

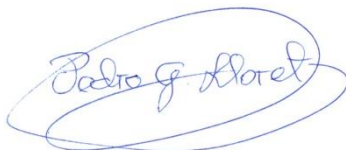
**TESIS DOCTORAL**

**Microestructura y productividad de las chumberas  
(*Opuntia spp.*) de la Península Ibérica**

Alberto Lloret Salamanca

DEPARTAMENTO DE ANATOMÍA, BIOLOGÍA CELULAR Y ZOOLOGÍA

Conformidad de los directores:



**Fdo.:** Pedro Gaspar Lloret Ivorra



**Fdo.:** Manuel Blasco Ruiz



A mis padres,



“No se puede derrotar  
a la persona que nunca se rinde”



## Agradecimientos

Dijo Ortega y Gasset “yo soy yo y mis circunstancias”. El presente trabajo, aunque lleve únicamente mi nombre en la portada, también lo han escrito “mis circunstancias”, toda esa gente que tanto me ha ayudado, sea de manera directa o indirecta.

En primer lugar, me parece de justicia comenzar agradeciendo el esfuerzo realizado a las personas que han intervenido directamente en el presente trabajo.

Gracias **Pedro** (en calidad de director de tesis) porque a pesar de que durante mis años de estudio me hayan enseñado mucho sobre la ciencia, eres tú el que me ha enseñado a ser un científico. Gracias por enseñarme tanto, por guiarme y por haberme dedicado una buena porción de tu tiempo, un tiempo que no te sobra y que por tanto es de aún mayor valor. Finalmente, gracias por soportarme cuando te castigo con mis frecuentes baterías de preguntas

Muchas gracias **Manolo**, primeramente por haber sido encendido la chispa original que ha provocado que me haya pasado varios años de mi vida estudiando esta fascinante planta. Gracias por compartir conmigo la gran cantidad de ideas que salen de tu burbujeante mente, y gracias por tu entusiasmo, porque es contagioso. Por último muchas gracias por tus viajes a Badajoz para echar una mano cuando se te necesitaba y por todos tus esfuerzo para que esto haya sido posible.

Por otra parte, también quiero hacer partícipe a una serie de personas, que si bien no han trabajado directamente en este trabajo, sí que los hago responsables a su manera, al haberme ayudado en distintas facetas de mi vida.

Para empezar, quiero darle las gracias al “consejo de sabios”: Juan, Isaac y Pablo (nombrados por orden de aparición). Gracias a nuestras quedadas habéis logrado mantener mi cordura mental (más o menos), tan refrescantes después de jornadas agotadoras o de días negros. Sin vuestra presencia, hubiera sido tremendamente más complicado seguir adelante. Gracias además a cada uno de vosotros tres, por haberme demostrado de forma empírica, que se puede contar con vosotros cuando las cosas se tuercen y todo se ve negro, cuando, en definitiva, se necesita el apoyo de un amigo con mayúsculas. Finalmente, gracias por perdonarme mis frecuentes ausencias a las reuniones del consejo por “estar terminando la tesis”, casi desde el momento de empezar con ella. Sois los mejores.

Gracias **Juan** por estar ahí desde tiempos inmemoriales (inmemoriales de verdad, ya que eres tú el que siempre se acuerda de en qué curso nos conocimos).

Gracias por compartir tu sabiduría conmigo, siempre aprendo algo interesante gracias a ti. Pero sobre todo gracias por haberme soportado tantísimos años. Y gracias de antemano por los próximos “tantísimos” años más.

Gracias **Isaac** por tu iniciativa, por ser siempre el motor que nos mueve para hacer cosas y para hacer de nuestras vidas algo mucho más interesante. Gracias por los viajes a Granada y al extranjero. Gracias por hacernos reír con tus exageraciones y burradas, y muchas gracias también por tus muestras constantes de generosidad.

Gracias **Pablo** por los partidos de tenis, los paseos por el puente para volver de nuevo a la estación de autobuses, por los partidos del Madrid y por los trucos de magia. Por ser mi fiel compañero en la mejor época de mi vida, los años universitarios. Gracias porque aunque llegaras el último (en noviembre), llegaste para quedarte.

Y para finalizar, a mi familia, las personas más importantes de mi vida.

Muchísimas gracias, **David**. Gracias por ser a la misma vez el mejor hermano y el mejor amigo posible. Gracias por tu amabilidad, y por ejercer de hermano mayor y preocuparte tanto por mí. Por buscar siempre lo mejor para mí, a pesar de que tú también tienes tus ocupaciones y preocupaciones. Gracias por meterme caña y azuzarme cuando hace falta. Y gracias por regalarme un sobrinito y una cuñada tan fantásticos.

Para finalizar, mis agradecimientos más profundos. Gracias **mamá** y gracias **papá**. Gracias por traerme a este mundo. Porque desde entonces me habéis cuidado y querido todos los días de vuestra vida. Gracias por todo vuestro esfuerzo, que me ha permitido tener todo lo que he necesitado. Por darme una educación y por proporcionarme unos estudios que no todo el mundo puede permitirse. Gracias por apoyarme en todo cuanto hago. Gracias por haberme hecho la persona que soy, gracias por absolutamente todo.



**CAPÍTULO 1: PRESENTACIÓN DEL ESTUDIO** **PAG. 1**

---

<b>OBJETIVOS</b>	<b>3</b>
<b>EL GÉNERO <i>OPUNTIA</i></b>	<b>4</b>
<b>ECOLOGÍA Y ANATOMÍA DEL GÉNERO</b>	<b>5</b>
<b>PANORAMA HISTÓRICO</b>	<b>12</b>
<b>SITUACIÓN ACTUAL</b>	<b>18</b>
<b>EL PROBLEMA. ¿ESPECIES PERJUDICIALES O BENEFICIOSAS?</b>	<b>21</b>
<b>JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO</b>	<b>23</b>
<b>LA INVESTIGACIÓN</b>	<b>24</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>27</b>

**CAPÍTULO 2: LA CHUMBERA COMÚN** **33**

---

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>35</b>
<b>ECOLOGÍA Y ANATOMÍA</b>	<b>36</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>41</b>
<b>MUESTRAS VEGETALES</b>	<b>41</b>
<b>TÉCNICAS EMPLEADAS</b>	<b>44</b>
<b>MEDICIONES Y ANÁLISIS</b>	<b>57</b>
<b>REACTIVOS EMPLEADOS</b>	<b>57</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	<b>63</b>
<b>EL TALLO</b>	<b>63</b>
<b>LA HOJA</b>	<b>97</b>
<b>LA RAÍZ</b>	<b>108</b>
<b>EL BROTE FLORAL, LA FLOR Y EL FRUTO</b>	<b>134</b>
<b>CONSIDERACIONES FINALES</b>	<b>142</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>147</b>

**CAPÍTULO 3: LA CHUMBERA BRAVA** **157**

---

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>159</b>
<b>ECOLOGÍA Y ANATOMÍA</b>	<b>160</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>163</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	<b>165</b>
<b>EL TALLO</b>	<b>165</b>
<b>LA HOJA</b>	<b>190</b>
<b>LA RAÍZ</b>	<b>199</b>
<b>EL BROTE FLORAL, LA FLOR Y EL FRUTO</b>	<b>220</b>
<b>CONSIDERACIONES FINALES</b>	<b>226</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>231</b>

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>239</b>
APROVECHAMIENTOS	239
CULTIVO DE LA CHUMBERA COMÚN	255
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>259</b>
SEGUIMIENTO DEL DESARROLLO	259
PRODUCTIVIDAD	260
<b>RESULTADOS</b>	<b>265</b>
SEGUIMIENTO DEL DESARROLLO	265
PRODUCTIVIDAD	282
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>287</b>
SEGUIMIENTO DEL DESARROLLO	287
PRODUCTIVIDAD	294
VIABILIDAD DE LA EXPLOTACIÓN	301
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>319</b>

**CAPÍTULO 5: ESPECIES INVASORAS** **331**

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>333</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>343</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>347</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>353</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>363</b>

**RECOMENDACIONES** **367****CONCLUSIONES** **371**

# **Capítulo 1:**

---

## Presentación del estudio



## Objetivos

El presente trabajo está dedicado al estudio de las dos especies de chumberas más representativas de la Península Ibérica, la chumbera común (Figura 1A), y la chumbera brava o costera (Figura 1B).

- Chumbera común: *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. 1768.
- Chumbera brava: *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw. 1819.

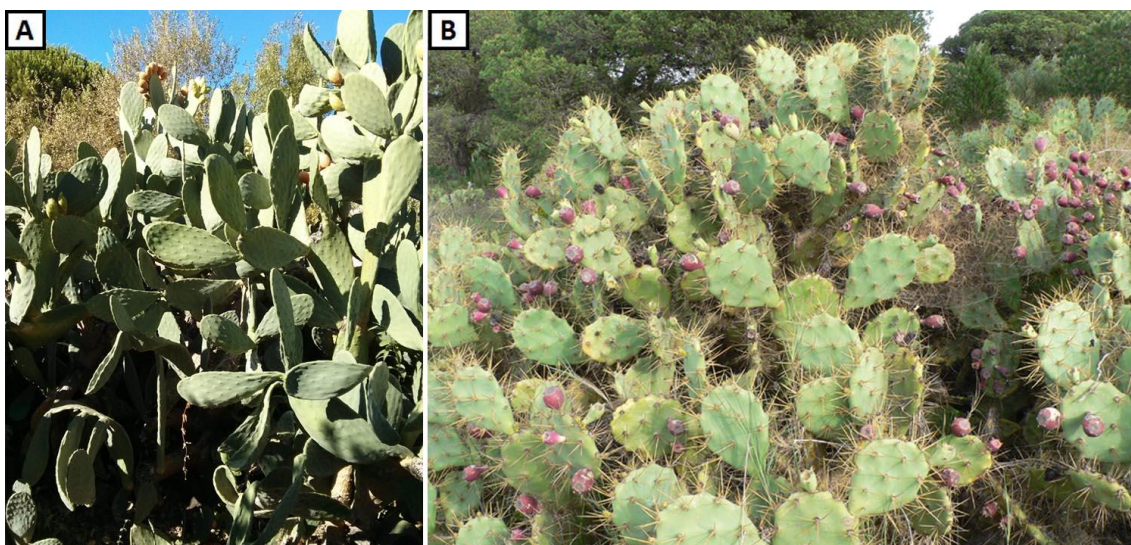


Figura 1. [A] Chumbera común, *O. ficus-indica*. [B] Chumbera Brava, *O. dillenii*.

Desde que fueron introducidas en la Península Ibérica hace aproximadamente 500 años, procedentes de América (donde se las conoce como nopales), hasta la actualidad, las chumberas han ocupado un lugar importante a nivel botánico, económico y agrícola.

Sin embargo, a pesar de tal importancia, no se han realizado suficientes esfuerzos en estudiarlas. Un mayor estudio supondría la obtención de nuevos conocimientos que podrían proporcionar nuevas técnicas de cultivo que aportaran mayores beneficios agronómicos, nuevos aprovechamientos, o nuevas técnicas de control de poblaciones en caso de observar una expansión fuera de los límites de aplicación.

Por todo ello, creemos firmemente que este estudio tanto a nivel estructural como socioeconómico, podría aportar una serie de conocimientos que acarreen beneficios materiales y ecológicos para la sociedad. En consonancia con ello, el objetivo que nos hemos marcado ha sido el estudio de los siguientes aspectos:

1. Anatomía e histología de *O. ficus-indica* y *O. dillenii*. Incidiendo particularmente en el análisis de tallos, hojas, yemas axilares, espinas y raíces.
2. Taxonomía de *O. ficus-indica* y *O. dillenii*, de acuerdo a su morfología funcional.
3. Naturaleza de dichas formas, respecto a su posible definición como especies invasoras, y medidas a tomar si ha lugar.
4. Productividad de *O. ficus-indica* en condiciones locales y las posibilidades de explotación de *Opuntia* en la Península Ibérica.

## El género *Opuntia*

Las chumberas son plantas angiospermas (división *Magnoliophyta*) dicotiledóneas (clase *Magnoliopsida*), de la familia de los cactus o cactáceas. Pertenecen a la subfamilia *Opuntioideae*, que agrupa numerosos géneros de características muy variables. Uno de estos géneros es *Opuntia*, de especial interés para nosotros, ya que en él se encuadran las chumberas (Tabla 1). Como curiosidad, el nombre de *Opuntia* fue propuesto en 1700 por Tournefort, por su semejanza con unas plantas espinosas que crecían en el antiguo pueblo de Opus u Opunte, en Grecia (Scheinvar, 1995; Velásquez, 1998).

Taxonomía
Reino: <i>Plantae</i>
División: <i>Magnoliophyta</i>
Clase: <i>Magnoliopsida</i>
Subclase: <i>Caryophyllidae</i>
Orden: <i>Caryophyllales</i>
Familia: <i>Cactaceae</i>
Subfamilia: <i>Opuntioideae</i>
Tribu: <i>Opuntieae</i>
Género: <i>Opuntia</i>

Tabla 1. Taxonomía del género *Opuntia*.

Diversos autores dividen el género *Opuntia* en dos subgéneros: *Cylindropuntia* o chollas, características por sus tallos cilíndricos o subcilíndricos (Figura 2); y *Opuntia*, más conocidas como chumberas o nopales, de tallos aplanados (Berthet, 1990). Sin embargo, otros autores diferencian *Opuntia* y *Cylindropuntia* como dos géneros distintos (Rebman y Pinkava, 2001). En este trabajo de investigación se considerará *Opuntia* como un género separado de *Cylindropuntia*.

Se conocen casi 300 especies del género *Opuntia* (Sáenz *et al.*, 2006), pero sólo 10 o 12 de ellas son aprovechadas activamente por el ser humano. Al ser plantas extremadamente versátiles, los usos que se le dan son muy diversos: alimentación humana y de ganado, producción de cochinillas para la obtención de colorante, vallado ecológico, eliminación de arsénico en el tratamiento de aguas potables a partir del mucílago (un polisacárido péctico) que produce esta planta (Fox *et al.*, 2012), eliminación de selenio de suelos contaminados (Bañuelos y Lin, 2010), y un largo etcétera.

Entre las *Opuntias* de interés agronómico destacan *O. ficus-indica*, *Opuntia joconostle* Web., *Opuntia megacantha* Salm-Dyck. 1834 y *Opuntia streptacantha* Lem. 1839. Tienen interés ecológico las chumberas silvestres *Opuntia hyptiacantha* FAC Weber 1898, *Opuntia leucotricha* DC. 1828, *Opuntia robusta* H. Wendland ex Pfeiffer 1837 y *O. dillenii*. Con todo, la especie de mayor éxito universal (y la más cultivada) es la chumbera común u *O. ficus-indica*, pudiendo encontrarse prácticamente a lo largo de todo el globo, especialmente en ambientes templados y cálidos, tanto cultivada como naturalizada. En la cuenca del Mediterráneo *O. ficus-indica* prácticamente es la única *Opuntia* que se cultiva (Uzun, 1997). Por otra parte, una forma similar a *O. dillenii*, que para algunos autores es sinónima (Böhm, 2008), *O. stricta* (Haw.) Haw. 1812, ha ocasionado catástrofes ecológicas acusadas en algunos países, como Sudáfrica (Cheek y Crouch, 2015) y Australia (Freeman, 1992).



Figura 2. [A] Planta de *Cyllindropuntia*. [B] Fotografía a mayores aumentos en las que se observan tallos y frutos.

## Ecología y anatomía del género

Las *Opuntias* son plantas arbustivas, rastreras o erectas que llegan a alcanzar entre los 2 y los 6 metros de altura, en función de la especie y de las condiciones ambientales.

Son plantas con metabolismo ácido de crasulácea (plantas CAM), una adaptación fotosintética al estrés ambiental. Comparado con los otros tipos de fotosíntesis, c3 y c4 (Cernusak *et al.*, 2007a; Cernusak *et al.*, 2007b), la fotosíntesis CAM reduce significativamente el coste de agua en la obtención de CO<sub>2</sub> al capturarlo durante la noche, cuando el índice de transpiración es menor (Winter *et al.*, 2005), evitando abrir los estomas durante el día. El CO<sub>2</sub> fijado nocturnamente es almacenado como ácido málico, que al día siguiente servirá como reservorio de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis c3 a la luz del día (Winter y Smith, 1996; Holtum *et al.*, 2007). Así, el uso del CO<sub>2</sub> generado dentro de los tejidos que contienen cloroplastos está asociado con el cierre estomático, minimizando la pérdida de agua durante el ciclo día-noche (Winter *et al.*, 2008). De esta manera, la chumbera, siendo una planta CAM, tiene una ventaja competitiva en ambientes con poca disponibilidad de agua (Taiz y Zeiger, 1991).

Por tanto las chumberas tienen un gran éxito en zonas áridas y semiáridas, en terrenos pedregosos, arenosos o degradados donde pocas especies logran prosperar. No sólo habita estos terrenos, sino que los protege, ya que ayuda a frenar la erosión del suelo manteniéndolo sujeto frente a los agentes atmosféricos mediante su red radicular. Este sistema radical es muy extenso y se encuentra densamente ramificado. Es rico en raíces finas absorbentes y superficiales en zonas áridas de escasa pluviometría. La longitud de la raíces está relacionada con las condiciones hídricas y el manejo cultural, especialmente el riego y la fertilización (Sudzuki *et al.*, 1993; Villegas y de Gante, 1997; Sudzuki, 1999).



Figura 3. Cladodios de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* con frutos jóvenes sin madurar.



El cuerpo principal de la chumbera consiste en una serie de tallos o ramas suculentos y articulados, denominados cladodios, pencas o palas (Figura 3). Estos tallos tienen forma oblonga, elíptica o de raqueta y pueden alcanzar hasta los 60-70 cm de longitud, dependiendo de la especie y de la disponibilidad de agua y nutrientes (Sudzuki *et al.*, 1993). Los cladodios jóvenes son tiernos y se pueden consumir como verdura. De hecho, en México es frecuente el consumo de cladodios jóvenes, allí llamados nopalitos. Con el tiempo, los tallos se lignifican y se pueden llegar a transformar en verdaderos tallos leñosos agrietados, de color ocre blanquecino a grisáceo.

El desarrollo de los brotes en *Opuntioideae* es determinado, con la excepción de *Pereskopsis*, *Brasilopuntia*, *Consolea* y *Tacinga* (Mauseth, 2006). El cladodio para de crecer en un momento dado, pero sus brotes continúan creciendo, repitiéndose en cada cladodio secuencialmente el proceso de crecimiento, parada y formación de nuevos cladodios o frutos. Este tipo de crecimiento del sistema caulinar se denomina simpódico (Simpson, 2006).

La fotosíntesis se efectúa fundamentalmente en los cladodios, lo cual no significa que la chumbera no tenga hojas. De hecho, los tallos jóvenes presentan multitud de pequeñas hojas verdes, una por cada yema axilar o areola (Figura 4). Sin embargo, estas hojas son rudimentarias y no crecen al mismo ritmo que el tallo. A medida que los cladodios van creciendo, las hojas se secan y habitualmente acaban desprendiéndose (Lloret-Salamanca, 2010). Por lo tanto, los tallos adultos rara vez mantienen alguna hoja.

Las yemas axilares de *Opuntia* (Boke, 1944; Robinson, 1974), denominadas areolas, se sitúan sobre la superficie de las 2 caras y los laterales de los cladodios. Las areolas son a su misma vez meristemas apicales de los nuevos brotes. Su tejido meristemático tiene la capacidad de desarrollar nuevos cladodios, bases florales y raíces adventicias según las condiciones ambientales (Sudzuki *et al.*, 1993). Una vez la areola ha producido un tallo o una base floral, no vuelve a producir nuevos elementos (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Normalmente el meristemo del brote termina de producir todo los entrenudos, nudos, primordios foliares y yemas axilares cuando todavía es menor de un centímetro de longitud. Aparentemente el meristemo apical del nuevo brote se convierte en una masa de grandes células parenquimáticas en su madurez (Mauseth, 2006). En contraste, el meristemo apical del epicótilo de la plántula persiste durante más tiempo, aunque finalmente también se transforma y cesa en su crecimiento.

Las areolas son estructuras cóncavas que presentan en su cavidad una especie de lana formada por tricomas multicelulares uniseriados que mueren poco tiempo

después de formarse (Mauseth, 2006), generando una densa capa que protege la areola.



Figura 4. Vista en detalle de una areola de un cladodio joven de *O. ficus-indica*, que contiene una hoja, una espina, una hilera de gloquidios y un manto de tricomas.

Además del manto de tricomas, en la areola se forma otra estructura de función defensiva, la espina (Figura 4). En *Opuntia*, las espinas son excepcionalmente resistentes. Están formadas en un 50% de celulosa y en otro 50% de arabinosa, interactuando fuertemente a nivel molecular, dándole una resistencia mayor que la de la madera (Gindl-Altmutter y Keckes, 2012). Internamente se compone de fibras de celulosa alineadas paralelamente en dirección del eje mayor, con pequeños lúmenes entre éstas (Malainine *et al.*, 2003a). En función de la especie, varía el número de espinas que se pueden encontrar en las areolas, pudiendo ser que la areola carezca de ellas o que tenga decenas. El 43% de las espinas se concentran en la pequeña superficie que abarcan los bordes del cladodio (Nassar y Lev-Yadun, 2009). La selección natural ha favorecido esta tendencia, puesto que los bordes son las zonas más accesibles para depredadores. Aparte de la función defensiva frente a depredadores, las espinas protegen frente a ondas electromagnéticas dañinas y a radiaciones solares excesivas, y reducen la transpiración de la planta (Peña-Valdivia *et al.*, 2008), disminuyendo su pérdida de agua. Además, las espinas de algunas especies tienen la capacidad de exudar por su punta gotas de un líquido blanquecino o translúcido, presumiblemente agua azucarada (Mauseth, 2006), aunque poco se ha investigado sobre la finalidad de este comportamiento.

Los miembros de *Opuntioideae* (salvo *Puna clarioides*) tienen la particularidad de producir, otro tipo de espinas adicionales que no se encuentran en ninguna otra subfamilia, los gloquidios (Mauseth, 2006). Estas estructuras se caracterizan por ser muy numerosas, cortas y finas (Figura 4). En algunas especies se distribuyen por la areola en patrones definidos, siendo frecuente la organización en forma de corona, de estrella (con las puntas dirigidas hacia fuera) y de media luna. Las células epidérmicas de los gloquidios se solapan entre ellas según crecen (Majure y Ervin, 2007), formando unas barbas que ayudan al gloquidio a engancharse con fuerza cuando se introduce en cualquier sustrato. Las espinas y los gloquidios tienen una estructura semejante, pero mientras que las espinas corrientes están firmemente fijadas a la areola, los gloquidios se desprenden con una gran facilidad. Esto es debido a que los gloquidios tienen en su base una zona no esclerificada fácilmente rompible, lo cual no sucede en las espinas (Robinson, 1974).

Los brotes florales se generan en las areolas de los cladodios. En algunas *Opuntias*, se requiere un número determinado de cladodios para que comience la producción de brotes florales (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). En las regiones subtropicales, la producción de brotes comienza cuando la temperatura media es mayor de 16°C: marzo o abril en el hemisferio norte, septiembre u octubre en el hemisferio sur (Nerd y Mizrahi, 1995). El periodo de formación de brotes florales es prolongado, pudiéndose extender desde 3 semanas en *O. ficus-indica* a 25 en *O. joconostle* (Sánchez *et al.*, 1991). Los brotes florales son sésiles y solitarios, y se desarrollan con mayor frecuencia en el borde superior de las pencas. El brote floral es en realidad una “falsa fruta”, un tallo modificado en el cual se alojan los cuatro verticilos florales, dentro de una depresión cónica situada en su ápice. De fuera a dentro se disponen el periantio, el androceo, y el gineceo.

Las flores (Figura 5) son generalmente hermafroditas y suelen tener un color amarillo, pero también se observan otros colores dependiendo de la especie, como naranja, rosa, púrpura, rojo, blanco e incluso moteadas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Generalmente, la planta florece una sola vez al año (Sudzuki *et al.*, 1993), aunque con una floración asincrónica en la que las flores van apareciendo en un periodo amplio entre abril y julio en el hemisferio norte, y entre febrero y agosto en el sur. Durante el periodo de floración cada planta produce unas pocas flores por día (Grant y Grant, 1981). La polinización en *Opuntia* es llevada a cabo generalmente por insectos, sabiéndose polinizadoras 103 especies de himenópteros, 18 de coleópteros y 2 de lepidópteros; aunque también son polinizadas por 10 especies de aves (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).



