P.S. 1985. Modeling of PAR interception and productivity by *Opuntia ficus-indica*. Agricultural and Forest Meteorology 34:145-162.
- García de Cortázar, V. & Nobel, P.S. 1992. Biomass and fruit production for the prickly pear cactus, *Opuntia ficus-indica*. Journal of the American Society for Horticultural Sciences 117: 558-562.
- González Monterrubio, C.F.; Monroy-Ata, A.; García-Amador, E. & Orozco-Almanza, M. 2005. Influencia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* Lem. sometidas a sequía, en condiciones de invernadero. TIP Revista Especializada en Ciencias Químico Biológicas. 8:5-10.
- Instituto de Botánica Darwinion. 1997-2011. Flora del Cono Sur. Catálogo de Plantas Vasculares.
- Kiesling, R.; Saravia, M.; Oakley, L.; Muruaga, N.; Metzger, D. & Novara, L. 2011. Aportes Botánicos de Salta. Ser. Flora. Herbario MCNS Facultad de Cs. Naturales. Universidad Nacional de Salta.
- Landero Esquivel, F. & Cruz Sáenz, E. 2006. Adaptación del Nopal (*Opuntia ficus-indica* L. (Mill.)) para la producción de Nopal Verdura en la comunidad Buena Vista del Sur, Dirimba, Cardozo. Tesis (Ing. Agr). Managua, Nicaragua. Universidad Nacional Agraria, Facultad de Agronomía, Departamento de Producción Vegetal p. 1-9.
- Lozano, L.; Tálamo, A.; López, N.; Ortín, P.; Visuara, M. & Toncovich, M. 2009. Efecto de la fertilización orgánica en la producción de nopalitos (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) en el valle de Lerma, Salta. XXXII Congreso Argentino de Horticultura. Salta Argentina. p. 422 (resúmen).
- Lozano, L.; Palavecino, R.; Tálamo, A. & Ortín, P. 2010. The effect of the Organic fertilization on green cladodes (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) yield in Lerma's valley, Salta, Argentina. Second Year. The VII th International Congress on Cactus Pear & Cochineal. Agadir, Morocco. p.21 (abstract).
- Luna Vázquez, J. 2001. Producción Intensiva de Nopal de verdura. INIFAP/CIRNE A-200.
- Nobel, P.S. & Pimienta-Barrios, E. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. Environmental and Experimental Botany 35: 17-24.
- Nobel, P.S. 2003 Ecofisiología de *Opuntia ficus-indica*. El Nopal (*Opuntia* spp.) como Forraje. FAO Producción y protección vegetal. 169:17-24.
- Nobel, P.S.; Pimienta-Barrios, E.; Zañudo-Hernández, J. & Ramirez-Hernández, B.C. 2002. Historical aspects and net CO₂ uptake for cultivated Crasulacean acid metabolism plants in Mexico. Annals of Applied Biology 140:133-142.
- Nobel, P.S. & De la Barrera, E. 2003. Tolerances and

- acclimation to low and high temperatures for cladodes, fruits and roots of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* 157: 271-279.
- Nobel, P.S.; Castañeda, M.; North, G.; Pimienta Barrios, E. & Ruiz, A. 1998. Temperature influences on leaf CO₂ exchange, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*. *Journal on Arid Environment* 39: 1-9.
- Nobel, P.S. 1999. *Biología Ambiental. Agroecología cultivo y usos del nopal*. FAO Producción y protección vegetal 132: Falta página.
- Nobel, P.S & Zutta, B.R. 2008. Temperature tolerances for stems and roots of two cultivated cacti, *Nopalea cochenillifera* and *Opuntia robusta*: Acclimation, light, and drought. *Journal of Arid Environments*. 72:633-642.
- O. Camacho, C.; Peña Valdivia, C.B. & Sanchez-Urdaneta, A.B. 2007. Efecto del potencial hídrico del suelo en el crecimiento y contenido de polisacáridos estructurales de nopalito (*Opuntia* spp.) *Revista. Facultad. Agronomía (LUZ)* 24:254-259.