Figura 5. Brotes florales de *O. ficus-indica* f. *espinosa* en distintas etapas. Los brotes inferiores aún no han florecido. El brote superior ha comenzado el proceso y sus pétalos tienen un color rojizo, que se tornará amarillo cuando la flor se abra. Entre ellos se encuentran 2 flores, con sus pétalos ya amarillos.



Figura 6. Bandeja repleta de higos chumbos de distintas variedades, pelados y listos para su consumo.

Una vez las flores se transforman en frutos y maduran, adquieren coloraciones y otras cualidades organolépticas variables en función de la especie. La maduración, al igual que la floración, es asincrónica, y se produce entre los meses de abril y noviembre en el hemisferio norte, mientras que en el hemisferio sur la mayor producción se concentra en junio, julio y noviembre (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Los frutos maduros, también conocidos como higos chumbos e higos tunos en España y simplemente tunos en México y otros países sudamericanos, son muy apreciados por su sabor, y se pueden consumir tanto frescos (Figura 6) como procesados.

El interior del fruto está ocupado por una zona carnosa denominada pulpa, la cual está protegida por una corteza de mayor dureza, el pericarpo o cáscara (Savio, 1989). Por encima de ella se encuentra la fina capa que ocupa la posición más externa, la piel (Cerezal y Duarte, 2000), en la que se sitúan las areolas.

El higo chumbo es unilocular y poliespérmico, es decir, contiene numerosas semillas por fruto, variando entre 10 (en algunos cultivos seleccionados artificialmente por tener pocas semillas) y 500 por fruta. En *Opuntia* es frecuente la apomixis o producción de semillas sin una fecundación previa. Las semillas se encuentran insertas en la pulpa, y son lenticulares y de pequeño tamaño, con un diámetro aproximado de 3 o 4 mm (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). En su dispersión participan aves, reptiles y mamíferos (Padrón *et al.*, 2011), que las liberan junto a sus deposiciones tras ingerir los frutos, muy atractivos para todos ellos. Las semillas de *Opuntia* requieren de un tiempo de dormancia antes de germinar (Delgado-Sanchez *et al.*, 2011).

Generalmente la reproducción sexual por semillas no es un método muy efectivo para la expansión de las *Opuntias*, ya que en muchas especies las semillas tienen un porcentaje muy escaso de germinación. Esto es consecuencia de sucesivas hibridaciones que han dado lugar a complicadas poliploidías, decreciendo la fertilidad (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Además, las plántulas son muy vulnerables. Por tanto, las *Opuntias* recurren a la reproducción vegetativa (reproducción asexual) como método principal para la dispersión de sus poblaciones. Así, es frecuente el desprendimiento de los cladodios de la planta, que posteriormente enraízan en el suelo. En algunas especies es frecuente que haya una menor cantidad de fibras en la unión entre pencas, quedando de esta manera debilitada y facilitando la separación de éstas.

Sin embargo, las chumberas pueden combinar ambos tipos de reproducción, ya que la reproducción sexual conlleva otros beneficios que la reproducción asexual no puede aportar, como son el aumento de la variabilidad genética y una dispersión a mayores distancias.

## Panorama Histórico

La explotación de *Opuntia* como cultivo agrícola se inició hace miles de años en las regiones Mesoamericanas, donde hasta hace poco se pensaba que se originó este género (Pimienta, 1990). Sin embargo, recientes estudios genéticos han dudado de ello y opinan que su origen se sitúa en el suroeste de Sudamérica, expandiéndose después por el altiplano andino, y de allí hacia el norte hasta Norteamérica (Majure *et al.*, 2012).

Uno de los factores que consideraban los antiguos pobladores de Centroamérica y el Sur de Norteamérica al elegir sus asentamientos era la presencia de chumberas en los alrededores (Bravo-Hollis, 2002), ya que sus frutos constituían una parte importante de su dieta (Fernández de Oviedo, 1535). De hecho, Fernández de Oviedo (1535) observó que los frutos del nopal eran esenciales para los pobladores del centro y norte de México durante la época pre- y post-colombina (Sahagún, 1985). Como ejemplo, algunos pueblos indígenas del Golfo de México migraban durante el verano hasta territorios de la meseta norte buscando frutos del nopal, y durante 2 meses vagaban por esta región de lugar a lugar consumiéndolos (Casas y Barbera, 2002).

Se han encontrado restos de chumberas de 12.000 años de edad en Guilá Naquitz, una cueva de Oaxaca (México), lo que evidenciaría su consumo ya por aquel entonces (Smith, 1986). Un estudio anterior, mediante el análisis de coprolitos humanos, ya había probado también que hace 9.000 años el ser humano se alimentaba con los frutos de esta planta (Callen, 1965). Restos encontrados en otra excavación, y datados en unos 7.000 años, también evidencian el uso de las chumberas por parte de los pobladores mexicanos (Flores-Valdez, 2003). Estudios arqueológicos sugieren que la domesticación de diversas plantas en Mesoamérica comenzó hace 9.600 años (Flannery, 1986), estimándose que la domesticación de la chumbera se llevó a cabo hace unos 8.000 años (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

De hecho, la capital del imperio azteca era Tenochtitlán (actualmente enterrada bajo Ciudad de México), cuyo nombre significa “lugar del nopal sobre la piedra”<sup>1</sup>, y en el estado de Oaxaca se encuentra Nochtitlán, que significa “lugar del nopal” (Casas y Barbera, 2002). La leyenda asevera que las tribus nómadas del centro, expulsadas de su pueblo, buscaron nuevos asentamientos, hasta que vieron un águila que se posó en un nopal. Este fue el lugar elegido para el asentamiento del pueblo azteca y así se inició el auge del imperio. Con el tiempo, este símbolo se convirtió en el escudo de la

---

<sup>1</sup> “Nochtli significa nopal.

bandera nacional, a la que posteriormente se le añadió una serpiente asida por una garra del águila endémica (*Aquila mexicana*), mientras que la otra garra se apoya en la chumbera.

La variedad de nopales disponibles era muy amplia, así como sus usos (Sáenz *et al.*, 2006). Se aprovechaban los frutos, tallos, raíces, espinas e incluso sus parásitos, para usos alimentarios (Velásquez, 1998) y curativos (Sáenz *et al.*, 2006), entre otros. En el Códice De la Cruz-Badiano de 1552, se describe cómo se utilizaban los nopales para resolver gran cantidad de problemas de salud, como por ejemplo curar las quemaduras (Anaya-Pérez, 2001). Por entonces también se empleaba la cochinilla del carmín (parásito de los nopales) para obtener colorante (Velásquez, 1998). Por todo ello, no es de extrañar que el uso se extendiera y por consiguiente, el estudio de nuevas aplicaciones, de nuevos métodos de trabajo, nuevos cultivos, la búsqueda de nuevos híbridos y nuevas especies. Incluso las grandes espinas de algunas especies eran usadas en cirugía, rituales religiosos, condenas a muerte y sacrificios humanos, haciendo pasar al reo por encima de las plantas hasta morir.

Tras el descubrimiento de América, en un primer contacto, los colonizadores recibieron, en símbolo de bienvenida y paz, productos fabricados con chumbera, como frutos y verdura de nopal (nopalitos), polvos curativos, incluso plantones ornamentales. Como anécdota, decir que los frutos de *Opuntia dillenii* tiñen de rojo la orina y las heces, por lo que los españoles creyeron que habían sido envenenados (Casas y Barbera, 2002), provocando posiblemente el primer conflicto entre nativos y exploradores. Una vez resuelto el malentendido y comprobadas las cualidades de esta planta, los colonizadores ayudaron a dispersarla en mayor medida por el Nuevo Mundo y por la cuenca del Mediterráneo.

El primer registro sobre estas especies se encuentra en unas crónicas de Fernández de Oviedo (1535), reproducidas por López-Piñero (1992). Los cronistas de Indias relatan que estas plantas y sus frutos fueron llevadas a España posiblemente en el primer (Russell y Felker, 1987) o segundo viaje de Colón a América (Kiesling, 1998). En ese momento, los primeros plantones habrían sido llevados a los Reyes Católicos como una demostración más de haber llegado a tierras extrañas (Velásquez, 1998; Barbera, 1999). Los viajes sucesivos tomaron como puertos de conexión las Islas Canarias y el sur de la Península Ibérica. Por ello, estos habrían sido los primeros puntos de introducción de estas nuevas especies (Salas y Cáceres, 2003; Arévalo *et al.*, 2014). En un principio no fueron introducidas por sus cualidades alimenticias ni curativas, sino que se trajo a Europa como plantas ornamentales (Casas y Barbera, 2002). Extrañas y deformes, adornaban jardines de nobles y fincas de ricos burgueses, aportando una nota de curiosidad. Más tarde y debido a su estructura espinosa, fueron

plantadas como cerca viva, extendiéndose el consumo de sus sabrosos frutos, que ayudaron con eficiencia a paliar el hambre de clases bajas en épocas de penuria y conflictos. Finalmente, en determinadas zonas fueron introducidas junto con la cochinilla (*Dactylopius coccus Costa*), con el fin de obtener el carmín o ácido carmínico, el mejor colorante natural conocido (E-120), utilizado para teñir de rojo en alimentación, cosmética, productos farmacéuticos y la industria. Este cultivo fue especialmente importante en Canarias (Russell y Felker, 1987). El carmín se convirtió desde el primer momento en un éxito en los mercados europeos, porque su capacidad colorante era 10 veces más potente que el kermes, el utilizado hasta entonces para tal cometido (Casas y Barbera, 2002).

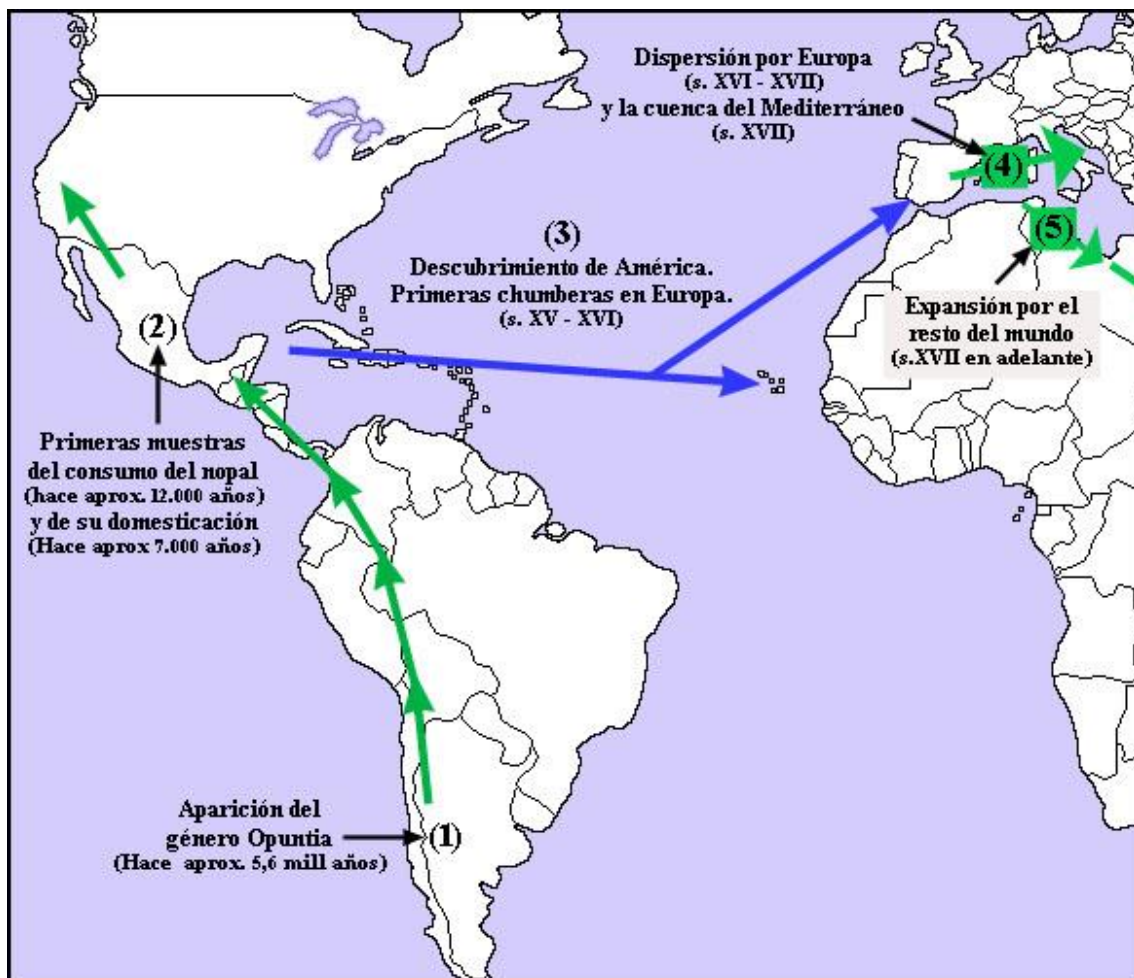


Figura 7. Orígenes del género *Opuntia*, distribución inicial y dispersión posterior. Elaboración propia en base a la bibliografía citada en el texto.

Posteriormente, el abandono de las tierras debido a la emigración a las grandes ciudades, junto con la resistencia de las chumberas a factores limitantes adversos ocasionó en algunos lugares expansiones poco afortunadas. Aunque los reportes sobre éstas posiblemente han sido exagerados, al no tener una base científica pormenorizada, no deja de tener su interés.





ideal. Las huras de conejos se llenaron de parásitos, que a su vez contagiaron al ganado, principalmente ovejas. Científicos y técnicos trabajaron al unísono, ya que la poda y el arranque no sirvieron para nada, por lo que esta chumbera siguió con su expansión. Finalmente se optó por una solución biológica, la introducción de un parasitoide, la palomilla del nopal, *Cactoblastis cactorum* (Figura 11), original de Sudamérica (Argentina, Uruguay, sur de Brasil) (Hoffmann *et al.*, 1998). Tuvo tanto éxito (Figura 10A y B), que se levantó un monumento en su honor (Cactoblastis Memorial Hall), tras limpiar más de 25 millones de hectáreas.



Figura 9. Invasión de chumberas en Australia. [A] Bosque de chumberas que han alcanzado una altura considerable. [B] Plantas de *O. stricta* invadiendo el suelo alrededor de un camino. / Fotografías de dominio público del archivo estatal de Queensland (Australia). 1930.

Tan impactante fue el trabajo que la polilla del nopal fue introducida en otras regiones: En Sudáfrica en 1933, en Hawái e islas Mauricio en 1950, y en las islas caribeñas en 1957. Pero esta última introducción fue a su vez un desastre, ya que la palomilla del nopal atacó intensamente a la chumbera brava en sus zonas naturales de distribución cercanas, observándose su dañina presencia en Puerto Rico (1963), Cuba (1980), Florida (1989) y México (2006), denunciándose en dichos lugares como especie invasora (Pemberton, 1995; Pemberton y Liu, 2007). Este caso es un ejemplo de cómo una especie útil en un momento dado, se puede transformar en un invasor por sus consecuencias transformadoras y competitivas.

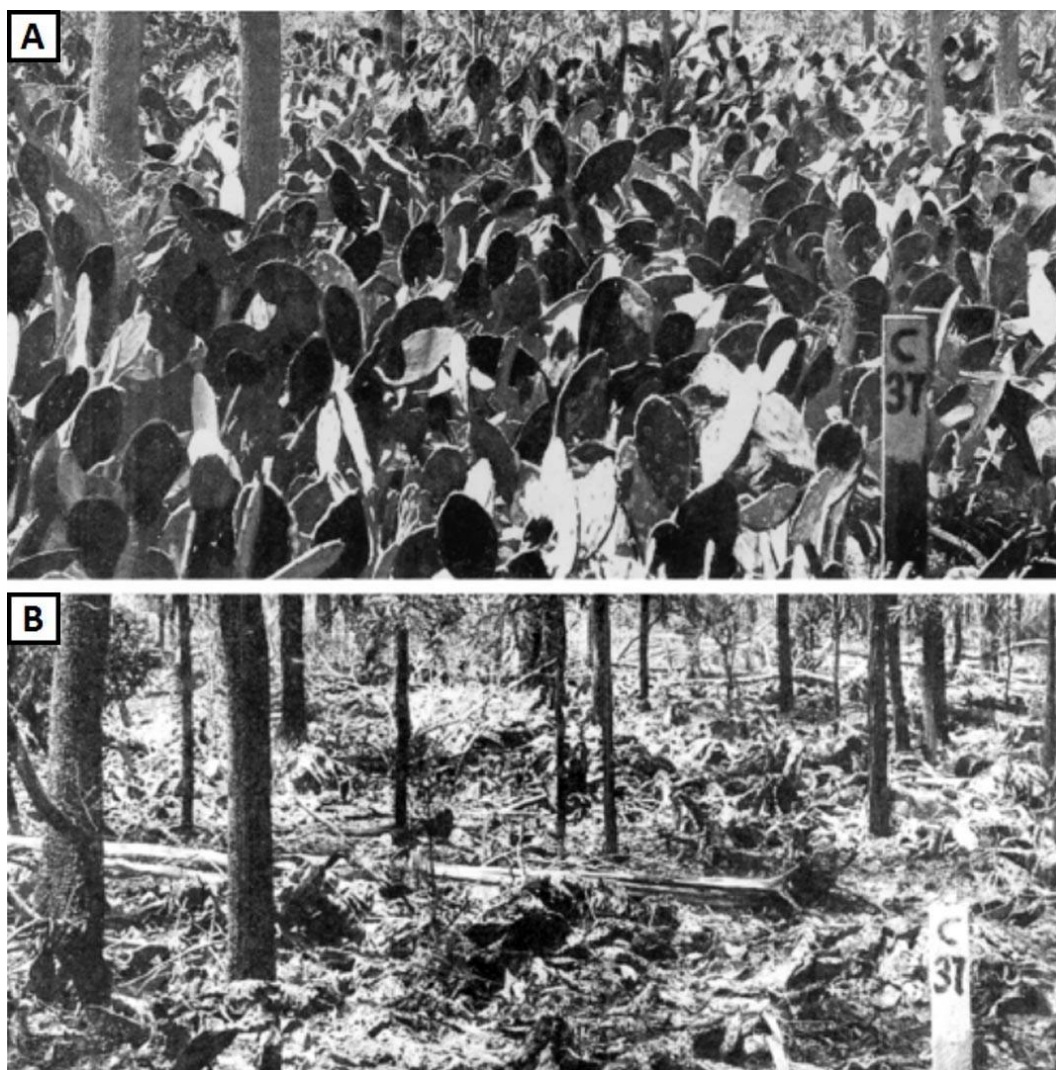


Figura 10. Fotografías tomadas en el mismo punto, con una diferencia de 2 años y 7 meses. Muestran la efectividad y velocidad de la palomilla del nopal a la hora de combatir la plaga de *O. stricta* en Queensland, Australia. [A] Marzo de 1927. La zona está completamente invadida por plantas de *O. stricta*. [B] Octubre de 1929. Todas las plantas de *O. stricta* han muerto afectadas por la palomilla del nopal, liberada en la zona en algún momento entre ambas fotografías. / Fotografías de dominio público del Departamento de Tierras de Queensland (Australia).

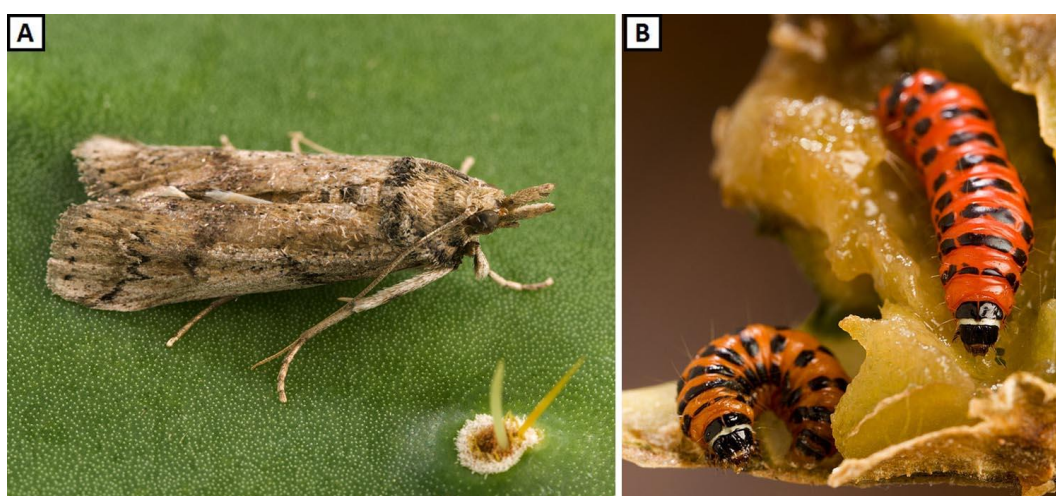


Figura 11. Palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*). [A] Hembra adulta. [B] Larvas. / Fotografías de dominio público del Servicio de Investigación Agrícola del Departamento de Agricultura de EEUU.

## Situación actual

Actualmente México es el mayor cultivador mundial de las especies del género, aunque los datos disponibles son en ocasiones contradictorios. Sin contar con las chumberas silvestres (que ocuparían varios millones de hectáreas), se piensa que en México hay entre 50.000 y 82.500 ha cultivadas (Sáenz *et al.*, 2006). Éstos son datos correspondientes a 1999, por lo que con toda probabilidad la superficie cultivada será mucho mayor en la actualidad.



Figura 12. Plantación de *Opuntia* en Sicilia, Italia.

Indudablemente el cultivo de la chumbera es cada día más popular en todo el mundo. En América, además de México, son productores Estados Unidos, Brasil, Cuba, Argentina, Perú, Chile y Ecuador (Sáenz *et al.*, 2006). En la cuenca del Mediterráneo Italia es la primera potencia, seguida de Marruecos, Túnez e Israel, con desarrollos crecientes en Turquía, Argelia, Malta y Portugal. En ésta zona la única especie del género que se cultiva (con diferentes propósitos) es *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., si bien también son utilizados los frutos y cladodios silvestres de *Opuntia dillenii* (Uzun, 1997).

El predominio del clima templado mediterráneo en gran parte de la Península Ibérica la convierte en una zona muy favorable para el desarrollo de las cactáceas. Por lo tanto es idónea para el crecimiento y el cultivo de las chumberas. A esto se le añade que las Islas Canarias, por su clima subtropical, es otro emplazamiento excepcional para el desarrollo de las Opuntias. No es sorprendente por tanto que España sea el país europeo con mayor cantidad de especies de cactus (Essl y Kobler, 2009).

Tanto en las Islas como en la Península, las chumberas son unas magníficas aliadas en la lucha contra la erosión. En Canarias se puede observar cómo en muchas vaguadas y taludes el suelo ha sido contenido gracias a las chumberas, mientras que en zonas donde se ha eliminado la planta, la erosión es patente. Por ello son frecuentemente plantadas, como se puede ver en el cerro donde se ha instalado la depuradora de Santa Cruz de Tenerife o los taludes frente a la playa de las Teresitas, en la proximidades de dicha ciudad (Blasco, obs. pers.). De igual modo se usa en la Península, en cunetas y zonas escarpadas.

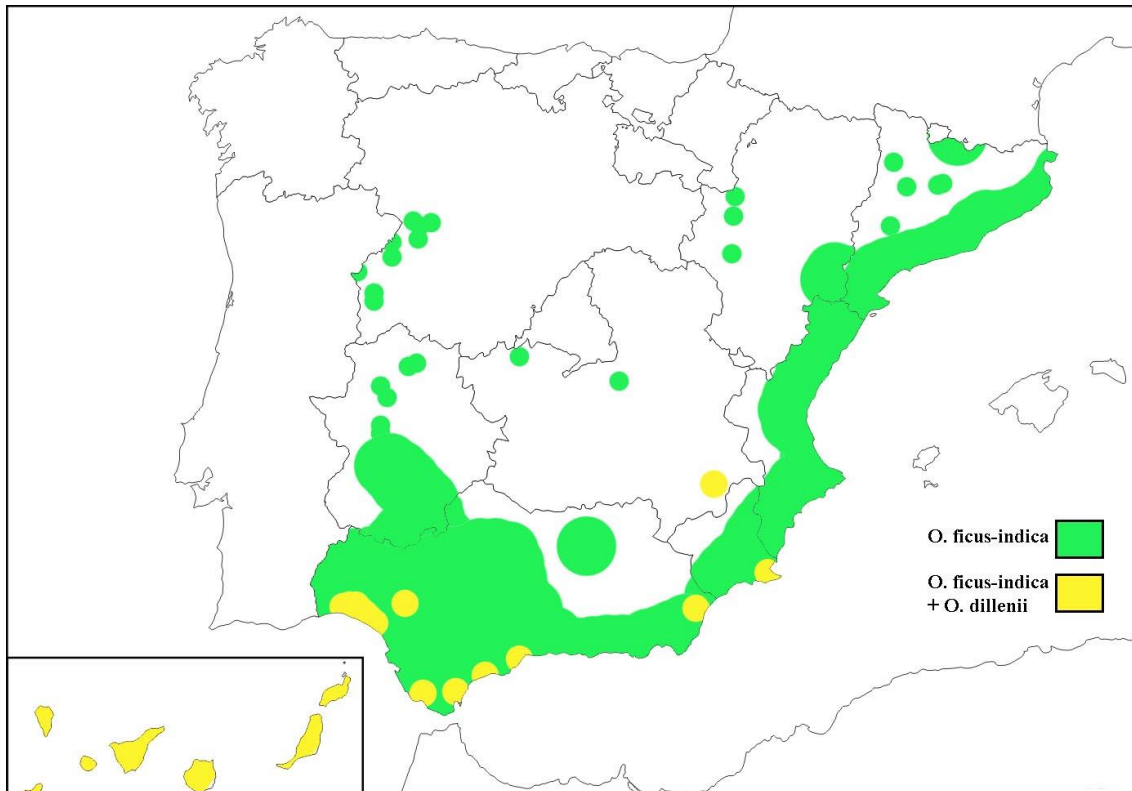


Figura 13. Distribución de la chumbera común y brava en septiembre de 2013 de acuerdo con los datos expuestos por el catálogo de especies exóticas invasoras (B.O.E., 2013) del Ministerio de Medio Ambiente y Agricultura.

La chumbera común es profusamente observable, especialmente en Andalucía y Canarias, pero también en Murcia, Extremadura, Comunidad Valenciana y Cataluña, así como en algunos lugares puntuales por el resto del territorio nacional (Figura 13). En los lugares en que aparece, *Opuntia ficus-indica* se utiliza asiduamente como cerca viva y para la obtención de frutos. En Canarias además se fabrican licores y mermeladas. Cabe destacar que la situación de la chumbera común en la Península Ibérica se encuentra en peligro, ya que muy recientemente ha comenzado a sufrir una plaga que está dañando y matando a gran velocidad las chumberas de la zona del sureste. Es un problema de envergadura debido a que además se está extendiendo hacia el oeste con gran velocidad. El responsable de esta plaga es la cochinilla silvestre del carmín

(*Dactylopius opuntiae*), mucho más peligrosa que la cochinilla del carmín que se cría para obtener dicho compuesto (*Dactylopius coccus*).

Por su parte, la chumbera brava, *Opuntia dillenii*, se desarrolla principalmente en zonas costeras del Archipiélago Canario y Andalucía (Figura 13). En Canarias ocupa grandes extensiones (Figura 14), mientras que en las costas de Andalucía Occidental, sobre todo en Huelva, ocupa intensamente el suelo, aunque con escasa repercusión general.



Figura 14. Plantas de *O. dillenii*, extendidas profusamente por un terreno de Punta de Teno, Tenerife.

Finalmente, es importante constatar que la FAO (“*Food and Agriculture Organization*”, o en castellano, “*Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura*”) lleva tiempo promocionando el cultivo de especies de este género en zonas áridas y pobres (Etiopía, Namibia, Zimbabue, Sri Lanka), debido a su capacidad adaptativa y resistencia a condiciones de fuerte estrés ambiental (Sáenz *et al.*, 2006). De esta manera se obtiene alimento y se aprovechan territorios sin ninguna productividad económica o biológica. Este plan está teniendo un éxito muy destacable, ya que tanto los tallos como los frutos son unos alimentos muy nutritivos que contienen numerosos compuestos beneficiosos para la salud, habiéndose aconsejado su consumo para prevenir o tratar algunas enfermedades como gastritis, hiperglucemia, arteriosclerosis e hipertrofia prostática benigna (Fрати *et al.*, 1990; Hegwood, 1990; Palevitch *et al.*, 1993; Jonas *et al.*, 1998). Desde el punto de vista ecológico, no debe olvidarse el beneficio de las chumberas en zonas semidesérticas para aportar vegetación y convertirse en sumidero de CO<sub>2</sub>, algo especialmente importante en la actualidad (Pimienta, 1997).

## El problema. ¿Especies perjudiciales o beneficiosas?

Como se profundizará en posteriores capítulos del presente trabajo, las chumberas han sido consideradas por muchos colectivos como formas invasoras y así se especifica con una mayor o menor importancia en las leyes españolas. Así, un Real Decreto (B.O.E., 2011) determina en un catálogo que tanto la chumbera común en su forma espinosa (denominada *Opuntia maxima* Miller) como la brava (*Opuntia dillenii*), son claramente invasoras, mientras que la chumbera común en su forma inerme (definida como *Opuntia ficus-indica*), es considerada con potencial invasor e incluida en un listado como de menor peligro para el medio ambiente.

Para una adecuada diferenciación, en el preámbulo de la ley, se exponen varias definiciones y en consonancia, se define especie invasora aquella forma exótica (es decir, introducida por mano del hombre) que se establece en un ecosistema natural, siendo un agente de cambio o amenaza para la diversidad biológica nativa. Y una forma con potencial invasor es aquella especie exótica que podría convertirse en invasora, por demostrarse ese carácter en otros países o regiones de condiciones ecológicas semejantes.

Un decreto posterior (B.O.E., 2013) mantiene las definiciones del anterior, pero altera el contenido del listado. Se mantienen como invasoras la chumbera común en su forma espinosa (*O. maxima*) y la chumbera brava (*O. dillenii*), mientras que esta misma en su sinonimia (*O. stricta*) es permitida en Canarias. Al eliminarse el anterior listado de especies potencialmente invasoras, desaparece como amenazante la chumbera común en su forma inerme (*O. ficus-indica*). Sin embargo, teniendo en cuenta que *O. máxima* y *O. ficus-indica* son consideradas por gran parte de los autores como sinónimos, queda en el aire la legalidad de su cultivo.

Sin embargo, la comunidad internacional no reconoce la nomenclatura que se usa en los decretos y las leyes anteriormente citadas, incluso en la bibliografía científica española. Así, Kiesling (1998) después de un estudio morfológico comparado y analizando toda la bibliografía llega a la conclusión de que la chumbera común adquirió una fuerte ploidía como consecuencia de sucesivas hibridaciones. Posiblemente, la forma primitiva es una domesticación procedente de *Opuntia streptacantha* u *O. megacantha*, incluso un híbrido de ambos. La evidencia demuestra (y así lo apoyan científicos del Viejo y Nuevo Mundo) que la chumbera común en su forma inerme debe denominarse *Opuntia ficus-indica* f. *ficus-indica* (L.) Mill. 1768, mientras que la forma espinosa debe ser denominada *Opuntia ficus-indica* f. *amyclaea* (Tenore) Schelle (Kiesling, 1998). Esa es la nomenclatura que utilizaremos en el

presente trabajo. Otros autores han considerado que la forma no espinosa de la chumbera común debe llamarse *Opuntia ficus-indica* f. *inermis* (Ben Salem *et al.*, 1996).

Para algunas sociedades y grupos científicos, los catálogos de especies invasoras anteriormente citados se quedan cortos. La justificación estriba en que cuando menos supone una competencia con las especies nativas, sea porque compiten por el suelo y el espacio, o porque los polinizadores sean más atraídos por las especies invasoras que por las nativas (Bartomeus *et al.*, 2008).

Sin embargo, el criterio de otros autores es más exigente a la hora de catalogar especies invasoras. Richardson propone otras definiciones de especie naturalizada e invasora (Richardson *et al.*, 2000). Afirma que debe considerarse como planta invasora aquella que previamente naturalizada, produce otras plantas con capacidad reproductiva en grandes cantidades y a grandes distancias. Por tanto su definición exige que tengan una gran capacidad de dispersión. Además considera la existencia de “invasores benignos”. Richardson cree que se debe de emplear una nomenclatura especial para las especies invasoras verdaderamente dañinas, las llamadas “especies transformadoras”, propuestas con anterioridad por Wells *et al.* (1986), definiéndolas como aquellas especies invasoras que “cambian el carácter, condición, forma o naturaleza de un ecosistema natural en un área considerable”. Por ello, dicha especie invasora tiene que demostrar su actividad transformadora, y no solamente citarse la posibilidad de que pueda competir con las formas nativas.

Finalmente, debe destacarse que las chumberas no son consideradas especies invasoras en Portugal, sino como introducida y naturalizada (D.d.R, 1999). No son amenaza reconocida, por lo que si se demuestra su beneficio para el hombre o la biocenosis, puede ser apta para su manejo. De la misma manera, en Italia esta consideración se contempla desde el punto de vista regional y así, en Sicilia, donde representa un recurso fundamental desde hace 400 años, es definida como naturalizada, mientras que en el continente es invasora parcial. Para el norte de África, las chumberas simplemente son consideradas naturalizadas.

Todo lo expuesto debe ser tenido en cuenta a la hora de considerar las chumberas tratadas en el presente trabajo como formas invasoras o por el contrario, simplemente naturalizadas. El fenómeno es importante, ya que las leyes españolas no permiten el uso ni el consumo de especies definidas como invasoras, lo que es un problema grave para algunas comarcas en donde la chumbera común ha sido cultivada bien como frutal (Almería, Murcia, Tenerife, Lanzarote), bien como cerca viva, de la que igualmente se aprovechan los frutos, dando trabajo a muchas familias en zonas rurales (Andalucía, Murcia, Levante, Extremadura, Baleares y Canarias). De ahí que en



este trabajo se haya dedicado un espacio a la reflexión sobre la posible consideración como invasoras de las chumberas tratadas.

## Justificación del estudio

Al llevar a cabo la recopilación bibliográfica que antecede a todo trabajo científico, hemos observado que a pesar de ser formas biológicas conocidas desde hace más de 9.000 años (una de las plantas conocidas y utilizadas por el hombre desde periodos más antiguos), sorprendentemente se tienen escasos datos sobre ellas, en su mayoría divulgativos y repetitivos. Incluso en el Viejo Mundo, donde estas especies fueron introducidas hace ya cinco siglos, se mencionan como si se tratara de recién llegadas, a veces con asombro.

En resumidas cuentas, en el presente estudio se ha intentado plasmar algunos aspectos desconocidos o escasamente investigados, en cuanto a la morfología funcional y estructuras de las chumberas brava y común, así como otros apartados relacionados con su importancia a nivel ecológico y socioeconómico. Se ha tratado de recopilar y completar los conocimientos existentes sobre esta planta, aunque somos conscientes de que otros muchos apartados podrían haberse tratado. Estos vacíos en el conocimiento nos abren interesantes líneas de investigación para el futuro.

Creemos que hay que hacer un esfuerzo para tratar dichas especies en su justo término. Aunque pueda admitirse la posibilidad de que sean especies de carácter invasor, deben contemplarse igualmente las ventajas actuales y potenciales de su uso. Además, un adecuado control podría suponer la nulidad de esa amenaza y el aprovechamiento de sus ventajas. Todo ello debe ser dilucidado a través del conocimiento y comprensión de estas plantas, premisa sobre la cual se ha fundamentado la línea de actuación del presente estudio.

Este trabajo ha prestado especial atención a la taxonomía de las formas implicadas. Dada la antigüedad de las citas de estas especies, con sucesivos cruces e hibridaciones, existe una gran confusión terminológica que llega a ser no solo inadecuada sino también inaceptable. El problema va más allá de la cuestión taxonómica, afectando a fenómenos sociales y jurídicos.

Por ejemplo, volviendo al tema tratado en el anterior punto, en el “Real Decreto 1628/2011, de 14 de noviembre, por el que se regula el listado y catálogo español de especies exóticas invasoras” (B.O.E., 2011), que trata de resolver el problema de las especies invasoras, la chumbera común es citada en dos apartados diferentes. En una primera lista, *Opuntia maxima* (sinonimia de *O. ficus-indica*) se considera invasora,

debiéndose tratar como tal según se expone en la ley (erradicación, prohibición de su cultivo, prohibición del uso de los frutos, pencas, raíces y sus partes). Pero en un segundo apartado, *Opuntia ficus-indica* aparece en un listado que resalta el posible potencial invasor, permitiéndose su uso y cultivo, siempre bajo la responsabilidad del usuario. En esta misma ley también se trata como dos especies invasoras a *Opuntia stricta* y *Opuntia dillenii*, cuando existe diversidad de opiniones sobre si es así o se trata de la misma especie (Böhm, 2008).

No conforme con esta confusión, posteriormente en el “Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras” (B.O.E., 2013) que deroga el anterior, elimina el listado de especies con potencial invasor (en el que se incluía *O. ficus-indica*) y se centra exclusivamente en las invasoras (donde se incluye *O. maxima*). A pesar de dicha ley, varias Comunidades Autónomas siguen permitiendo su explotación, ya que facilita la inserción de empleo rural y produce valor añadido. Esta decisión en principio incumpliría la norma ya que dado que *O. ficus-indica* y *O. maxima* son sinonimias, ninguna forma de chumbera común podría ser utilizada. Sin embargo, la no introducción de *O. ficus-indica* en el listado también puede significar que se puede usar sin ninguna responsabilidad, dependiendo de si la administración finalmente la considera como la misma especie que *O. maxima*. En el caso de *O. dillenii*, se sigue manteniendo la dualidad, es decir, se resalta como invasora tanto ella como *O. stricta*. Como se puede comprobar, todo esto supone una situación sumamente caótica.

Es por esta razón por la que otro de los objetivos del presente estudio ha sido analizar si *O. ficus-indica*, una planta de importancia en la flora ibérica e insular, puede considerarse como una especie con dos formas, o si por el contrario son dos especies diferentes. Dado que hablamos de especies intensamente cultivadas, manejadas y de importancia para el medio ambiente, creemos que nuestro esfuerzo por dilucidar estos problemas está sobradamente justificado.

## **La investigación**

En el presente estudio se ha plasmado todo el trabajo realizado durante más de cuatro años. Ha sido una tarea tanto de laboratorio como de campo, “in-situ” en el emplazamiento de las poblaciones estudiadas.

Buena parte del trabajo, sobre todo en el comienzo, ha consistido en la búsqueda y estudio exhaustivo de la bibliografía existente hasta la fecha respecto a esta planta. Los conocimientos adquiridos durante este proceso han sido claves para

contrastar la información disponible con el comportamiento observado por nosotros. Además nos ha permitido detectar los aspectos menos (o nada) explorados respecto a esta planta.

Probablemente el aspecto al cual se haya dedicado más esfuerzos en el presente estudio sea al trabajo de laboratorio. Mediante diversas técnicas, se han realizado multitud de análisis histológicos y morfológicos a las diversas estructuras que componen este organismo. A partir de lo obtenido a través de este trabajo, se han podido comparar las dos formas más corrientes de la chumbera común en la región (segundo capítulo) y se han analizado aspectos desconocidos de la chumbera brava (tercer capítulo).

Además, se han estado llevando a cabo una serie de mediciones “in-situ” de forma ininterrumpida durante todo el tiempo de realización de la tesis doctoral. En ellas se ha medido el crecimiento vegetativo y la fructificación en función del tiempo. A partir de estas mediciones, ya familiarizados con las características de ésta especie, se ha ido más allá de los conocimientos básicos sobre la planta. Se han analizado la productividad, los posibles aprovechamientos y la viabilidad de explotarla económicamente (cuarto capítulo). Finalmente, las mediciones también nos han aportado datos sobre la capacidad de dispersión de las distintas formas estudiadas, por lo que de acuerdo con las definiciones de mayor relevancia de “especie exótica invasora”, hemos comprobado si realmente tienen carácter invasor o no (quinto capítulo).

Con todo ello, esperamos aportar nuevos datos que permitan alcanzar un mayor conocimiento de unas especies tan familiares y a la vez tan desconocidas.



## Bibliografía

**Álvarez López E. (1946).** "*Las plantas de América en la botánica europea del Siglo XVI*". Revista de las Indias, **5**. 218-88.

**Anaya-Pérez M.A. (2001).** "*History of the use of Opuntia as forage in Mexico*" (5-12). En: "*Cactus (Opuntia spp.) as forage*", FAO Plant Production and Protection Paper 169. Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. (Eds.). FAO.

**Arévalo J.R., Fernandez-Lugo S., Mellado M. y de la Concepcion T. (2014).** "*Experimental management control of Opuntia dillenii Haw. and Agave americana L. in Teno Rural Park, Canary Islands*". Plant Species Biology, **30** (2). 137-46.

**B.O.E. (2011).** "*Real Decreto 1628/2011, de 14 de noviembre, por el que se regula el listado y catálogo español de especies exóticas invasoras*". Boletín Oficial del Estado del Lunes 12 de diciembre de 2011. España.

**B.O.E. (2013).** "*Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras*". Boletín Oficial del Estado del Sábado 3 de agosto de 2013. España.

**Bañuelos G.S. y Lin Z.Q. (2010).** "*Cultivation of the Indian fig Opuntia in selenium-rich drainage sediments under field conditions*". Soil Use and Management, **26** (2). 167-75.

**Barbera G., Carimi F. y Inglese P. (1992).** "*Past and present role of the Indian-fig prickly-pear (Opuntia ficus-indica (L.) Miller, Cactaceae) in the agriculture of Sicily*". Economic Botany, **46** (1). 10-20.

**Barbera G. (1999).** "*Historia e importancia económica y agroecológica*" (1-12). En: "*Agroecología, cultivo y usos del nopal*", Estudio FAO: Producción y protección vegetal 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Bartomeus I., Vila M. y Santamaria L. (2008).** "*Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks*". Oecologia, **155** (4). 761-70.

**Ben Salem H., Nefzaoui A., Abdouli H. y Orskov E.R. (1996).** "*Effect of increasing level of spineless cactus (Opuntia ficus-indica var. inermis) on intake and digestion by sheep given straw-based diets*". Animal Sciences, **62**. 293-99.

**Berthet P. (1990).** "*Opuntia Mill.*" (62-70). En: "*Flora Ibérica*", 2. Castroviejo S. et al. (Eds.). Real Jardín Botánico, CSIC.

**Böhm H. (2008).** "*Opuntia dillenii - An interesting and promising Cactaceae taxon*". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **10**. 148-70.

**Boke N.H. (1944).** "*Histogenesis of the leaf and areole in Opuntia cylindrica*". American Journal of Botany, **31** (6). 299-316.

**Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H.R. (1991).** "*Las cactáceas de México*", 3. Britton N.L. y Rose J.N. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México.

**Bravo-Hollis H. (2002).** "*Pencas de Antaño*" (8-15). En: "*El Nopal*", Artes de México 59. Editorial Artes de México.

**Callen E.O. (1965).** "*Food habits of some pre-columbian mexican indians*". Economic Botany, **19** (4). 335-43.

**Casas A. y Barbera G. (2002).** "*Mesoamerican domestication and diffusion*" (143-62). En: "*Cacti biology and uses*". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Cerezal P. y Duarte G. (2000).** "*Elaboración de productos de tuna (Opuntia ficus-indica L. Mill) utilizando la tecnología de factores combinados*". XI Seminario Latinoamericano y del Caribe y XIII Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología de los Alimentos. Santiago de Chile.

**Cernusak L.A., Aranda J., Marshall J.D. y Winter K. (2007a).** "*Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species*". New Phytologist, **173** (2). 294-305.

**Cernusak L.A., Winter K., Aranda J., Turner B.L. y Marshall J.D. (2007b).** "*Transpiration efficiency of a tropical pioneer tree (Ficus insipida) in relation to soil fertility*". Journal of Experimental Botany, **58** (13). 3549-66.

**Coppoler S. (1827).** "*Saggio sul ficodindia, sua coltivazione e modo di ottenere i frutti tardivi*". Giornale di Scienze Lettere e Arti per la Sicilia, **57**. 3-50.

**Cheek M.D. y Crouch N.R. (2015).** "*Assessment of the invasive status of newly recorded cactus species in the central Tugela River basin*". Bothalia, **45** (1).

**D.d.R (1999).** "*Decreto-Lei n.º 565/99 de 21 de Dezembro. Regula e introdução da natureza de espécies não indigenas em Portugal*". Diário da República. Portugal.

**Delgado-Sanchez P., Ortega-Amaro M.A., Jimenez-Bremont J.F. y Flores J. (2011).** "*Are fungi important for breaking seed dormancy in desert species? Experimental evidence in Opuntia streptacantha (Cactaceae)*". Plant Biology, **13** (1). 154-59.

**Essl F. y Kobler J. (2009).** "*Spiny invaders – Patterns and determinants of cacti invasion in Europe*". Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, **204** (7). 485-94.

**Fernández de Oviedo G. (1535).** "*Historia general y natural de las Indias, islas y tierra-firme del mar océano*", X. Real Academia de la Historia. Madrid.

**Flannery K.V. (1986).** "*Guilá Naquitz: archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*", Flannery K.V. (Ed.). Orlando Academic Press.

**Flores-Valdez C.A., de Luna-Esquivel J.M. y Ramírez-Moreno P.R. (1995).** "Mercado mundial de la tuna", Apoyos y servicios a la comercialización agropecuaria. Chapingo, México.

**Flores-Valdez C.A. (2003).** "Importancia del nopal" (1-18). En: "Nopalitos y tunas: producción, comercialización, poscosecha e industrialización". Flores-Valdez C.A. (Ed.). Universidad Autónoma Chapingo.

**Fox D.I., Pichler T., Yeh D.H. y Alcantar N.A. (2012).** "Removing heavy metals in water: the interaction of cactus mucilage and arsenate (As (V))". Environmental Science & Technology, **46** (8). 4553-59.

**Frati A.C., Jimenez E. y Ariza C.R. (1990).** "Hypoglycemic effect of *Opuntia-ficus-indica* in non-insulin-dependent diabetes-mellitus patients". Phytotherapy Research, **4** (5). 195-97.

**Freeman D.B. (1992).** "Prickly pear menace in eastern Australia 1880-1940". Geographical Review, **82** (4). 413-29.

**Gindl-Altmutter W. y Keckes J. (2012).** "The structure and mechanical properties of spines from the cactus *Opuntia ficus-indica*". Bioresources, **7** (1). 1232-37.

**Grant B.R. y Grant P.R. (1981).** "Exploitation of *Opuntia cactus* by birds on The Galapagos". Oecologia, **49** (2). 179-87.

**Hegwood D.A. (1990).** "Human health discoveries with *Opuntia Sp* (prickly pear)". Hortscience, **25** (12). 1515-16.

**Hoffmann J.H., Moran V.C. y Zeller D.A. (1998).** "Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a biological control agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa". Biological Control, **12** (1). 20-24.

**Holtum J.A.M., Winter K., Weeks M.A. y Sexton T.R. (2007).** "Crassulacean acid metabolism in the ZZ plant, *Zamioculcas zamiifolia* (Araceae)". American Journal of Botany, **94** (10). 1670-76.

**Jonas A., Rosenblat G., Krapf D., Bitterman W. y Neeman I. (1998).** "Cactus flower extracts may prove beneficial in benign prostatic hyperplasia due to inhibition of 5 alpha reductase activity, aromatase activity and lipid peroxidation". Urological Research, **26** (4). 265-70.

**Kiesling R. (1998).** "Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **3**. 50-59.

**López-Piñero J.M. (1992).** "Medicinas, drogas y alimentos vegetales del nuevo mundo: textos e imágenes españolas que los introdujeron en Europa". Ministerio de Sanidad y Consumo.

**Lloret-Salamanca A. (2010).** "Estimación de las pautas de crecimiento y productividad de *Opuntia ficus-indica* bajo las condiciones climáticas de Extremadura". Trabajo de Fin del Máster Universitario de Iniciación a las Ciencias, Universidad de Extremadura.

**Majure L.C. y Ervin G.N. (2007).** "Microstructural morphology of *Opuntia* (Cactaceae) species based on scanning electron microscopy". International Cactoblastis cactorum Conference. Phoenix, EE.UU.

**Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Judd W.S., Soltis P.S. y Soltis D.E. (2012).** "Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution". American Journal of Botany, **99** (5). 847-64.

**Malainine M.E., Dufresne A., Dupeyre D., Mahrouz M., Vuong R. y Vignon M.R. (2003).** "Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterisation". Carbohydrate Polymers, **51** (1). 77-83.

**Mauseth J.D. (2006).** "Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae". Annals of Botany, **98** (5). 901-26.

**Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. (2001).** "Cactus (*Opuntia* spp.) as forage", FAO Plant Production and Protection Papers 169. FAO. Roma, Italia.

**Nassar O. y Lev-Yadun S. (2009).** "How prickly is a prickly pear?". Israel Journal of Plant Sciences, **57** (1-2). 117-24.