- Orona Castillo, I.; Cueto Wong, J.A.; Murillo Amador, B.; Santamaría-César, J.; Flores Hernández, A.; Valdez Cepeda, R.; García Hernández, J. & Troyo Dieguez, E. 2004. Extracción nutrimental de nopal verdura bajo condiciones de riego por goteo. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 6: 90-96.
- Paoli, H.; Bianchi, A.R.; Yañez, C.E.; Volante, J.N.; Fernández, D.R.; Mattalía, M.C. & Noé, Y.E. 2002. Recursos Hídricos de la Puna, valles y Bolsones áridos del Noroeste Argentino. *Convenio INTA EEA Salta-CIED*.
- Pimienta-Barrios, E.; Robles Murguía, C.; Ruiz Corral, J.A.; Nobel, P.S. & García Galindo, J. 1999. Regiones Térmicas Óptimas y Marginales para el Cultivo de *Agave tequilana* en el Estado de Jalisco, Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Pimienta-Barrios, E.; Zañudo Hernández, J.; Rosas Espinoza, V.C.; Valenzuela Tapia, A. & Nobel, P.S. 2005. Young daughter cladodes affect CO₂ uptake by mother cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Annals of Botany* 95: 363-369.
- Pimienta-Barrios, E; Castillo Cruz, I.; Zañudo Hernández, J.; Méndez Morán, L. & Nobel, P.S. 2007. Effects of shade, drought and daughter cladodes on the CO₂ uptake by cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Annals of Applied Biology*. 151:137-144.
- Pimienta-Barrios, E.; Gonzalez del Castillo Aranda, M.E.; Muñoz Urias, A. & Nobel, P.S. 2003. Effects of Benomyl and drought on the Mycorrhizal development and daily net CO₂ uptake of a wild *Platyopuntia* in a rocky semi-arid environment. *Annals of Botany* 92: 239-245.
- Quiroga, S.K. & Yapura, S.M.E. 2008. Estandarización y elaboración de preparaciones con nopalito fresco (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). Tesis (Licenciatura en Nutrición). Salta, Argentina. 118 p.
- Ramos Rios, J. & V. Quintana, M. 2004. *Manejo General del Cultivo de Nopal. Manual del Participante*. Colegio de Posgraduados. México 81 p.
- Trevisson, M & Demaio, P. 2006. *Cactus de Córdoba y el centro de Argentina*. 1° Edición. Bs.As, Argentina.
- Valencia, R.; Lago, A.; Chafatinos, T.; Ibarguren, R.; Menegatti, R.; Ocaranza, A. 1970. *Primera Parte-Estudio de Campo. Levantamiento de Suelos de los Valles Calchaquies*. Convenio Gobierno de la Provincia de Salta - Universidad Nacional de Salta.
- Vázquez-Vázquez, C.; Zúñiga Tarango, R.; Orona Castillo, I.; Murillo Amador, B.; Salazar Sosa, E.; Vázquez-Alvarado, R.; García Hernández, J.L. & Troyo Dieguez, E. 2007. Análisis del crecimiento radical en cuatro variedades de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 11: 82-90.
- Véliz, J.; Franco Salazar, V. & García, M. 2007. Efecto de la salinidad en *Aloe vera* y *Opuntia ficus-indica*: plantas CAM de interés comercial. *Revista Facultad Agronomía. (LUZ)* 24:337-341.
- Zúñiga Tarango, R.; Orona Castillo, I.; Vázquez-Vázquez, C.; Murillo Amador, B.; Zalazar Sosa, E.; López Martínez, J.D.; García Hernández, J. & Rueda Puente, E. 2009. Desarrollo radical, rendimiento y concentración mineral en nopal *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. En diferentes tratamientos de fertilización. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 11: 53-68.