**Nerd A. y Mizrahi Y. (1995).** "Reproductive biology" (49-58). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Padrón B., Nogales M., Traveset A., Vilà M., Martínez-Abraín A., Padilla D.P. y Marrero P. (2011).** "Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands". Biological Invasions, **13** (4). 831-44.

**Palevitch D., Earon G. y Hevir I. (1993).** "Treatment of benign prostate hipertrophy with *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller". Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants, **2** (1). 45-49.

**Pemberton R.W. (1995).** "Cactoblastis cactorum (Lepidoptera: Pyralidae) in the United States: An immigrant biological control agent or an introduction of the nursery industry?". American Entomologist, **41**. 230-32.

**Pemberton R.W. y Liu H. (2007).** "Control and persistence of native *Opuntia* on Nevis and St. Kitts 50 years after the introduction of *Cactoblastis cactorum*". Biological Control, **41** (2). 272-82.

**Peña-Valdivia C.B., Luna-Cavazos M., Carranza-Sabas J.A., Reyes-Agüero J.A. y Flores A. (2008).** "Morphological characterization of *Opuntia* spp.: A multivariate analysis". Journal of the Professional Association For Cactus Development, **10**. 1-21.

**Pimienta E. (1990).** "El nopal tunero", 5. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México.



**Pimienta E. (1997).** "El nopal en México y en el mundo". En: "Cactáceas, suculentas mexicanas". CVS Publicaciones.

**Rebman J.P. y Pinkava D.J. (2001).** "Opuntia cacti of North America - An overview". Florida Entomologist, **84** (4). 474-83.

**Reyes-Agüero J.A., Aguirre J.R. y Valiente-Banuet A. (2006).** "Reproductive biology of Opuntia: A review". Journal of Arid Environments, **64** (4). 549-85.

**Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C.J. (2000).** "Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions". Diversity and Distributions, **6**. 93-103.

**Robinson H. (1974).** "Scanning electron microscope studies of the spines and glochids of the Opuntioideae (Cactaceae)". American Journal of Botany, **61** (3). 278-83.

**Russell C.E. y Felker P. (1987).** "The prickly-pears (Opuntia spp., Cactaceae): A source of human and animal food in semiarid regions". Economic Botany, **41** (3). 433-45.

**Sáenz C., Berger H., Corrales-García J., Galletti L., García de Cortázar V., Higuera I., Mondragón C., Rodríguez-Félix A., Sepúlveda E. y Varnero M.T. (2006).** "Utilización agroindustrial del nopal", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO. Roma, Italia.

**Sahagún B. (1985).** "Historia general de las cosas de Nueva España". Ciudad de México.

**Salas M. y Cáceres M.T. (2003).** "Notas históricas y estudio de algunas plantas mesoamericanas en Canarias: Piteras, tuneras y estramonios". Vegueta, **7**. 255 - 63.

**Sánchez V.G., Ortega D.M.L., Granados S.D. y Cruz H.J.P. (1991).** "Fenología y crecimiento de Opuntia joconostle cv". Agrociencia (serie recursos naturales renovables), **1**. 77-91.

**Savio Y. (1989).** "Prickly pear cactus". University of California Publications. Davis, EE.UU.

**Scheinvar L. (1995).** "Taxonomy of utilized opuntias" (1-12). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Simpson M.G. (2006).** "Plant systematics". Elsevier Academic Press.

**Smith C.E. (1986).** "Pre-ceramic plant remains from Guilá Naquitz" (165-275). En: "Guilá Naquitz: archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico". Flannery K.V. (Ed.). Orlando: Academic Press.

**Sudzuki F., Muñoz C. y Berger H. (1993).** "El cultivo de la tuna (cactus pear)". Departamento de Producción Agrícola, Universidad de Chile.

**Sudzuki F. (1999).** "Anatomía y morfología" (29-36). En: "Agroecología, cultivo y usos del nopal", Estudio FAO: Producción y protección vegetal 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Taiz L. y Zeiger E. (1991).** "Plant physiology". Benjamin/Communings Publishing Company.

**Uzun I. (1997).** "Fruit and cladode isozymes in cactus pear" (53-56). En: "Third International Congress On Cactus Pear and Cochenille", Acta Horticulturae 438. International Society Horticultural Science.

**Velásquez E. (1998).** "El nopal y su historia". Clio Editorial. México.

**Villegas y de Gante M. (1997).** "Los nopales (*Opuntia spp.*) recursos y símbolos tradicionales en México". VII Congreso Nacional y V Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Monterrey, México. Universidad Autónoma de Nuevo León.

**Wells M.J., Poynton R.J., Balsinhas A.A., Musil C.F., Joffe H., van Hoepen E. y Abbott S.K. (1986).** "The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa" (21-35). En: "The ecology and management of biological invasions in southern Africa.". Macdonald I.A.W. et al. (Eds.). Oxford University Press.

**Winter K. y Smith J.A.C. (1996).** "An introduction to crassulacean acid metabolism" (1-13). En: "Crassulacean Acid Metabolism". Winter K. y Smith J.A.C. (Eds.). Springer.

**Winter K., Aranda J. y Holtum J.A.M. (2005).** "Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism". Functional Plant Biology, **32** (5). 381-88.

**Winter K., Garcia M. y Holtum J.A.M. (2008).** "On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoe*, and *Opuntia*". Journal of Experimental Botany, **59** (7). 1829-40..

## Capítulo 2:

---

Estudio comparativo de las formas  
inerme y espinosa de la chumbera común  
(*Opuntia ficus-indica*)



## Introducción

Existe un creciente interés en las plantas pertenecientes al género *Opuntia*, debido a las excepcionales características que poseen. Una de dichas características es su buen grado de adaptación a unas condiciones medioambientales extremas cada vez más frecuentes. Otra es su enorme productividad (Nobel *et al.*, 1992), con sus repercusiones socioeconómicas para zonas áridas y semiáridas.

Al mismo tiempo, su consumo, bien sea de sus frutos, tallos o de alimentos elaborados, proporciona numerosos beneficios. Esto se debe a sus excelentes cualidades nutritivas y medicinales. Se ha probado que esta planta contiene elevados niveles de antioxidantes, por lo que consumida de un modo controlado tiene efectos de gran interés para la salud humana. También se han descrito propiedades medicinales relacionadas con la reducción del nivel de colesterol en sangre (Patel, 2013), el aumento de insulina y disminución de glucosa en sangre (Deldicque *et al.*, 2013; Patel, 2013) y hasta un efecto anti tumoral y anti proliferativo (Bañuelos *et al.*, 2012; Patel, 2013; Serra *et al.*, 2013). En el ámbito alimentario, se ha comprobado que la harina de cladodio mejora las cualidades del pan (Morales *et al.*, 2009), que el extracto de chumbera es ideal para añadir a bebidas energéticas (Deldicque *et al.*, 2013), que el zumo de higo chumbo tiene una gran actividad antioxidante y anticlastogénica (Madrigal-Santillan *et al.*, 2013), y que es una fuente de calcio, por lo que puede suplir los lácteos en dietas humanas de zonas pobres o de individuos intolerantes a la lactosa (Contreras-Padilla *et al.*, 2011). Y finalmente es utilizado asiduamente como forraje para la alimentación del ganado (Felker *et al.*, 2006).

Adicionalmente, esta planta puede emplearse para infinidad de usos que no son alimentarios (Inglese *et al.*, 1995; Felker y Inglese, 2003), tales como la protección ambiental (Felker y Inglese, 2003), la producción de materiales (Felker y Inglese, 2003; Adela Lira-Vargas *et al.*, 2014) y de energía (Owen y Griffiths, 2014; Ramos-Suarez *et al.*, 2014), como tratamiento de aguas para eliminar arsénico (Fox *et al.*, 2012), cromo (Fernandez-Lopez *et al.*, 2014), desechos de la industria textil (Pelaez-Cid *et al.*, 2013; Bouatay y Mhenni, 2014) o disminuir la turbidez del agua en depuradoras (Felker y Inglese, 2003; Villabona Ortiz *et al.*, 2013).

Es por ello que ha adquirido una enorme importancia la obtención de suficiente información para entender y conocer a fondo este género, y más concretamente, su especie más extendida en la Península Ibérica: *O. ficus-indica* (L.) Mill. 1768.

Además, como se ha comentado en el primer capítulo del presente trabajo de investigación, la taxonomía del género *Opuntia* es un tanto confusa. No se han seguido los mismos criterios, resultando con ello que lo que en principio debiera ser una única

especie se haya dividido en varias, y a la inversa, se hayan agrupado individuos de características muy distintas en una misma especie. Esta confusión probablemente se deba a la enorme plasticidad morfológica del género (Majure y Ervin, 2007).

Dicha confusión se traslada a la Península Ibérica con *O. ficus-indica*. Para algunos autores (Kiesling, 1998; Ben Salem-Fnayou *et al.*, 2014), pese a la existencia de algunas diferencias morfológicas tales como el tamaño y cantidad de espinas, o la microestructura de la superficie de los tallos, esta especie estaría constituida por dos formas: *O. ficus-indica* forma *ficus-indica* (inermis) y *O. ficus-indica* forma *amyclaea* (espinosa). Estas mismas diferencias llevan a otros autores a considerar la forma inermis como una especie (*O. ficus-indica*) y la forma espinosa como otra, denominada *O. amyclaea* (Bravo-Hollis, 1978; Scheinvar, 1995; Erre *et al.*, 2009) u *O. maxima* (Bravo-Hollis, 1978). Otra muestra de la confusión existente es que estas dos formas de *O. ficus-indica* se reconocen en “Flora Ibérica” (Berthet, 1990) con el nombre de *Opuntia maxima* Mill., nombre que entre la mayoría de los expertos internacionales se reconoce únicamente como sinónimo y no como holotipo.

## Ecología y anatomía

En el capítulo introductorio del presente estudio se han comentado algunas de las características conocidas del género *Opuntia*. En este capítulo se va a tratar más específicamente de analizar comparativamente aspectos poco explorados de la anatomía y el desarrollo del tallo y la raíz de *O. ficus-indica* en sus formas inermis y espinosa.

*O. ficus-indica* es una de las especies de chumberas más exitosas, y se encuentra dispersa por buena parte del globo terráqueo y como ya hemos visto, por buena parte de nuestro territorio nacional. Esta planta soporta condiciones ambientales muy exigentes. Tolera suelos pobres, está adaptada a precipitaciones escasas (400-600 mm/año) (Sáenz *et al.*, 2006), y puede adaptarse a un rango muy amplio de temperaturas, cuyo límite se sitúa entre los -10 y los 70°C (Nobel, 2002).

Los individuos son arborescentes y miden entre 2 y 4 metros (Figura 15A y B). Sus tallos, cladodios o pencas, son ovalados y tienen un crecimiento determinado y simpódico. Dentro de un mismo individuo, la longitud final de los cladodios es muy variable, pudiendo superar ampliamente el medio metro los tallos más largos.

Los cladodios son de color verde, pero de su tonalidad es relativamente variable, ya que se ve afectada por las características ambientales, tales como la irradiación o la disponibilidad de agua y nutrientes (Peña-Valdivia *et al.*, 2008).

Varias características morfológicas, tales como la longitud del cladodio, su anchura, la densidad de areolas o el espesor de la capa cérea cuticular superficial (Ben Salem-Fnayou *et al.*, 2014), varían en función de si el individuo es inerme o espinoso (Peña-Valdivia *et al.*, 2008).

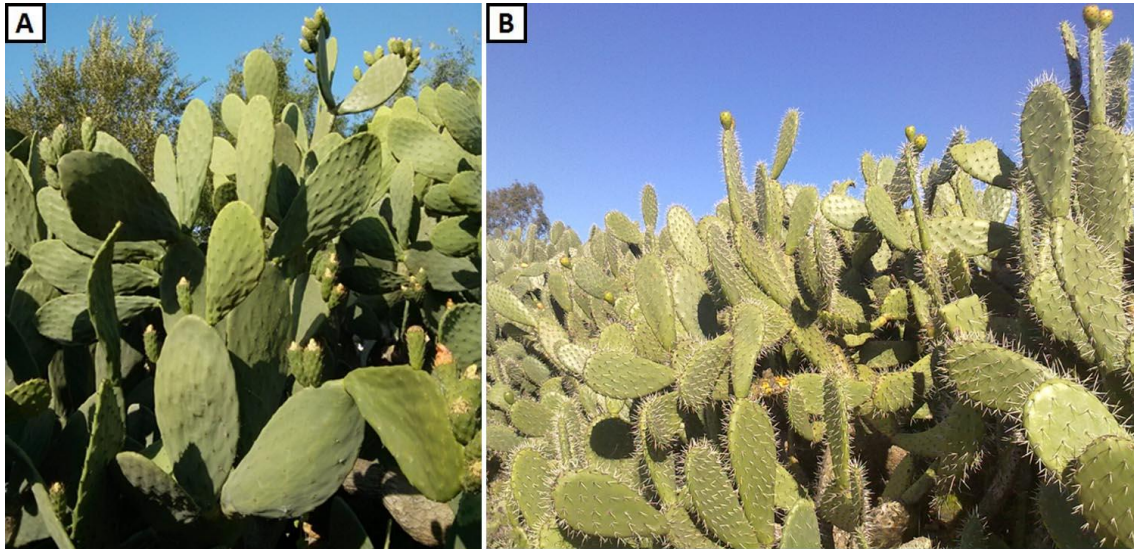


Figura 15. Plantas de *O. ficus-indica* en sus formas inerme (A) y espinosa (B).

De media, en *O. ficus-indica* hay 121 areolas por cladodio (Nassar y Lev-Yadun, 2009), cada una de ellas albergando, además de espinas y gloquidios, un manto de tricomas, semejante al del resto de especies de *Opuntia* (Majure y Ervin, 2007).

Las hojas se pueden observar en las areolas de las formas juveniles de cladodios y brotes florales. Inicialmente presentan un aspecto suculento y terso, y como en el resto de las *Opuntias*, con el tiempo se desecan y desaparecen dejando al descubierto la areola.

Las espinas varían en función de la forma de *O. ficus-indica*. En la forma inerme, los cladodios no tienen espinas en todas las areolas, ya que las pueden perder con el tiempo. Las espinas que se conservan (como mucho una por areola), son espinas de pequeño tamaño. Sin embargo en la forma espinosa las espinas no acostumbran desprenderse, se dan en mayor cantidad (de 4 a 6 por areola), y son de mayor tamaño. En un estudio realizado en la forma espinosa, se calculó una media de 320 espinas por penca (Nassar y Lev-Yadun, 2009).

La mayor parte de los brotes florales (un 74%) crecen en cladodios terminales de un año de edad. Las pencas de dos o más años también producen brotes florales, aunque de una manera menos fructífera (Nerd *et al.*, 1993; Inglese *et al.*, 1994). Entre un 80 y un 90% de los tallos de un año de edad producen brotes florales (Inglese *et al.*, 1994).

Estudios realizados en Cerdeña (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), emplazamiento con unas características climáticas mediterráneas cercanas a las del sur y este de la Península Ibérica, constatan que la plantas de *O. ficus-indica* producen los brotes florales de abril a mayo, florecen de mayo a junio, y maduran sus frutos de julio a agosto. Aunque hay que tomar con precaución estos datos, ya que las condiciones ambientales de cada año pueden variar, y adelantar o retrasar las fechas de cada proceso. En el sur de España y en Canarias, fructifican hasta finales de septiembre y diciembre, respectivamente (Blasco, obs. pers.).

El tejido más externo del brote floral se denomina pericarpelo (Rebman y Pinkava, 2001) y es semejante al cladodio (Pimienta y Engleman, 1985). De este modo, mientras mantienen su superficie de color verde antes de que el fruto madure, los brotes florales tienen una actividad estomática y fotosintética, contribuyendo hasta en un 10% al crecimiento del fruto (Inglese *et al.*, 1994).

Las flores de *O. ficus-indica*, tanto en su forma inerme como espinosa, son amarillas. Se abren después de mediodía, se cierran al ocaso, y vuelven a abrirse al día siguiente (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Después de ser polinizadas, la base floral crece en grosor y adquiere un color amarillo anaranjado (y posteriormente rojizo) según madura. Sin embargo, el crecimiento no es siempre igual, tiene un desarrollo dependiente de las condiciones ambientales. En el altiplano del desierto de Atacama, a una altura de 3.260 metros sobre el nivel del mar, se han realizado mediciones de frutos, obteniéndose medias de  $7 \pm 0,8$  cm de altura,  $4,9 \pm 0,3$  cm de grosor y un peso medio de  $97 \pm 16$  gr (Cerezal y Duarte, 2005).

La producción, tanto en términos de número, como de peso de los frutos generados por cladodio, está ligada al peso del propio cladodio (Valdez-Cepeda *et al.*, 2013). Se han llegado a observar cladodios sosteniendo hasta 20 frutos (Nerd y Mizrahi, 1995), aunque muy probablemente esa cantidad pueda ser superada.

Estudios (*in-situ* y en invernadero) a partir de cladodios separados de la planta madre, revelan que las raíces comprenden entre un 12 y 13% del total de la biomasa de la planta de *O. ficus-indica* durante el primer año (Snyman, 2004, 2005; Snyman, 2007), y un 7% durante el segundo (Snyman, 2006a), concentrándose en los primeros 150 mm de suelo. La elongación de las raíces se produce a unas temperaturas del suelo entre los 12°C y los 43°C, siendo 27-30°C lo óptimo para el día (Drennan y Nobel, 1998) y 15°C para la noche (Nobel, 2001). Tras una temporada de crecimiento, la raíz se puede extender hasta 1,8 metros de distancia del tallo (Snyman, 2005), y después de 2 temporadas hasta 2,5 metros (Snyman, 2006a). La bibliografía existente sobre la tasa de crecimiento de las raíces es muy dispar. Drennan y Nobel (1998) calcularon un ratio de crecimiento diario de 5,4 a 10,4 mm, en función de las temperaturas nocturnas y



diurnas. Las mediciones de Vazquez-Vazquez *et al.* (2007) oscilaron entre los 14 y 19 mm diarios, dependiendo de la variedad medida. Por otra parte, Snyman (2006b) obtuvo unas mediciones de crecimiento de raíces de hasta 42 mm diarios. En cuanto al grosor, pueden llegar hasta los 9,1 mm (Snyman, 2006a), o los 26 mm en condiciones controladas en el laboratorio (Vazquez-Vazquez *et al.*, 2007). Curiosamente, el crecimiento de las raíces aumenta en un 25% si se dobla la concentración ambiental de CO<sub>2</sub> (Drennan y Nobel, 1998). Así, se estima que *O. ficus-indica* podría experimentar una mejora en el crecimiento de sus raíces debido a la tendencia actual de aumento de la concentración de éste gas de efecto invernadero en la atmósfera.

En condiciones de estrés hídrico, la masa radicular disminuye pero la longitud de las raíces aumenta (Snyman, 2007). Además, se ha comprobado que el crecimiento de la raíz disminuye hasta la mitad de su valor normal cuando se produce una situación de sequía gradual, mientras que si la sequía sobreviene bruscamente el ápice de la raíz muere (Dubrovsky *et al.*, 1998). De esta manera, se dice que el crecimiento de la raíz es determinado e inducido ambientalmente, contrariamente a otras cactáceas, que inactivan el meristemo por control interno (Dubrovsky, 1997a, b). Mediante esta estrategia la chumbera consigue detener el crecimiento de sus raíces más superficiales durante las sequías, mientras que las raíces más profundas tan sólo ven reducida su velocidad de crecimiento, debido a que el medio que las rodea tarda un mayor tiempo en perder la humedad. Cuando regresan las lluvias, comienzan a surgir las raíces laterales de las raíces más superficiales, mientras que se requieren lluvias muy abundantes para que las raíces más profundas comiencen a producir raíces laterales (Dubrovsky *et al.*, 1998).

Los primordios de raíces laterales se inician y desarrollan durante periodos de sequía, pero no emergen hasta que llegan las lluvias (North *et al.*, 1993; Dubrovsky *et al.*, 1998). Una adaptación a las condiciones de sequía en las que con frecuencia tiene que vivir esta especie, son unas raíces blanquecinas llamadas "rain roots" (raíces de lluvia), que aparecen a las pocas horas de comenzar las precipitaciones, y desaparecen tan pronto el suelo se seca (Rebman y Pinkava, 2001; Snyman, 2006b).

La bibliografía que trata sobre la anatomía y el desarrollo de *O. ficus-indica* es relativamente escasa si se tiene en cuenta la importancia económica de esta especie. Además, por lo que se refiere a estos temas, no hay ningún estudio comparativo entre las formas espinosa e inerme de *O. ficus-indica*. Por ello, consideramos que nuestras observaciones en el presente trabajo podrían ayudar a una mejor comprensión de las cualidades y la adaptabilidad de esta planta a las condiciones climáticas del sur de la Península Ibérica.



## Materiales y Métodos

### Muestras vegetales

Para los estudios morfológicos e histológicos que se han realizado, ha resultado imprescindible la recogida de gran cantidad de materia vegetal. Este material se ha obtenido principalmente de dos pies de *Opuntia ficus-indica*, uno de cada forma: espinosa (f. *amyclaea*) e inerme (f. *ficus-indica*).

El individuo estudiado de la forma inerme se encuentra en una pequeña ladera formada por el paso de un riachuelo en las proximidades de la Facultad de Ciencias Biológicas, en el campus de Ciencias de la Universidad de Extremadura, Badajoz. La chumbera común en su forma espinosa estudiada se encuentra en la periferia de la ciudad de Badajoz, en los alrededores de la carretera que une ésta con la localidad portuguesa de Campo Maior.

#### Cladodios

Para la obtención de este material se han cortado de la planta madre algunos cladodios jóvenes (también conocidos como nopalitos), adultos (de entre uno y dos años de edad) y envejecidos (mayores de 4 años). A continuación fueron fragmentados en piezas de menor tamaño, de tal modo que se facilitara su manejo y, posteriormente, la penetración del líquido fijador y del medio de inclusión.

#### Areolas

Las yemas axilares se han obtenido mediante cortes practicados en cladodios adultos, extrayendo las areolas junto con zonas adyacentes, dejando suficiente margen para que éstas no resultaran dañadas. Por esta misma razón, al contrario que con otros tejidos, la muestra no se ha cortado en secciones más pequeñas.

#### Hojas

En tallos adultos, la hoja suele desaparecer completamente o mantenerse como tejido desecado. Por tanto, se han recogido las hojas de tallos jóvenes, donde aún están turgentes. Se han extraído realizando un pequeño corte en la unión de la base de la hoja con la areola. Las muestras destinadas a microscopía de luz se han cortado en pequeñas secciones para facilitar su procesamiento.

### Espinas

Se han recogido espinas y gloquidios (tanto de cladodios como de frutos), íntegramente, conservando la base. De tal modo, se ha podido apreciar la estructura completa de estos elementos.

### Brotes florales/Flores/Frutos

Se ha recolectado diverso material floral en las distintas etapas por las que estas estructuras pasan a lo largo del tiempo, desde que aparece el brote floral, hasta que el fruto completa su maduración. De tal modo, las estructuras recogidas han sido brotes florales suficientemente formados, flores (una vez el brote lleva a cabo la antesis), y frutos maduros (tras la polinización y fecundación).

### Semillas

Para la obtención de las semillas se ha requerido emplear un procedimiento que las limpie y seque. Hemos seguido el siguiente protocolo, de elaboración propia.

En primer lugar, se cortan los frutos por la mitad y se les extrae la pulpa, que se deja secar al sol. Este primer paso provoca que la pulpa, al secarse, esté más quebradiza, facilitando la separación de pulpa y semillas. Sin embargo, esto no es suficiente para eliminar totalmente los restos de pulpa de la semilla. Para ello, se introduce la pasta reseca restante (semillas y una pequeña cantidad de pulpa que no se ha podido separar) nuevamente en un recipiente con suficiente agua para sumergirla (pero no totalmente lleno), y se agita vigorosamente durante aproximadamente dos minutos. De este modo, las fuerzas generadas dentro del recipiente terminan por separar la pulpa restante y las semillas. El proceso se debe repetir tantas veces como sea necesario (utilizando agua limpia en cada repetición), hasta que las semillas queden totalmente limpias. Posteriormente, se dejan secar las semillas al sol de nuevo. Finalmente, las semillas se almacenan en recipientes limpios y secos, a fin de evitar su deterioro o germinación.

### Raíces

No se ha considerado oportuno obtener las raíces desenterrándolas de las plantas estudiadas, por dos razones. En primer lugar, porque sería perjudicial para la planta de la que estamos obteniendo muestras, comprometiendo su seguridad y por tanto, nuestra fuente de datos. La segunda razón para no desenterrar las raíces, es que en el proceso se corre el riesgo de dañar dichas raíces y por tanto estropear el material de estudio.

Por otra parte, el crecimiento de las raíces en un medio acuoso facilita la observación y permite un control adecuado de las condiciones ambientales en las que se va a desarrollar el sistema radicular. En el caso concreto de las raíces adventicias de *Opuntia*, dado que se originan alrededor de las areolas de cladodios, son éstos los que proporcionan los nutrientes necesarios para el crecimiento y la ramificación de las raíces. Por ello, las condiciones de desarrollo son asimilables a las naturales y se evitan engorrosos y artificiales procedimientos de cultivo *in vitro* de las raíces. Por tanto, se estimó que el método más idóneo es hacer crecer raíces adventicias en medio acuoso, en el laboratorio.

Para ello se han recogido cladodios caídos naturalmente (de las formas inerme y espinosa de *O. ficus-indica*), en buen estado y con la zona de abscisión ya cicatrizada. Paralelamente, se han preparado recipientes con agua y un sistema de calefacción y aireación que mantenga el agua a una temperatura de 24°C y correctamente oxigenada, evitando que se produzca un deterioro de la calidad de ésta. Los recipientes son de un tamaño adecuado que permita el crecimiento de las raíces sin encontrarse obstáculos en su expansión.

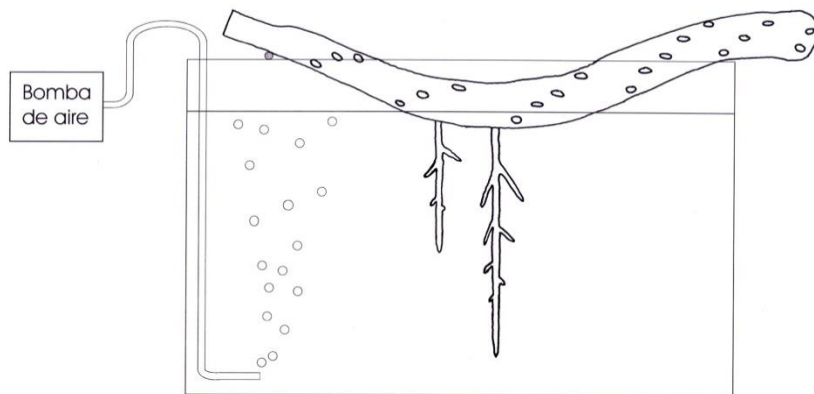


Figura 16. Esquema de la instalación para el crecimiento de raíces adventicias.

Una vez realizados los pasos previos, se ha procedido a colocar las pencas sujetas sobre los recipientes, al nivel del agua pero no sumergidas en ella, de manera que las raíces adventicias que salgan de las areolas crezcan y se expandan a través del agua (Figura 16).

Se ha seguido el crecimiento de las raíces tomando medidas diarias de longitud, durante sus 12 primeros días. Tras ese periodo, se han cortado, fotografiado y fijado los fragmentos pertenecientes a los últimos 10 días de crecimiento de la raíz. La parte de la raíz correspondiente a los dos primeros días se han mantenido en los cladodios hasta cumplir los 60 días de crecimiento, permitiéndoles mantener (y a nosotros estudiar) su crecimiento secundario durante todo ese tiempo. Una vez pasados los 60

días, se han cortado y fijado las raíces en pequeños fragmentos correspondientes al día 0, 1 y 2.

Paralelamente, otro grupo de raíces se han mantenido sin cortar durante 30 y 60 días, con el fin de observar su comportamiento y el de sus raíces laterales. Una vez pasado tal período de tiempo, se han cortado y fijado (Figura 17A y B).

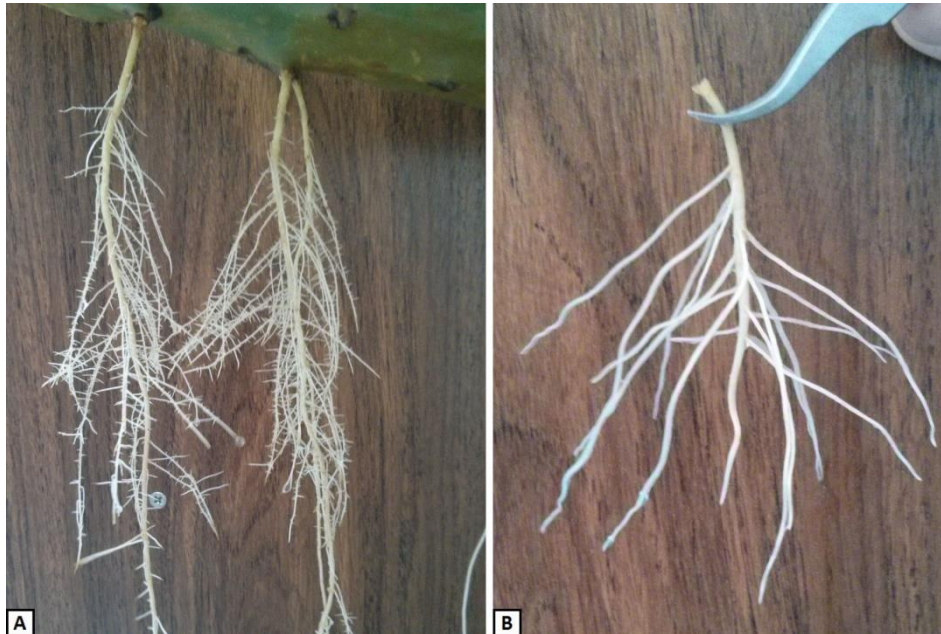


Figura 17. [A] Raíces adventicias de 30 días de edad. [B] Fragmento de raíz recortado.

## Técnicas empleadas

La observación de las muestras y captura de imágenes para su análisis se ha realizado a través de 3 medios alternativos en función de las necesidades:

- A) Estereomicroscopía
- B) Microscopía de luz
- C) Microscopía electrónica de barrido (SEM).

### **A) Estereomicroscopía**

Mediante estereomicroscopía se han podido hacer observaciones generales de la morfología y estructura superficial de las hojas rudimentarias, las areolas y los elementos que producen (espinas, gloquidios y tricomas). Con este método no se necesita de ningún tipo de preparación previa de la muestra, más que seleccionar correctamente la zona a estudiar.

Para la observación y toma de instantáneas, se ha empleado un microscopio estereoscópico, *Nikon* modelo "C-BD230", conectado a una unidad de control de

cámara *Nikon "DS-U2"*. El programa informático mediante el cual se han capturado las imágenes ha sido "*NIS-elements*", también de *Nikon*.

## ***B) Microscopía de luz***

Se ha utilizado este método con el fin de observar la histología de los distintos órganos. En algunos casos, las muestras vegetales recogidas han requerido una serie de tratamientos previos, que incluyen los siguientes pasos: fijación, corte, tinción y montaje. En otros casos sin embargo, las muestras no han sido incluidas, y se han necesitado otros tratamientos distintos. En función del tipo de muestra y del tejido que se ha tratado de observar, se ha optado por unas técnicas u otras. Así, la microscopía de luz se ha empleado con:

1. Muestras en parafina
2. Muestras en resina
3. Muestras lacadas
4. Muestras con fluorescencia

### ***B1- Muestras en parafina***

La inclusión en parafina resulta idónea para observar la organización histológica general de muestras de gran tamaño, tales como cladodios o raíces gruesas. Para incluir dichas muestras se han fragmentado en porciones con una longitud máxima de dos centímetros. La ventaja de incluir en parafina en estos casos es que la penetración del medio de inclusión en las zonas internas es superior frente a lo que sucede si utilizamos otras alternativas como medio de inclusión tales como la resina Spurr. Gracias a esta cualidad se pueden cortar con fiabilidad fragmentos relativamente grandes de tallo, raíz o areolas. Los pasos necesarios para observar mediante microscopía de luz muestras incluidas en parafina son los siguientes.

#### ▪ *Fijación: CRAF de Randolph*

La fijación es indispensable para interrumpir los procesos vitales del material biológico de forma inmediata, conservando e inmovilizando la estructura de las células y tejidos. Se ha utilizado la técnica de fijación por inmersión en un líquido fijador. Así, las muestras fragmentadas se han sumergido en CRAF de Randolph entre 48 y 72 horas, en función del tamaño del fragmento. Posteriormente se han sumergido en etanol del 70% hasta el momento de su inclusión.

Adicionalmente, el fijador CRAF tiene la virtud de servir como mordiente para obtener con posterioridad unos resultados más brillantes cuando se efectúa la tinción con safranina-verde fijo, que es un procedimiento frecuentemente utilizado en anatomía microscópica vegetal y que nosotros también hemos utilizado.

▪ *Inclusión: Parafina*

El siguiente paso, una vez fijados los tejidos, es infiltrar la muestra en un material que dé consistencia al tejido, permitiendo cortarlo en láminas tan finas que se puedan observar al microscopio. El protocolo de inclusión que se ha llevado a cabo (Tabla 2), es el siguiente:

- I. *Deshidratación*: Se sumergen las muestras en etanol de 90° durante un mínimo de 12 horas. Posteriormente, se mantienen durante hora y media en etanol puro, renovándolo cada media hora.
- II. *Medio intermedio<sup>2</sup>, xilol*: Se sumergen las muestras durante 10 minutos en soluciones con una concentración creciente de xilol en etanol de 100° (25, 50 y 75%), y después se hacen 2 pasos de 15 minutos en xilol puro. Todo este punto se ha de realizar con las consecuentes medidas de seguridad, utilizando guantes y en campana extractora de gases, ya que el xilol es un compuesto muy tóxico.
- III. *Penetración de la parafina*: Se sustituye el xilol por soluciones de concentración creciente de parafina en xilol (25, 50 y 75% (v/v)), en tres pasos de 45 minutos. En cada paso se ha de agitar la solución ocasionalmente para lograr una penetración adecuada y gradual del medio de inclusión. Tras esto, se efectúan dos pasos de al menos 12 horas de duración en parafina pura, y otro más, de dos horas, con las muestras ya introducidas en sus moldes. Todos los pasos de este punto se realizan en una estufa a 60°C para mantener la parafina en estado líquido.
- IV. *Obtención del bloque*: Dentro de los moldes, se colocan las muestras en la disposición deseada para el corte y se sacan de la estufa para que la parafina se enfríe y solidifique. El enfriamiento debe ser rápido, por lo que los bloques se dejan flotar en agua a unos 4°C.

---

<sup>2</sup> Como la parafina no es soluble en etanol, es necesario pasar las muestras a un medio que sea un buen disolvente de la parafina líquida. Este proceso y el siguiente (penetración de la parafina), han de ser graduales para evitar dañar la estructura interna de las muestras.



	Paso	Tiempo
I	<b>Etanol 90°</b>	12h
	<b>Etanol 100°</b>	3 x 30'
II	<b>Etanol/Xilol</b>	
	25% xilol	10'
	50% xilol	10'
	75% xilol	10'
	<b>Xilol</b>	2 x 15'
A partir de este momento, en estufa a 60°C		
III	<b>Xilol/Parafina</b>	
	25% parafina	45'
	50% parafina	45'
	75% parafina	45'
	<b>Parafina 100%</b>	2 x 12h
	<b>Parafina 100% en moldes</b>	24h
IV	<b>Solidificación, fuera de la estufa</b>	

Tabla 2. Protocolo de inclusión en parafina.

▪ **Corte**

Una vez incluidas, las muestras se han cortado utilizando un microtomo rotatorio *Microm Heidelberg* modelo "HM330". Los cortes se han realizado con cuchillas metálicas. El grosor del corte generalmente ha sido de 9 µm. Según la conveniencia para un mejor esclarecimiento de la estructura del órgano, se han efectuado secciones transversales y/o longitudinales.

Antes de colocar los cortes sobre el portaobjetos, se ha extendido una capa muy fina de albúmina de Mayer sobre estos, para evitar que se despeguen las secciones. Después, se ha extendido otra delgada lámina, esta vez de agua destilada, y se han depositado los portaobjetos sobre una placa calefactora a 50°C. De este modo, según se van colocando los cortes sobre la película de agua, se extienden y mantienen desplegados, lo cual facilita la ulterior observación microscópica. Finalmente, para conseguir un secado perfecto y una buena adhesión, los portaobjetos se han mantenido en una estufa a 40°C durante un mínimo de 24 horas.

▪ *Tinciones: Safranina–Verde Fijo / Azul de Toluidina*

Se han utilizado dos técnicas de tinción distintas para dar color a las muestras y poder distinguir sus diferentes estructuras al visualizarlas al microscopio. La principal técnica utilizada en las muestras incluidas en parafina ha sido la de “**safranina-verde fijo**”. Esta técnica tiñe los cromosomas, el nucléolo y las paredes lignificadas de color rojo, mientras que las paredes celulósicas y el resto del núcleo se tiñen de color verde. El protocolo seguido para realizar esta tinción (Tabla 3), es el siguiente:

- I. *Desparafinado*: Se elimina la parafina mediante la inmersión del portaobjetos en microclear durante dos pasos de 15 minutos, renovando el microclear entre ambos pasos.
- II. *Rehidratación*: Se sumerge en etanol de concentraciones decrecientes (etanol 100°, 70°, 50°), en tres pasos sucesivos de tres minutos. Después se sumerge en agua corriente durante tres minutos más.
- III. *Primera tinción*: Se mantienen los cortes en un pocillo con safranina acuosa al 1% durante 45 minutos. Posteriormente se hace un lavado rápido con agua corriente.
- IV. *Deshidratación y segunda tinción*: Se tratan los portaobjetos con etanol de 50° y 70°, durante un minuto en cada. Después, se mantienen sumergidos durante 5 minutos en una solución de colorante verde fijo al 0,2% en etanol de 96°. A continuación, se concluye la deshidratación mediante dos pasos de 15 segundos en etanol de 100°.
- V. *Aclarado y montaje*: Se aclaran los cortes en microclear mediante dos pasos de 3 minutos. Para finalizar, se fijan los cubreobjetos sobre el portaobjetos con unas gotas de líquido de montaje Eukitt, tratando de evitar la formación de burbujas que impidan una correcta visualización de la preparación.

	<b>Paso</b>	<b>Tiempo</b>
<b>I</b>	<b>Microclear</b>	2 x 15'
	<b>Rehidratación</b>	
	<i>Etanol 100°</i>	03'
<b>II</b>	<i>Etanol 70°</i>	03'
	<i>Etanol 50°</i>	03'
	<i>Agua</i>	03'
<b>III</b>	<b>Safranina</b> acuosa 1%	45'
	<b>Lavado</b> con agua	
	<b>Deshidratación</b>	
	<i>Etanol 50°</i>	01'
<b>IV</b>	<i>Etanol 70°</i>	01'
	<i>Verde fijo 0,2% en et 96°</i>	03'
	<i>Etanol 100°</i>	2 x 30"
<b>V</b>	<b>Microclear</b>	2 x 03'
	<b>Montaje</b>	

Tabla 3. Protocolo de tinción con la técnica Safranina - Verde fijo

Sin embargo, no ha sido la única técnica que hemos utilizado para teñir los cortes de las muestras incluidas en parafina. Alternativamente hemos utilizado la técnica de "Azul de Toluidina" (Tabla 4):

- I. *Desparafinado*: Se elimina la parafina por medio de la inmersión de los portaobjetos en microclear en dos pasos de 15 minutos, renovando el microclear entre ambos pasos.
- II. *Rehidratación*: Se realizan tres pasos de 3 minutos cada uno, en los que se sumergen los portaobjetos en etanol de concentración decreciente (100°, 70°, 50°), hasta llevarlo a agua corriente.
- III. *Tinción*: Se sumerge en azul de toluidina durante 5 minutos. Acto seguido se hace un lavado rápido en agua corriente.
- IV. *Deshidratación*: Se sumergen los portaobjetos en etanol de concentración creciente, en dos pasos de un minuto (50°, 70°), y dos de 30 segundos (100°).
- V. *Lavado y montaje*: Se llevan a cabo dos pasos de 3 minutos de inmersión en microclear. Finalmente, con mucha cautela para evitar dañar las muestras, se secan los portaobjetos con papel de filtro, se eliminan los restos del colorante, y se montan las preparaciones con Eukitt.

	<b>Paso</b>	<b>Tiempo</b>
<b>I</b>	<b>Microclear</b>	2 x 15'
	<b>Rehidratación</b>	
	<i>Etanol 100°</i>	03'
<b>II</b>	<i>Etanol 70°</i>	03'
	<i>Etanol 50°</i>	03'
	<i>Agua</i>	03'
<b>III</b>	<b>Azul de toluidina 1%</b>	05'
	<b>Deshidratación</b>	
<b>IV</b>	<i>Etanol 50°</i>	01'
	<i>Etanol 70°</i>	01'
	<i>Etanol 100°</i>	2 x 30''
<b>V</b>	<b>Microclear</b>	2 x 03'
	<b>Montaje</b>	

Tabla 4. Protocolo de tinción con la técnica Azul de Toluidina, para muestras incluidas en parafina.

▪ **Observación**

Con las muestras totalmente preparadas, finalmente se ha visualizado y analizado la histología de éstas mediante microscopía de luz. Para los análisis histológicos se ha utilizado un microscopio óptico *Nikon "eclipse 80i"*. A éste se le ha conectado una cámara digital *Nikon modelo "dxm 1200f"* para realizar las capturas. El programa informático mediante el cual se han capturado las imágenes ha sido "ACT-1", también de Nikon.

**B2- Muestras en resina**

Debido a una mayor dificultad en la penetración del medio en muestras muy voluminosas, la inclusión en resina se ha reservado para porciones de tejido pequeñas, de un tamaño máximo de 3x3 mm. A pesar de este inconveniente, la resina tiene una ventaja importante: los cortes son de mayor calidad debido a su menor grosor. Hojitas, raíces y fragmentos muy pequeños de tallo han sido incluidas con esta técnica. Los pasos necesarios para observar mediante microscopía de luz muestras incluidas en resina son los siguientes.

▪ **Fijación: Formaldehído / Glutaraldehído**

Como se ha comentado previamente, en un primer momento es necesario realizar una fijación que proteja y conserve la muestra. En este caso se emplea como líquido fijador una solución acuosa de formaldehído (4%) y glutaraldehído (1%), en la que la muestra se sumerge durante 48 horas. Posteriormente se realiza una

deshidratación hasta etanol de 70°, medio en el que se pueden conservar las muestras durante un largo periodo de tiempo, hasta que se proceda a la inclusión.

▪ *Inclusión: Resina*

Las muestras se han incluido en resina de baja viscosidad (Spurr), siguiendo el siguiente protocolo (Tabla 5):

- I. *Penetración de la acetona:* Se pasa la muestra por concentraciones crecientes (25, 50 y 75%) de acetona 70% disuelta en etanol de 70°, en pasos de 20 minutos. Posteriormente se mantiene durante 30 minutos en acetona 70%, 30 minutos en acetona 90% y una hora en acetona 100% (en dos pasos de 30 minutos).
- II. *Penetración del Spurr:* Se efectúan tres pasos de 45 minutos en disoluciones de concentraciones crecientes de spurr en acetona (25%, 50% y 75%), hasta llevarlo a Spurr 100%, donde se mantiene durante 21 horas a 4°C. Posteriormente se introducen las muestras con el spurr en los moldes, se orientan (en función del corte que se vaya a realizar), y se dejan durante 24 horas a 70°C. Este paso provoca que la resina polimerice.
- III. *Recogida:* Se recoge la resina ya sólida y se almacena hasta que el bloque sea cortado.

	<b>Paso</b>	<b>Tiempo</b>
	<b>Etanol 70° / Acetona 70%</b>	
	25% de acetona 70%	20'
	50% de acetona 70%	20'
I	75% de acetona 70%	20'
	<b>Acetona 70%</b>	30'
	<b>Acetona 90%</b>	30'
	<b>Acetona pura</b>	2 x 30'
	<b>Acetona / Spurr</b>	
	25% de spurr	45'
	50% de spurr	45'
II	75% de spurr	45'
	<b>Spurr a 4°C</b>	21h
	<b>Spurr en moldes, a 70°C</b>	24h
<b>III</b>	<b>Spurr polimerizado. Recogida de bloques</b>	

Tabla 5. Protocolo de inclusión en resina Spurr.

▪ *Corte*

Las muestras embebidas en resina endurecida se han cortado mediante un microtomo rotatorio. El utilizado en nuestro caso es un *Reichert-Jung* modelo "1140/autocut". Los cortes se efectuaron con cuchillas de cristal, a un grosor de 4  $\mu\text{m}$  y con orientación variable, tanto transversal como longitudinal.

Según se han ido realizando cortes, se han colocado sobre gotas de agua destilada en un cubreobjetos, a su vez situado sobre una placa calefactora a 80°C.

▪ *Tinción: Azul de Toluidina*

Para una correcta visualización al microscopio, los cortes de las muestras incluidas en resina se han tratado exclusivamente con azul de toluidina, que tiñe la mayor parte de los componentes celulares de color azul. En este caso, el protocolo (Tabla 6), difiere del empleado con las muestras incluidas en parafina, resultando más sencillo.

- I. *Tinción*: Se mantienen los cubreobjetos en la placa calefactora a 80°C, con una solución al 1% de azul de toluidina, durante un minuto. Posteriormente se lavan con agua destilada.
- II. *Secado*: Se mantienen los cubreobjetos en una estufa a 40°C durante 24 horas para continuar con su secado.
- III. *Montaje*: Se fija el cubreobjetos en el portaobjetos con cinta adhesiva, sin utilizar medio de montaje.

	<b>Paso</b>	<b>Tiempo</b>
I	En placa calefactora, a 80°C	
	<b>Sol. de 1% de Azul de Toluidina + lavado</b>	01'
II	<b>Secado</b>	24h
III	<b>Montaje</b>	

Tabla 6. Protocolo de tinción con la técnica Azul de Toluidina, para muestras incluidas en resina.

▪ *Observación*

Se ha empleado la microscopía de luz para analizar la histología de las muestras, a partir de los cortes realizados con el microtomo. La metodología y métodos de este paso son las mismas que para la observación al microscopio de las muestras incluidas en parafina.

### B3- Muestras lacadas

Con la intención de visualizar la superficie del tallo y la hoja, se ha empleado la técnica de lacado superficial, que no requiere de una inclusión previa del material vegetal. La hemos empleado como técnica complementaria a la microscopía electrónica, que si bien no tiene la misma resolución, da lugar a imágenes de suficiente calidad para permitirnos hacer recuentos de estomas y observar la disposición de las células epidérmicas y de las propias células del estoma.

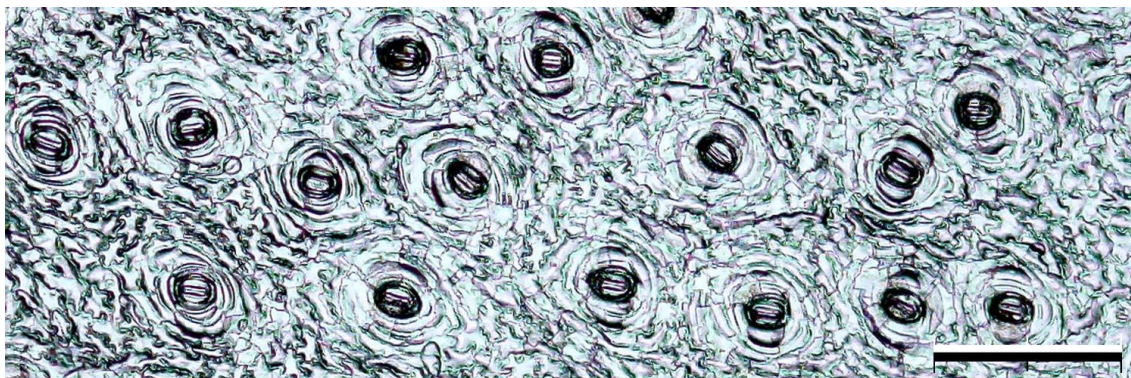


Figura 18. Molde de la superficie de un tallo de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*, obtenido mediante lacado. La barra de escala equivale a 300  $\mu$ m.

La técnica consiste en impregnar la superficie que se desea estudiar con una sustancia que se adhiera a la superficie sin dejar resquicios, y que se pueda retirar con facilidad, manteniendo la misma forma. Es decir, mediante esta técnica hemos realizado moldes perfectos de la superficie de la muestra (Figura 18). Nosotros hemos empleado un producto de esmaltado de uñas. Se ha impregnado la superficie con dicho material y se ha esperado algunos minutos para que se seque. Una vez seca, la capa superficial se ha retirado empleando cinta adhesiva transparente, que a su vez hemos fijado a un portaobjetos. De tal modo, un molde exacto a la superficie de la muestra se encuentra disponible para ser observado al microscopio de luz.

La microscopía se ha realizado de igual manera que con las demás muestras: visualización con un microscopio óptico *Nikon "eclipse 80i"*, y captura con una cámara "*dxm 1200f*" y el programa informático "*ACT-1*".

### B4- Muestras fluorescentes

En el estudio de los distintos tejidos, en ocasiones nos ha sido de interés emplear técnicas de detección específica de determinados compuestos. En nuestro caso, para la detección de la lignina y suberina en distintas partes de la planta, hemos utilizado dos tinciones distintas que las destacan. Las muestras se han cortado a mano (secciones de aproximadamente 2 mm, cortadas con cuchilla), por lo que no ha sido necesario realizar inclusiones previas. Los cortes se han efectuado en material vegetal

fresco, en caso de que se trabajara con muestras previamente fijadas, sería necesario rehidratarlas con pasos en concentraciones decrecientes de etanol (70, 50, 30%, y agua destilada).

▪ *Tinciones: Berberina-Azul de anilina / Phloroglucinol*

La primera de las tinciones escogidas para destacar la lignina y la suberina en las muestras, ha sido la técnica de fluorescencia con berberina y azul de anilina (Brundrett *et al.*, 1988). El protocolo empleado (Tabla 7), ha sido el siguiente:

- I. *Tinción I:* Las secciones se sumergen durante una hora en hemisulfato de berberina 0,1% (p/v) en agua destilada. Posteriormente se aclaran con tantos pasos con agua destilada como sean necesarios.
- II. *Tinción II:* Se sumergen las muestras en azul de anilina 0,5% (p/v) en agua destilada durante 30 minutos, y se vuelve a aclarar.
- III. *Tinción III:* Se vuelven a sumergir, esta vez en una mezcla de FeCl<sub>3</sub> 0,1% (p/v) en glicerina 50% (v/v), durante varios minutos.
- IV. *Montaje:* Se sacan las muestras de la solución y se montan, con la solución previa, en un portaobjetos con concavidades.

	<b>Paso</b>	<b>Tiempo</b>
<b>I</b>	<b>Hemisulfato de berberina 0,1% + lavado</b>	1h
<b>II</b>	<b>Azul de anilina 0,5% + lavado</b>	30'
<b>III</b>	<b>FeCl<sub>3</sub> 0,1% en glicerina 50%</b>	10'
<b>IV</b>	<b>Montaje</b>	

*Tabla 7. Protocolo de tinción con la técnica de Berberina – Azul de Anilina.*

Paralelamente, se ha empleado otra técnica alternativa, la tinción de lignina con phloroglucinol. Para ejecutar esta tinción, tan sólo se debe colocar la muestra en un portaobjetos excavado, sumergida en el phloroglucinol (en HCl al 20%, véase el apartado "Reactivos empleados"). La observación al microscopio se debe realizar de inmediato, ya que los efectos de la tinción desaparecen en media hora, aproximadamente.

▪ *Observación*

En el caso de las muestras teñidas mediante berberina y azul de anilina, la observación al microscopio se ha realizado con un filtro UV. Las muestras tratadas con phloroglucinol han seguido la misma metodología y métodos que las muestras



incluidas en parafina (página 50), con la única diferencia de que hay que tener en cuenta el tiempo de duración del efecto de la tinción, haciéndose necesario un mayor apremio.

### ***C) Microscopía electrónica de barrido (SEM)***

La observación de la microestructura superficial de las hojas y tallos, y los elementos de la areola (espinas, gloquidios y tricomas), se ha realizado mediante microscopía electrónica de barrido o SEM (Scanning Electron Microscope). Esta técnica ha servido para completar las observaciones realizadas con estereomicroscopía, ya que tiene una capacidad de aumento de imagen muy superior. En función de la muestra y necesidades, se ha utilizado SEM de alto vacío o SEM en condiciones ambientales/bajo vacío.

#### **C1- Areolas y Espinas (SEM de alto vacío)**

Los elementos de la areola (espinas y tricomas) tienen un escaso contenido de agua. Por esta razón se ha podido trabajar en condiciones de alto vacío, que requiere que las muestras estén secas. Por esta misma razón, las muestras no han necesitado ser fijadas, ya que estos elementos tienen escasa actividad biológica y son difícilmente degradables. Sin embargo, sí han necesitado un tratamiento previo descrito a continuación.

- ***Sombreado con metales***

Para la técnica de alto vacío, se requiere efectuar un pulverizado con polvos de metal pesado (oro, plomo, platino, plata, etc.) por la superficie de la muestra. Nuestras muestras han sido tratadas con polvo de oro.

- ***Observación***

Se ha utilizado un cañón de electrones de emisión de campo. Concretamente se trata de un microscopio electrónico *Hitachi* modelo "S-4800". Este instrumental pertenece al servicio de "Análisis y Caracterización de Sólidos y Superficies" de la Universidad de Extremadura.

#### **C2- Hojas (SEM en condiciones ambientales / bajo vacío)**

La hoja es un órgano turgente, con agua en su interior. Si fuera desecada por medios convencionales para observarla en condiciones de alto vacío, su morfología quedaría dañada. Por tanto es más apropiado recurrir al SEM en modo de trabajo de condiciones ambientales, que pierde un poco de resolución frente al SEM de alto vacío, pero facilita la visualización de muestras húmedas. Se ha utilizado un detector

GSED (“Gaseous Secondary Electron Detector”, o detector gaseoso de electrones secundarios). La muestra, al ser húmeda requiere ser fijada, pero no tratada con metales pesados.

- *Fijación: Formaldehído / Glutaraldehído*

Para proteger las hojas de ser degradadas, se han fijado sumergiéndolas en Formaldehído - Glutaraldehído, hasta el momento de su utilización con el SEM.

- *Observación*

Se ha utilizado otro cañón de electrones de emisión de campo, un microscopio electrónico *Fei* modelo “*Quanta 3D FEG*” trabajando en modo ambiental con un detector de electrones secundarios GSED, también perteneciente al servicio de “Análisis y Caracterización de Sólidos y Superficies” de la Universidad de Extremadura.

### C3- Tallo (SEM de alto vacío)

El tallo, al igual que la hoja, tiene una gran cantidad de agua en su interior, por lo que también es propicio para ser observado mediante SEM en condiciones ambientales. Sin embargo, necesitamos una resolución mayor a la que se puede obtener en condiciones ambientales, ya que nos interesa ver los estomas con gran detalle. Por tanto se ha tratado previamente mediante la técnica del punto crítico para desecarlo sin dañar la estructura superficial.

- *Fijación: Glutaraldehído*

Con el fin de conservar las muestras y parar la actividad biológica, se han fijado sumergiéndolas durante 24 horas en glutaraldehído al 3% en tampón fosfato.

- *Deshidratación y secado por punto crítico*

Se han deshidratado las muestras tratándolas con diluciones de etanol en agua destilada con concentraciones crecientes: 30, 50, 70, 90, y 100% (dos veces en este último), durante 30 minutos en cada paso. Posteriormente, con el fin de desecar la muestra sin alterar su superficie, se ha sometido a un secado por punto crítico con CO<sub>2</sub>, realizado con un secador de punto crítico modelo “*K850*” de la marca *Quorum Technologies*.

- *Sombreado con metales*

La metodología es la misma que la realizada con areolas y espinas, es decir, un tratamiento con polvo de oro.

▪ *Observación*

Se ha utilizado un microscopio electrónico *Fei* modelo “*Quanta 3D FEG*” trabajando en modo de alto vacío, del servicio de “Análisis y Caracterización de Sólidos y Superficies” de la Universidad de Extremadura.

## **Mediciones y análisis**

A partir de las imágenes capturadas mediante la estereomicroscopía, microscopía de luz, y microscopía electrónica, se han realizado numerosas mediciones y análisis. Para ello se han empleado diversos programas informáticos. Las dimensiones, como son longitudes y grosores celulares, diámetro de otros elementos (como cristales de oxalato), etc. se ha medido mediante el software de procesamiento de imagen y análisis *ImageJ* (v1.47). Los recuentos, como en el caso de conteos de número de estomas o de areolas por unidad de superficie, se han efectuado mediante el sistema de captura y análisis de imágenes *NIS-Elements F 2.30*. En ambos casos (medida de dimensiones y recuentos) se han utilizado un número de muestras representativo por cada forma, de modo que los resultados se ajusten a la realidad. Los resultados se han recogidos en hojas de cálculo *Microsoft Excel 2010*, donde se han tratado los datos y se han realizado los análisis estadísticos pertinentes para discernir si ambas formas arrojan datos significativamente diferentes. Este análisis se ha llevado a cabo mediante la elaboración y ejecución de pruebas estadísticas de la *t* de Student.

## **Reactivos empleados**

Las muestras recogidas han precisado varios tratamientos para poder ser observadas mediante microscopía. En este apartado se indican los compuestos químicos que se han utilizado, dividiéndolos según la función desempeñada y ordenados alfabéticamente.

### ***Fijadores***

- CRAF de Randolph: Es un fijador recomendado para el tejido vegetal y para citología (Conn *et al.*, 1960). Es de tipo coagulante, apropiado para una posterior tinción con safranina-verde fijo. Este fijador se compone de dos soluciones (Tabla 8) que se han de mezclar en proporción 1:1, en el momento que se vaya a realizar la fijación.

CRAF de Randolph			
Solución A		Solución B	
CrO <sub>3</sub>	1 gr	Formalina (formaldehído 40%)	30 mL
Ácido acético glacial	7 mL	Agua destilada	70 mL
Agua destilada	92 mL		

Tabla 8. Fijador: CRAF de Randolph.

- Formaldehído / Glutaraldehído: Es un líquido fijador en el que el formaldehído inicia una fijación rápida, por su mayor capacidad de penetración, mientras que el glutaraldehído realiza una fijación más poderosa pero más lenta, que afectará a la estructura tisular. Se prepara diluyendo en agua destilada, formaldehído y glutaraldehído, hasta representar respectivamente un 4% y 1% de la solución. Dicha solución, con una concentración total del 5% de aldehídos, se neutraliza mediante la adición de CaCO<sub>3</sub>.
- Glutaraldehído al 3%: Es un líquido fijador potente pero lento. Se prepara diluyendo glutaraldehído 25% en agua destilada y añadiendo tampón fosfato (Véase la Tabla 9).

Glutaraldehído al 3%	
Glutaraldehído 25%	6 mL
Agua destilada	19 mL
Tampón fosfato 0,05M	25 mL

Tabla 9. Fijador: Glutaraldehído al 3%.

### Medios de inclusión

- Parafina: La parafina es una sustancia cerosa formada por mezclas de hidrocarburos saturados. A temperatura ambiente es sólida, pero a partir de los 40°C (en función de su composición) se vuelve líquida. Al incluir una muestra en parafina, ésta sustituye el medio acuoso. La parafina permite incluir muestras de un mayor tamaño que con resina. Además permite realizar cortes consecutivos de manera sencilla. Sin embargo, los cortes son menos nítidos si se comparan con los realizados en resina. Se ha utilizado parafina plastificada en lentejas de tipo Poliwx P.F. 56-58°C de *Panreac*.
- Resina: Se utiliza para incluir. Se ha usado una resina de tipo epoxi denominada Spurr. Una vez polimerizada, tiene una gran dureza y permite realizar cortes de menor grosor que con la parafina. Se ha utilizado un kit de inclusión de resina para microscopía óptica y electrónica de la marca *Taab*, que incorpora los

reactivos necesarios para fabricar la resina Spurr. Los componentes mezclados y sus cantidades se pueden encontrar en la tabla 10.

Resina Spurr	
Resina Epoxi <b>ERL-4221D</b> (dióxido de vinil ciclohexeno)	10 gr
Plastificante <b>DER 736</b> (diglicidil éter de glicol de polipropileno)	6 gr
Endurecedor <b>NSA</b> (anhídrido succínico nonenilo)	26 gr
Acelerador <b>DMAE (S1)</b> (dimetilaminoetanol)	0,4 mL

Tabla 10. Medio de inclusión: Resina Spurr.

## Colorantes

- Azul de Anilina: Se ha empleado un Azul de Anilina de la marca *Fluka Chemika*. Como su nombre indica, tiñe de azul. Se utiliza en la tinción de fluorescencia “Berberina-Azul de anilina”.

Azul de Anilina	
Azul de Anilina	0,5 gr
Agua destilada	100 mL

Tabla 11. Colorante: Azul de Anilina.

- Azul de Toluidina: Se ha utilizado Azul de Toluidina O de la marca *Panreac*. Tiñe de azul en la técnica con el mismo nombre.

Azul de Toluidina	
Azul de Toluidina	1 mg
Tetraborato sódico	1 gr
Agua destilada	100 mL

Tabla 12. Colorante: Azul de Toluidina.

- Berberina: La berberina utilizada para la tinción de fluorescencia “Berberina-Azul de anilina” ha sido de la marca *Sigma Chemical*.

Berberina	
Hemisulfato de berberina	0,1 gr
Agua destilada	100 mL

Tabla 13. Colorante: Berberina.

- Cloruro de hierro en glicerina: En el último paso de la tinción de fluorescencia “Berberina-Azul de anilina” se ha realizado una mezcla de agua destilada,

glicerina (se ha utilizado la marca *Panreac*), y cloruro de hierro (de *Sigma Chemical*). La mezcla ha requerido de agitación para poder homogeneizarla.

Cloruro de hierro en Glicerina	
Cloruro de hierro	0,1 gr
Glicerina	50 mL
Agua destilada	50 mL

Tabla 14. Colorante: Cloruro de hierro ( $FeCl_3$ ) en glicerina.

- Phloroglucinol: Se emplea en la técnica de tinción fluorescente del mismo nombre. Se ha utilizado phloroglucinol en polvo (de la marca *Sigma Chemical*), hasta llegar a la saturación, en Ácido clorhídrico (HCl) al 20% en agua destilada. El resultante se filtra para eliminar impurezas.

Phloroglucinol	
Phloroglucinol	X gr
Ácido clorhídrico 20%	X mL

Tabla 15. Colorante: Phloroglucinol.

- Safranina: Se ha utilizado Safranina O de la marca *Panreac*. Es una sustancia que tiñe de color rojo. Se utiliza diluida al 1% para la técnica “safranina – verde fijo”.

Safranina acuosa 1%	
Safranina	1 gr
Agua destilada	100 mL

Tabla 16. Colorante: Safranina acuosa al 1%.

- Verde fijo: Se ha utilizado Fast Green FCF de *Merck*. Es el otro agente encargado de teñir en la técnica “safranina-verde fijo”. Tiñe de verde y se utiliza diluido en etanol.

Verde fijo	
Verde fijo	0,2 gr
Etanol de 96°	100 mL

Tabla 17. Colorante: Verde fijo.

### **Otras soluciones y compuestos**

- Acetona: Empleado en la inclusión en resina. Se ha utilizado acetona de *Panreac*. A partir de ésta se han realizado las diluciones necesarias.

- **Albúmina de Mayer:** Utilizado para adherir las secciones histológicas cortadas al portaobjetos. Se prepara mezclando clara de huevo, glicerina y salicilato sódico (Tabla 18). Posteriormente se agita y se filtra. Debe conservarse en fresco.

Albúmina de Mayer	
Clara de huevo	50 mL
Glicerina	50 mL
Salicilato sódico	1 gr

Tabla 18. Preparación de la Albúmina de Mayer.

- **Etanol:** Se ha utilizado en multitud de pasos (fijación, inclusión y tinción). Se ha utilizado etanol absoluto purísimo de *Panreac*. A partir de éste, se han hecho las diluciones necesarias para obtener los etanoles de diferente graduación utilizados.
- **Medio de montaje:** Líquido transparente que permite el pegado del cubreobjetos sobre el portaobjetos y hace permanente la preparación. Se ha utilizado el medio Eukitt de *Taab*.
- **Microclear:** Se utiliza como medio aclarante previo al montaje y también para disolver la parafina. Se ha utilizado el microclear de la marca *J.T. Baker Chemicals*.
- **Xilol:** Empleado en la inclusión en parafina. Se ha utilizado xileno purísimo (mezcla de isómeros) de *Panreac*, y sus diluciones en función del paso del tratamiento.





## Resultados y Discusión

En las líneas sucesivas, estableceremos un análisis y comparativa de los rasgos más sobresalientes de la morfología y anatomía microscópica de las dos formas de *O. ficus-indica* presentes en la Península Ibérica.

### El tallo



Figura 19. Cladodios de las dos formas de *O. ficus-indica* estudiadas. [A] Forma inerme (*f. ficus-indica*). [B] Forma espinosa (*f. amyclaea*).

El tallo de *Opuntia ficus-indica* está constituido por piezas aplanadas a modo de palas denominadas cladodios. Los cladodios pueden llegar a tener unas dimensiones considerables. La forma inerme puede tener tallos de longitudes superiores a los 60 cm, aunque lo más frecuente es que se encuentren entre los 35 y los 45 cm. La forma espinosa tiene una longitud media aproximada de 35 cm. Por otra parte, los cladodios de la forma inerme tienen areolas con muy pocas espinas y de tamaño reducido (Figura 19A), mientras que las de la forma espinosa tienen espinas numerosas y largas (Figura 19B). Sin embargo, la organización histológica de los cladodios de las dos formas es básicamente similar. Se puede demostrar la presencia de las mismas estructuras, aunque algunas de sus características en ocasiones difieren en mayor o

menor medida. Sobre todo suelen cambiar el tamaño, la morfología, el número de células (y su disposición) en ciertas estructuras, la cantidad de capas, etc. En todo caso, estas diferencias hay que tomarlas con perspectiva, ya que esta planta se caracteriza por su gran polimorfismo y plasticidad fenotípica (Wallace y Gibson, 2002). Esto puede llegar a provocar que en una misma muestra y tejido, se encuentren características muy distintas, incluso en zonas cercanas entre sí (Figura 20A y B).

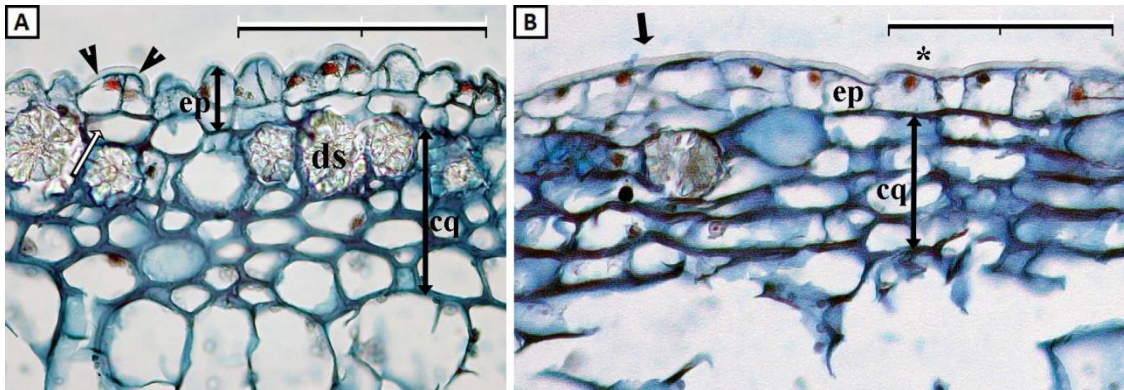


Figura 20. Cortes transversales de una misma muestra de la forma inerte de *O. ficus-indica*. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** Epidermis (ep) biestratificada con células superficiales (cabezas de flecha) más estrechas que las localizadas más internamente (flecha hueca). **[B]** Zona mixta, con epidermis monoestratificada en algunos puntos (asterisco) y pluriestratificada en otros (flecha). / Nótese en ambos la presencia de un colénquima subyacente a la epidermis (cq) que en la primera de sus capas muestra inclusiones en forma de drusas (ds). Las barras de escala corresponden a 100µm.

Las condiciones ambientales también modifican en gran medida las características de los tejidos. Silva (2001) afirma que el simple hecho de que una cara del tallo esté orientada hacia el norte o el sur, con la diferente radiación recibida que ello conlleva, altera la cantidad de estomas, el grosor de la cutícula, las características epidérmicas y las dimensiones celulares del tejido fotosintético. Esa misma línea siguen algunos estudios que afirman que el grosor de la pared celular de algunos de los tejidos varía según las estaciones del año (Piovan *et al.*, 2015).

Por lo tanto, para realizar el análisis y la comparativa, aun teniendo en cuenta la variabilidad y excepciones, nos hemos centrado en las generalidades, los aspectos fundamentales de la histología del tallo.

Así, a modo de resumen se puede decir que el tallo está compuesto, desde la capa más externa a la más interna, por una epidermis generalmente monoestratificada recubierta externamente por una delgada cutícula, una hipodermis consistente en una serie de capas de colénquima de gruesas paredes celulares, una corteza con parénquima en empalizada que según se adentra hacia el interior va perdiendo su ordenación, para finalmente dar lugar a la médula, compuesta por células parenquimáticas de mayor tamaño y más redondeadas. Entre estos tejidos se encuentran otras estructuras: células de mucílago, cristales de oxalato de calcio y un número considerable de cordones de tejido vascular.

## Epidermis

Las células de la epidermis están recubiertas externamente por una capa cerosa denominada cutícula (Figura 21). Su función es la de reducir la desecación de la planta por exposición a la atmósfera terrestre, además de ser una barrera extra para la entrada de bacterias y hongos. Contribuye también a equilibrar el balance energético por reducción de la radiación neta absorbida y aumento de la reflectancia (Silva *et al.*, 2001), e incluso ejerce de pantalla frente a la radiación ultravioleta, evitando su penetración en tejidos más internos (Cockell *et al.*, 2004).

Nuestros resultados cuantitativos referentes a la cutícula se han tomado en cladodios jóvenes de ambas formas. El tamaño de la muestra (n) para cada forma ha sido de 55. Los resultados arrojan unos datos similares en ambas formas. La cutícula tiene un espesor muy reducido, con un  $3,2 \pm 0,8 \mu\text{m}$  de media. En algunas zonas apenas es visible a pocos aumentos, mientras que en las zonas de mayor grosor se ha llegado a medir un espesor de hasta  $6,1 \mu\text{m}$ .

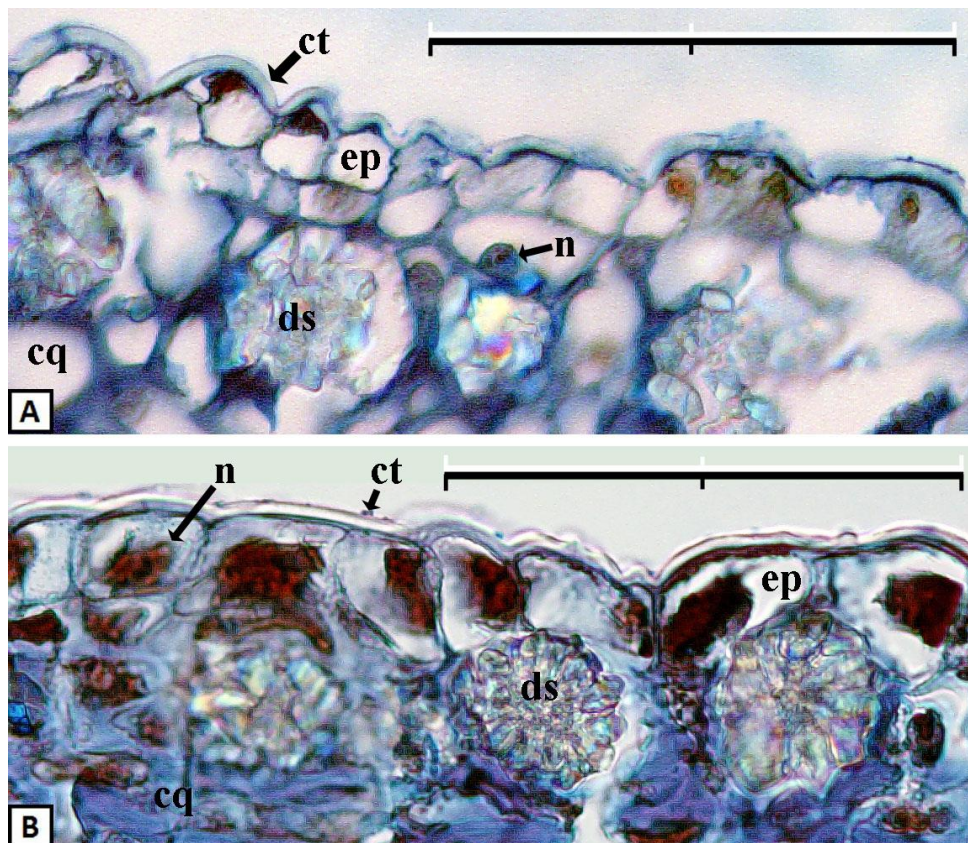


Figura 21. Cortes transversales de la región epidérmica de cladodios de *O. ficus-indica*. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** *F. inerme*, con la cutícula (ct), sobre una epidermis (ep) pluriestratificada y constituida por células vivas con núcleo (n). Subyacente se encuentra el colénquima (cq), en cuya primera capa aparecen drusas (ds). **[B]** *F. espinosa*, con la cutícula (ct), sobre una epidermis (ep) monoestratificada, de grandes núcleos teñidos de rojo (n). Debajo se encuentra un colénquima (cq) muy compactado, formando una masa entre la que aparecen algunas drusas (ds). / Las barras corresponden a  $100\mu\text{m}$ .

La epidermis es la capa de células más externa del tallo. Este tejido no solo protege a la planta del estrés hídrico (limitando la transpiración), sino que también sirve para aminorar los posibles daños provocados por insectos (da Silva *et al.*, 2010). Generalmente es monoestratificada, aunque hay excepciones. Está constituida por células vivas con núcleos claramente visibles (Figura 21, Figura 22). Vistas superficialmente, las células de la epidermis tienen bordes muy sinuosos (Figura 22).

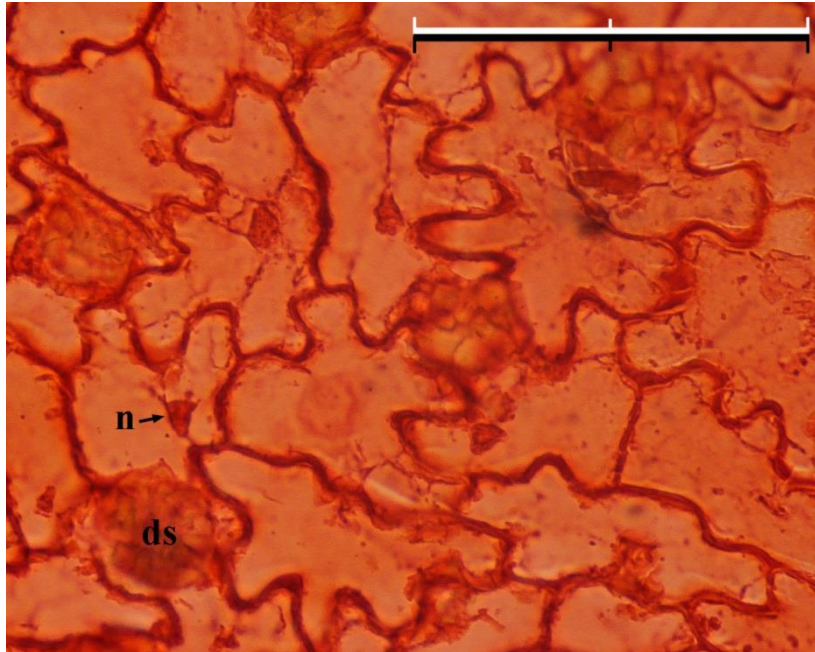


Figura 22. Corte tangencial de la epidermis de un tallo de *O. ficus-indica* f. *espinosa*. Tinción con safranina. Los bordes de las células de la epidermis son sinuosos. En el corte se pueden apreciar algunos núcleos (n) y cristales de oxalato de calcio (ds). La barra de escala corresponde a 100 μm.

Como se ha comentado previamente, la epidermis es generalmente monoestratificada. Sin embargo, en la forma inerme con frecuencia aparecen regiones de la epidermis en las que ésta es pluriestratificada, con dos estratos de células epidérmicas (Figura 23A, B y C), excepcionalmente de tres (Figura 20B). Este fenómeno es menos frecuente en la forma espinosa.

La aparición de regiones pluriestratificadas también fue observada por Mauseth (2006) en diversas cactáceas. A estas zonas las denomina parches y afirma que se forman por una división periclinal en la epidermis. En los parches hemos observado grupos de tres células, dos en la superficie y una bajo ellas (Figura 23A), lo que nos sugiere que en realidad los parches se forman por dos divisiones de una célula inicial epidérmica. Primero tiene lugar una división periclinal y, posteriormente, una anticlinal de la célula que queda en la superficie.

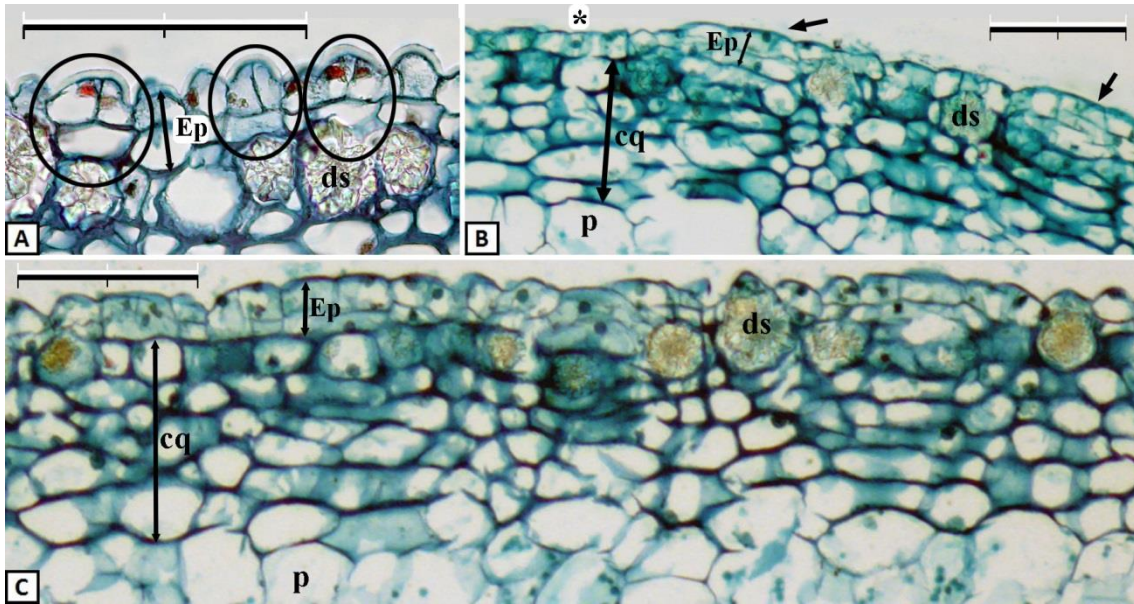


Figura 23. Región epidérmica de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* en cortes transversales. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** Detalle de epidermis (Ep) pluriestratificada, en la que aparecen estructuras (rodeadas por un óvalo) formadas por dos células superficiales muy juntas, y otra bajo ellas. **[B]** Región de la epidermis (Ep) que alterna entre parches pluriestratificados (flechas) y zonas monoestratificadas (asterisco). **[C]** Región de epidermis pluriestratificada. / Leyenda: epidermis (Ep), colénquima (cq), drusas (ds) y parénquima de la corteza (p). Las barras de escala corresponden a 100µm.

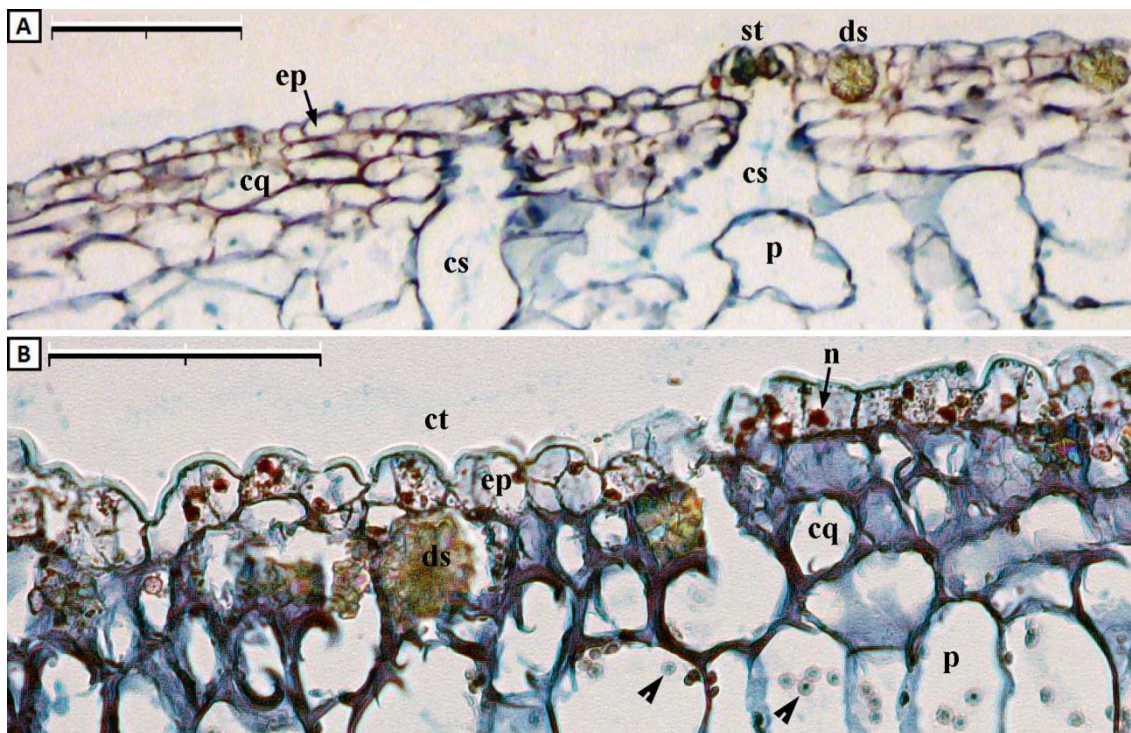


Figura 24. Cortes transversales de la región epidérmica y de la corteza subyacente de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** Epidermis con células (ep) poco abultadas, formando una superficie relativamente lisa, interrumpida por alguna drusa (ds) y estoma (st) bajo el cual aparece la cámara subestomática (cs). Bajo la epidermis se encuentran varias capa de colénquima (cq). Bajo éste, la corteza, formada por células de parénquima (p). **[B]** Epidermis con células epidérmicas (ep) abultadas y nucleadas (n), generando una superficie irregular. Sobre ella se aprecia una fina cutícula (ct). Justo debajo de la epidermis aparece el colénquima (cq), en cuya primera capa aparecen varias drusas (ds). Bajo el colénquima se encuentra la corteza, con células de parénquima (p) con numerosos plastidios (cabezas de flecha). / Las barras de escala corresponden a 100µm.

Comparando la epidermis en ambas formas, observamos que, generalmente, las células epidérmicas de la forma inerme son más redondeadas y abultadas que las de la forma espinosa al observarlas en sección transversal a los cladodios. Esto se magnifica en los frecuentes parches pluriestratificados, en donde acostumbra a aparecer una superficie abrupta (Figura 24B). Sin embargo, como sucede con frecuencia en esta planta, hay excepciones, pudiéndose encontrar zonas en las que la epidermis presenta unas características distintas, con células planas y anchas (Figura 24A). Por otra parte, en la forma espinosa, la epidermis generalmente forma una capa lisa y homogénea (Figura 25).

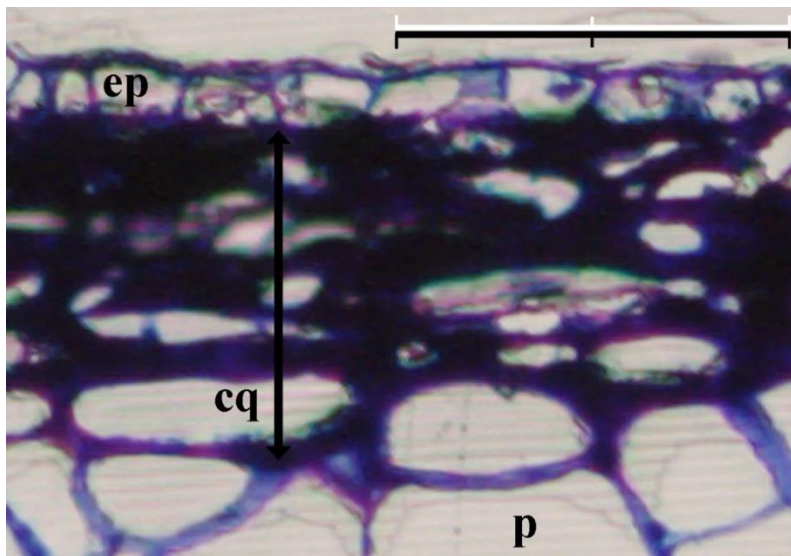


Figura 25. Región epidérmica de *O. ficus-indica* f. *amyclaea* en corte transversal, con tinción con azul de toluidina. Las células de la epidermis (ep) tienen una anchura superior a la de la forma inerme. Bajo la epidermis se encuentra el colénquima (cq), muy compactado, con las paredes celulares fuertemente engrosadas. La corteza está compuesta por células de parénquima (p). La barra de escala corresponde a 100µm.

Tanto en las regiones monoestratificadas como en las pluriestratificadas, la epidermis es ligeramente más gruesa en la forma espinosa (Tabla 19). A través de análisis estadísticos, hemos comprobado que la diferencia es significativa ( $P < 0,05$ ). Sin embargo, los intervalos en los que se encuentran las dimensiones de las células epidérmicas de ambas formas son muy cercanos, solapados en su mayor parte, por lo que sería un criterio taxonómico poco fiable. Por otra parte, en estas células, las dimensiones del plano paralelo a la superficie del tallo son aún más variables, y la forma en que encajan entre sí es caprichosa, por lo que realizar una comparativa de esos aspectos celulares entre ambas formas (inerme y espinosa), no aportaría datos útiles, además de resultar una tarea harto complicada.

Teniendo en cuenta esto, podemos afirmar que aunque hipotéticamente la epidermis pudiera servir como criterio taxonómico, la realidad es que la gran variabilidad de formas y dimensiones celulares, incluso en regiones diferentes de un mismo cladodio, lo desaconseja.

Forma		<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Ep. Mono- estratificada	Grosor medio	14,3 ± 4,3	18,2 ± 3,8
	Grosor mínimo medido	06,3	11,5
	Grosor máximo medido	21,9	30,1
	Tamaño de la muestra (n)	65	162
Ep. Pluri- estratificada	Grosor medio	24,4 ± 4,3	28,1 ± 4,6
	Grosor mínimo medido	13,1	21,2
	Grosor máximo medido	37,7	34,8
	Tamaño de la muestra (n)	135	15

Tabla 19. Resultados de la medición del grosor de la epidermis en diferentes regiones y tallos de *O. ficus-indica*. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

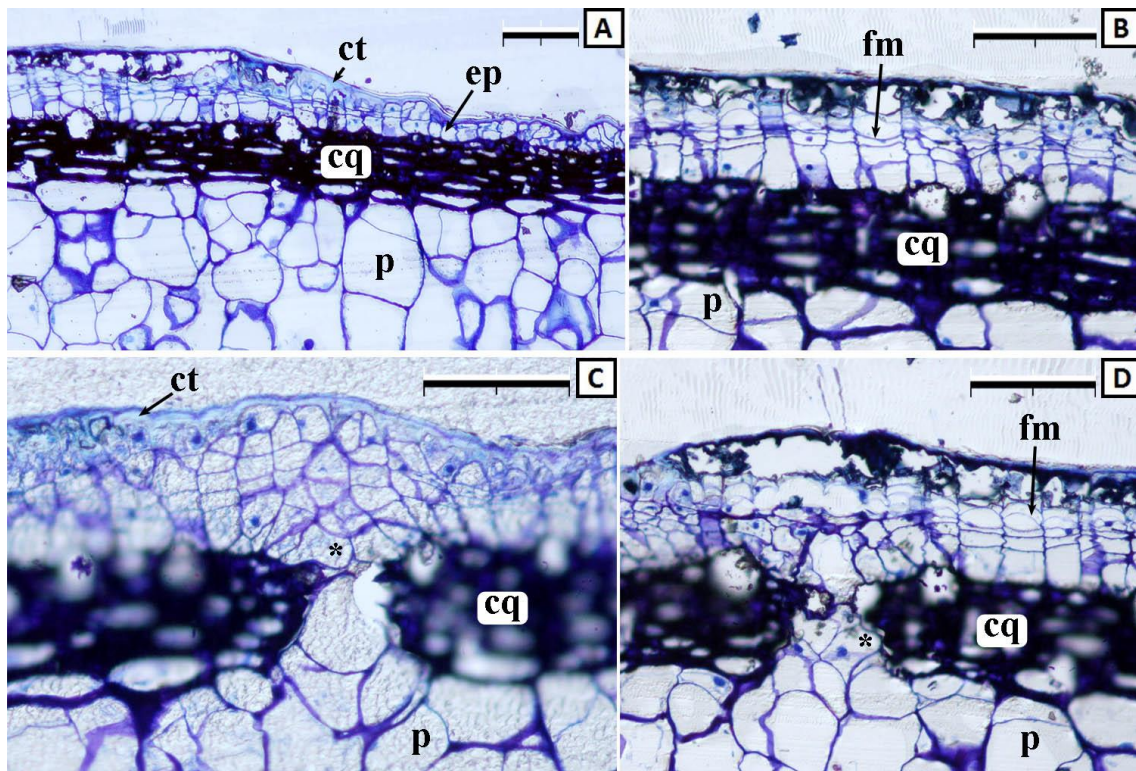


Figura 26. Secciones transversales de la región superficial de un cladodio de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*. [A] Paso de una región de epidermis normal, a la derecha, a una zona en la que ha comenzado una proliferación celular. [B] Vista en detalle de una región superficial en la que se está generando felema (*fm*). [C y D] Regiones en las que las nuevas células están taponando discontinuidades del colénquima. / Leyenda: Cutícula (*ct*), Epidermis (*ep*), Felema (*fm*), Colénquima (*cq*), Apertura en el colénquima (\*), Parénquima de la corteza (*p*). Las barras de escala equivalen a  $100 \mu\text{m}$ .

Para finalizar con la epidermis, es interesante reseñar que en determinadas regiones superficiales hemos podido observar unos abultamientos, fruto de la proliferación celular en la zona de la epidermis (Figura 26 A-D). Lo que ha sucedido es que las células epidérmicas se han desdiferenciado y posteriormente se ha originado felógeno, que es un tejido meristemático. Este fenómeno, descrito por Fahn (1974) para vegetales en general, no ha sido muy frecuente en nuestras observaciones. El que

su observación haya tenido lugar en tallos relativamente jóvenes, y que se haya observado en pequeñas regiones, nos indica que no es un proceso de suberificación natural, sino que parece ser la respuesta de la planta frente a daños y desperfectos superficiales. Este comportamiento también ha sido recogido por Fahn (1974) y Gibson y Nobel (1990), estos últimos observados en cactus. En la figura 26 C y D, se observa como la masa de nuevas células taponan un agujero que atraviesa el colénquima, el cual puede ser fruto tanto de un desgarramiento como un vestigio de una cámara subestomática.

Al contrario de lo usual en el reino vegetal, en que el felógeno se forma en la corteza situada bajo la epidermis, en los cactus es la misma epidermis la que sufre una transformación para formar el felógeno (Gibson y Nobel, 1990; Mauseth, 1999). Gibson y Nobel (1990) añaden además que en los cactus es poco frecuente la aparición de extensiones continuas de súber en su superficie, lo cual es algo que también hemos tenido la oportunidad de observar.

### Estomas

Los estomas son estructuras epidérmicas que permiten controlar el intercambio gaseoso entre el interior y el exterior de la planta, mediante la apertura o el cierre de un pequeño poro, el ostiolo, por cambios en la turgencia de las células oclusivas.

Durante la histogénesis de la epidermis, las células estomáticas se diferencian de las células epidérmicas típicas mediante un mecanismo complejo en el que intervienen mecanismos de señalización intercelular regulados por la actividad de genes y reguladores de crecimiento (Saibo *et al.*, 2003; Yang *et al.*, 2014).

En la chumbera, los estomas de los cladodios y de las hojas tienen una estructura diferente. La diferencia radica en la cantidad y disposición de las células subsidiarias o anexas del estoma. Estas células son adyacentes a las células oclusivas, y se caracterizan por ser morfológicamente distintas a las células fundamentales de la epidermis.

La estructura del estoma en los cladodios (Figura 27), consiste en dos células oclusivas, flanqueadas por dos células subsidiarias de gran tamaño, tal y como sucede en los estomas paracíticos (Prabhakar, 2004). Sin embargo, vistas desde la superficie, estas células anexas quedan prácticamente ocultas, ya que apoyadas sobre ellas y alrededor suyo, aparece otro grupo de células subsidiarias, más estrechas. Este segundo grupo de células subsidiarias forman de uno a tres anillos más, como en los estomas ciclocíticos (Prabhakar, 2004). Las células subsidiarias pueden ser di-, tri- o tetra-cíclicas, de acuerdo con la nomenclatura que propone Prabhakar (2004).



De tal modo, el complejo estomático es mixto entre paracítico (por las dos células subsidiarias más internas) y ciclocítico (el resto de células anexas que las rodean). Aunque otros autores denominan a esta distribución anficíclica (Zarinkamar, 2007) o anficíclica, y consideran que este tipo de estoma tiene un único anillo de células subsidiarias. Los anillos siguientes los denominan células de anillo (ring cells) o células cerco (encircling cells) (Baranova, 1992). Herrera-Martínez (2015) denomina a este tipo de estoma directamente como opuntioide.

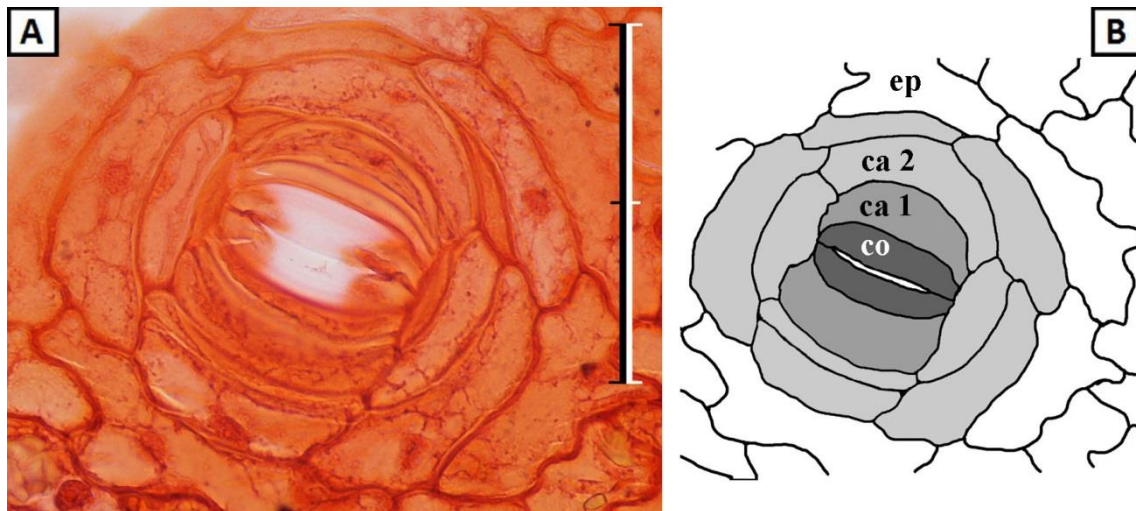


Figura 27. **[A]** Estoma visto en corte tangencial de la epidermis de un tallo de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*. Tinción con safranina. **[B]** Esquema del estoma visto en A. Las células oclusivas (co) están flanqueadas por dos células anexas de gran tamaño (ca 1), y estas a su vez están rodeadas (y parcialmente ocultas) por dos anillos de células anexas más estrechas (ca 2). La barra de escala corresponde a 100 µm.

En los cladodios de la forma inermis, las células oclusivas se encuentran generalmente en una pequeña depresión respecto al nivel de la epidermis (Figura 28A y B), mientras que las células subsidiarias o anexas del estoma, suelen sobresalir ligeramente por encima del nivel de la epidermis (Figura 28B).

En la forma espinosa, las células acompañantes sobresalen en menor medida sobre el nivel de la epidermis (Figura 29A y B) y las células oclusivas se encuentran prácticamente al nivel de la epidermis. Por tanto, los estomas de la f. *amyclaea* tienen un relieve menos abrupto que los de la f. *ficus-indica* (Figura 29C y D).

En ambas formas es muy frecuente que en los estomas del tallo exista una separación en superficie entre las células oclusivas y las subsidiarias adyacentes. En esta zona aparecen acumulaciones de material de la cutícula (Figura 28A, Figura 29A y B), que rellenan el hueco dejado entre ambas células.

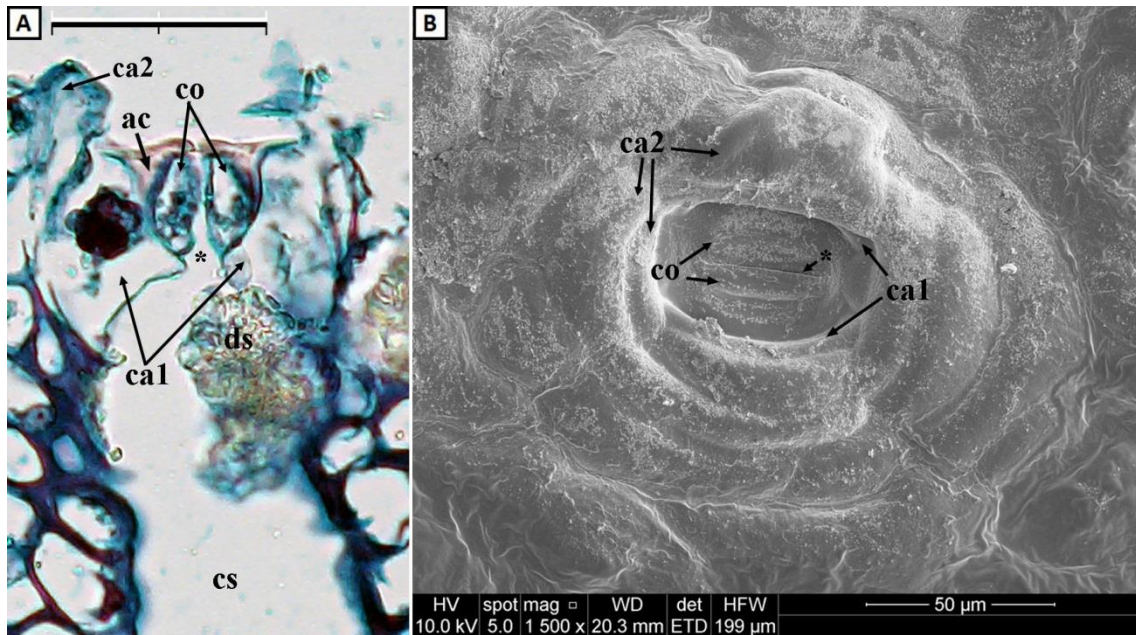


Figura 28. Estoma en tallo de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*. **[A]** Corte transversal con tinción con safranina - verde fijo, visto por microscopía de luz. El estoma se encuentra en una pequeña depresión de la epidermis. Se pueden observar dos células oclusivas (co) taponando el ostiolo (\*). Alrededor de las oclusivas aparecen las primeras células anexas (ca1) o subsidiarias, sobre estas se sitúan el segundo grupo de células anexas (ca2). Entre las células oclusivas y las anexas adyacentes aparecen acúmulos de cutícula (ac). Bajo el estoma se sitúa la cámara subestomática, y también aparece una drusa (ds). **[B]** Vista superficial de un estoma por microscopía electrónica. El estoma se encuentra bajo el nivel de la epidermis. Dos células oclusivas (co) cierran el ostiolo (\*), y a su vez están rodeadas por varias células anexas: un primer grupo a su mismo nivel (ca1), y otro segundo grupo situadas sobre ellas (ca2). / Las barras de escala corresponden a 50µm.

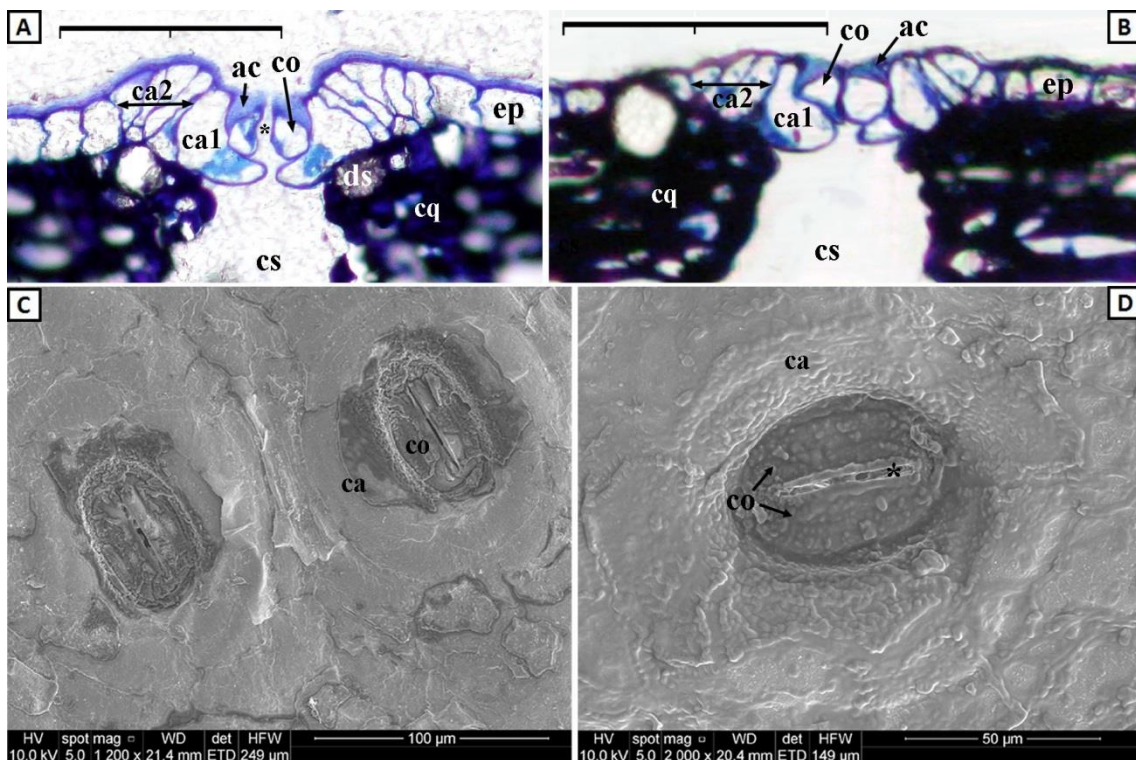


Figura 29. Estomas en tallos de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*. **[A y B]** Cortes transversales con tinción con azul de toluidina, observados mediante microscopía de luz. En A, el estoma se encuentra ligeramente por debajo del nivel de la epidermis (ep). Esta impresión se acentúa debido a que las células subsidiarias o anexas más externas (ca2) se encuentran muy juntas entre sí, formando un pequeño abultamiento. En B

este fenómeno es menos intenso y todo el complejo estomático se encuentra prácticamente a nivel de la epidermis. En ambos casos, las células anexas más internas (ca1) son de un tamaño mucho mayor al de las células oclusivas (co), a las que envuelven, sobresaliendo bajo ellas. Entre las células oclusivas y las subsidiarias adyacentes, hay una acumulación de cutícula (ac) superficial. Las células oclusivas delimitan el orificio de paso de gases (ostiolo, \*). Bajo este se encuentra la cámara subestomática (cs). **[C y D]** Vista de superficie mediante microscopía electrónica de barrido. Los estomas están formados por células oclusivas (co) que controlan el tamaño del ostiolo (\*), y están rodeadas por células anexas. La existencia de ceras en la superficie y el bajo relieve de las células anexas, impiden diferenciar claramente sus límites. / Otras leyendas: Drusas (ds), Colénquima (cq). Las barras de escala corresponden a 100  $\mu\text{m}$  para A, B y C; y 50  $\mu\text{m}$  para D.

Debido a que las diferencias morfológicas entre los estomas de ambas formas no es muy grande, y a que éste es un rasgo variable entre individuos, no podemos considerar a la morfología estomática como un factor taxonómico de utilidad para la discriminación de ambas formas.

No podemos decir lo mismo con respecto a la densidad de estomas en la epidermis, que sí podría resultar un rasgo de utilidad taxonómica. De hecho, nosotros hemos encontrado valores de densidad estomática significativamente diferentes en las dos formas ( $P < 0,05$ ). En nuestras determinaciones (Tabla 20), la forma inerme mostró una densidad estomática de  $11,5 \pm 1,7$  estomas/ $\text{mm}^2$ , mientras que la espinosa tenía  $19,5 \pm 2,5$  estomas/ $\text{mm}^2$ . Estos resultados son muy similares a los obtenidos por Herrera-Martinez *et al.* (2015), 18 estomas/ $\text{mm}^2$ , pero bastante inferiores a los expuestos por Terrazas y Mauseth (2002). Este último calcula para la subfamilia *Opuntioideae* un promedio de 80 estomas/ $\text{mm}^2$ , si bien es cierto que reconoce que la frecuencia estomática es muy variable. De hecho, sus resultados oscilaron entre los 9 y 115 estomas/ $\text{mm}^2$ .

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Densidad estomática (estomas/ $\text{mm}^2$ )	$11,5 \pm 1,7$	$19,5 \pm 2,5$

Tabla 20. Densidad media de estomas en la superficie del tallo de *O. ficus-indica*. La muestra consiste en 50 mediciones ( $n=50$ ) repartidas aleatoriamente entre ambas caras del cladodio.

Teniendo en cuenta la enorme plasticidad que ha demostrado la especie y el género, y que las plantas objeto de nuestro estudio han podido sufrir diferentes condiciones ambientales que fomenten las diferencias (ya que las poblaciones no se encontraban en el mismo punto), pensamos que nuestros resultados son prometedores aunque no definitivos. En futuros estudios, sería interesante realizar un cultivo de ambas formas, llevando un control más estricto de las condiciones ambientales, para tener una mayor certeza sobre si la cantidad de estomas ha cambiado sólo por razones ambientales, o si por el contrario hay una diferencia real entre ambas formas.

Analizando las diferencias en la densidad estomática de esta planta frente a otras (Tabla 21), resulta visible que este parámetro es muy bajo. Previsiblemente, esto es un

rasgo adaptativo para los climas áridos en los que esta planta se encuentra tan cómoda. Un menor número de estomas se traduce en una menor transpiración, y esto a su vez a una menor pérdida de humedad. De hecho, en otros cactus, este mismo parámetro tiene unos valores similares, como comprueba Herrera-Martinez *et al.* (2015), que cuenta entre 11 y 27 estomas/mm<sup>2</sup> en cuatro cactus distintos.

Especie	Densidad estomática (estomas/mm <sup>2</sup> )
<i>Hylocereus undatus</i>	11
<i>Escontria chiotilla</i>	12
<i>O. ficus-indica</i> (chumbera común)	18
<i>Mamillaria petterssonii</i>	27
<i>Zea mays</i> (maíz)	50
<i>Corylus avellana</i> (avellano)	97
<i>Medicago sativa</i> (alfalfa)	100
<i>Arabidopsis thaliana</i>	200
<i>Quercus ilex</i> (encina)	500

Tabla 21. Densidad estomática de diversas especies en orden creciente. Las 4 primeras especies pertenecen a la familia Cactaceae. Fuente: Avci y Aygun (2014), Hepworth *et al.* (2015), Herrera-Martinez *et al.* (2015), Zhao *et al.* (2015), Fusaro *et al.* (2016), Quan *et al.* (2016).

Por otra parte, asociado a los estomas siempre aparecen las cámaras subestomáticas, que son una serie de cavidades situadas bajo estos, abiertas a la circulación de los gases atmosféricos. Su función es facilitar el contacto de la fase gaseosa con la superficie de las células, permitiendo por tanto el intercambio gaseoso de las células del parénquima fotosintetizador de la corteza del tallo. En ambas formas las cámaras forman galerías que atraviesan completamente el colénquima (Figura 28A, Figura 29A y B) y se introducen en el parénquima en empalizada, en el que penetra profundamente.

### Hipodermis

Inmediatamente por debajo de la epidermis se encuentra la hipodermis. Terrazas y Mauseth (2002) describen esta región como una capa celular con abundantes drusas bajo la cual existen varias capas de fuertes células colenquimáticas. Sin embargo, esta descripción nos resulta artificial, ya que crea una división entre la primera capa y las restantes, pudiéndose entender que dicha primera capa tiene una naturaleza distinta a las restantes, cosa que sin embargo no es cierta. Salvo por la presencia de las drusas, dicha primera capa es similar a las restantes. Por tanto, estaría mejor descrita como

múltiples capas de colénquima, teniendo la primera un alto contenido en drusas de oxalato de calcio.

Durante los primeros años del cladodio, este tejido es el encargado de ejercer funciones de sostén (junto con los cordones de xilema). No sólo sustenta el peso de los cladodios, sino que también ayuda a resistir y contener aumentos en el volumen de la turgente corteza subyacente (Mauseth, 2006). Es un tejido además idóneo para dar resistencia mecánica a órganos en crecimiento, debido a que sus células son extensibles, pudiendo aumentar el espesor y superficie de sus paredes celulares, aunque según el tejido va envejeciendo, va perdiendo esas cualidades (Cortés, 1980). Sin embargo, como veremos más tarde, cuando el tallo ya tiene una determinada edad, se forman fibras que ayuden a sustentar los tallos de avanzada edad.

El colénquima es un tejido eficiente, aunque en las chumberas necesita de unas condiciones correctas de hidratación del tallo para cumplir su función de manera adecuada. Mientras la planta está hidratada y por tanto turgente, el colénquima mantiene los tallos en su correcta posición. Sin embargo, cuando hay una pérdida circunstancial de agua, se observa como el colénquima no es lo suficientemente fuerte como para sostener los cladodios, y se puede observar como acaban doblándose hacia abajo por la fuerza de la gravedad.

Algunos estudios afirman que en la unión entre cladodios existen regiones con un grosor menor de colénquima, con el fin de provocar la rotura y caída de los tallos, de modo que se facilite la reproducción vegetativa. Sin embargo, también se ha comprobado que las uniones de *O. ficus-indica* son más firmes que otras especies del género (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), lo cual está en sintonía con el hecho de que esta especie tenga una baja capacidad de reproducción vegetativa dentro del género.

Además, la hipodermis también cumple funciones de protección mecánica, de barrera frente a patógenos (da Silva *et al.*, 2010), y de pantalla contra la radiación UV (Cockell *et al.*, 2004).

El colénquima se compone de varias capas de células vivas (Figura 30A), anchas, de amplias vacuolas y paredes celulares con fuertes engrosamientos celulósicos. Son características por su alto grado de extensibilidad. Por otra parte, su contenido en cloroplastos es prácticamente nulo.

El número de capas que conforman el colénquima es variable, entre 2 y 6, siendo lo más frecuente 4 o 5. Generalmente, las células de las capas más internas del colénquima son de un tamaño mayor, más altas y anchas, como se observa en la figura 30A y C. En la zona fronteriza entre el colénquima y el parénquima de la corteza, se suelen encontrar algunas células de transición, con características de ambas capas. En

esta zona las células tienen un escaso contenido en clorofila y sus paredes celulares superiores son gruesas. Sin embargo, estas células pueden ser más altas que anchas, de una altura intermedia entre lo observado en células del colénquima y en el parénquima cortical (Figura 31).

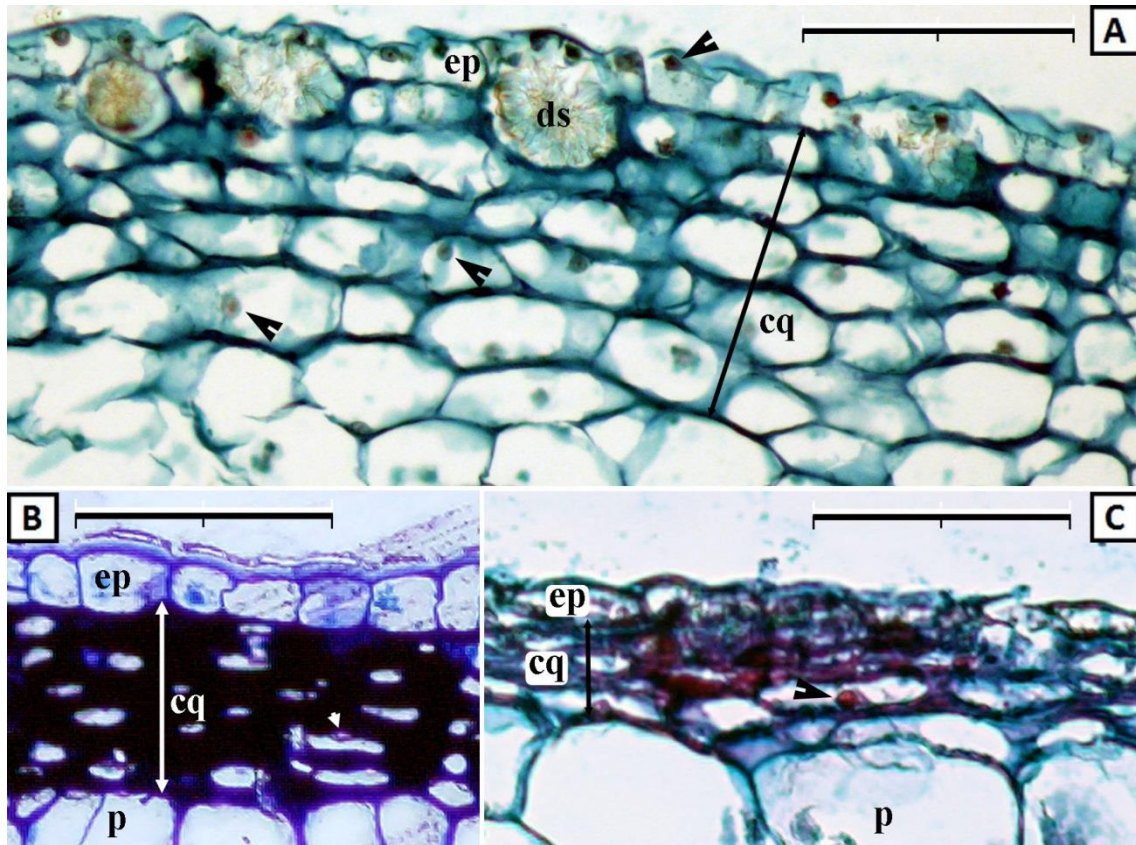


Figura 30. Secciones transversales de la región del colénquima en tallos de chumbera. **[A]** Forma inerte. La capa más externa es la epidermis (ep), bajo la cual se encuentra el colénquima (cq). En la primera capa del colénquima aparecen con frecuencia drusas (ds), que pueden atravesar o empujar hacia fuera a la epidermis. El colénquima es un tejido vivo, en él se pueden observar sus núcleos (puntas de flecha). **[B y C]** Forma espinosa. Bajo la epidermis (ep) se encuentra un colénquima (cq) muy comprimido y de paredes celulares gruesas que apenas dejan espacio interno para las células. Aun así, las células se mantienen vivas, y se pueden observar la existencia de núcleos (flecha blanca en A, punta de flecha negra en B). Bajo el colénquima aparecen células de parénquima (p) pertenecientes a la corteza externa. / A y C tienen una tinción con safranina – verde fijo, y B con azul de toluidina. Las barras de escala corresponden a 100µm para todas las fotografías.

El colénquima se ve interrumpido con frecuencia, desapareciendo bajo los estomas (Figura 28A y Figura 29A y B). Además se ha observado que las células del colénquima circundantes a las cámaras subestomáticas (Figura 32A) y las que se encuentran bajo epidermis pluriestratificada (Figura 32B), se disponen de un modo más bien desordenado, tienen una menor anchura y por lo general son más redondeadas que las que están en otras zonas.

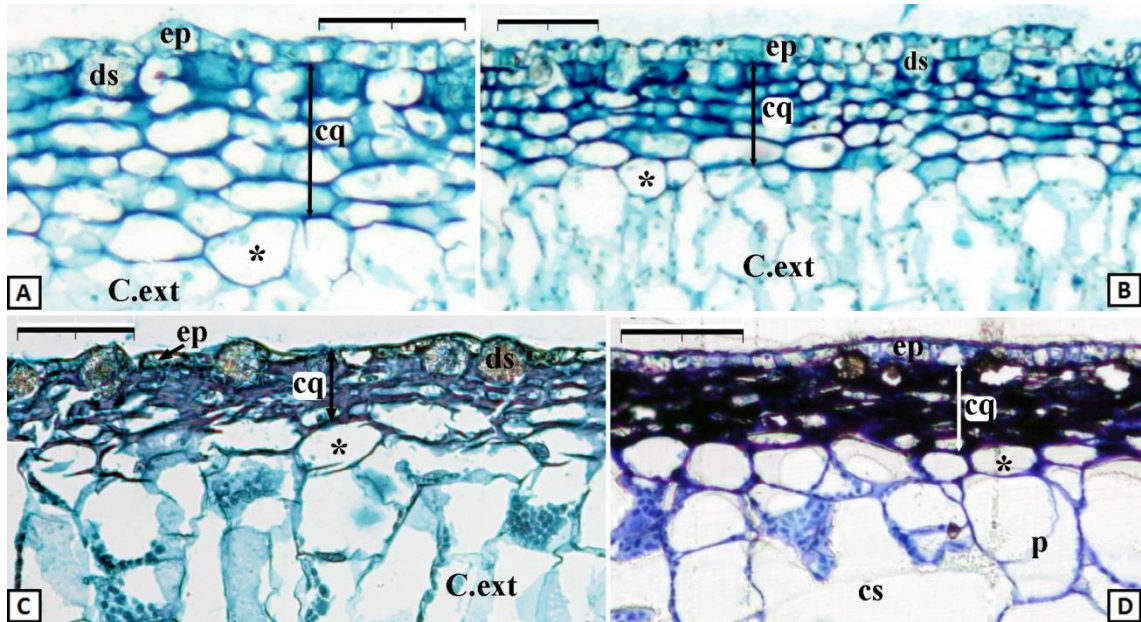


Figura 31. Secciones transversales de la región del colénquima en tallos de chumbera. Nótese que en la región de transición entre el colénquima (cq) y la corteza externa (C.ext) aparecen células (\*) con características intermedias entre ambos tejidos. Son más amplias que las células del colénquima pero más pequeñas que el parénquima (p) de la corteza, y el grosor de las paredes es intermedio. A y B corresponden a la forma inerme, y B y C a la espinosa. / Otras leyendas: Epidermis (ep), Drusa (ds). Tinción con safranina – verde fijo en A, B y C, y con azul de toluidina en D. Las barras de escala corresponden a 100µm.

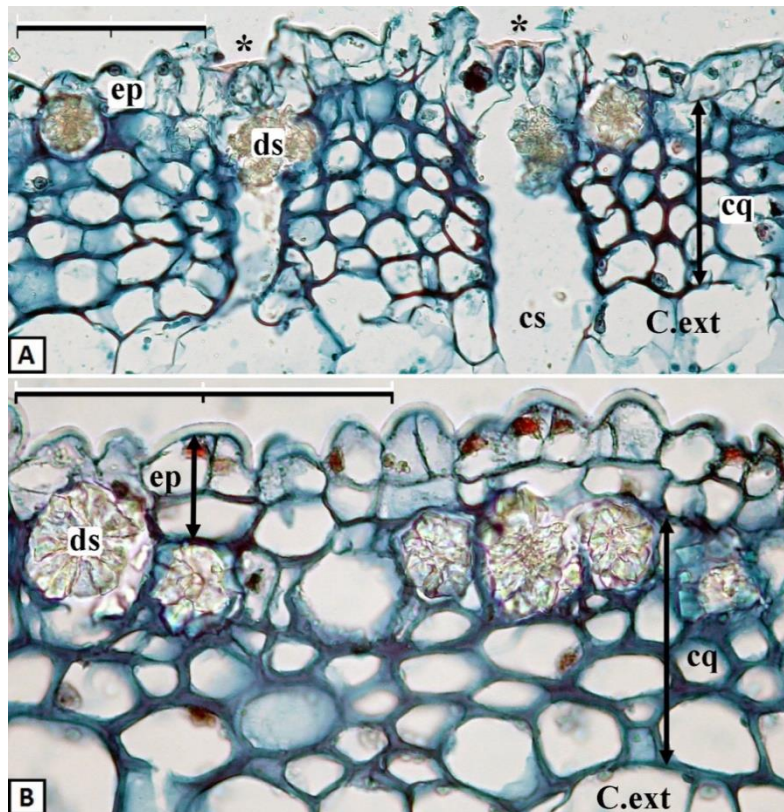


Figura 32. Cortes transversales del tallo de la forma inerme. Tinción con safranina – verde fijo. El colénquima (cq) disminuye su ordenación y adquiere forma redondeada: [A] alrededor de las cavidades subestomáticas (cs) en regiones con estomas (\*); y [B], en la regiones bajo epidermis (ep) pluriestratificada. En ambas zonas aparecen numerosas drusas (ds). Bajo el colénquima se ubica la corteza externa (c.ext). / Las barras de escala corresponden a 100µm.

En la f. *amyclaea*, la banda de células del colénquima es mucho más delgada que en la f. *ficus-indica* (Tabla 22). A ello contribuye decisivamente que sus células del colénquima tengan una altura menor, sobre todo las más próximas a la epidermis. Además, sus paredes celulares están más fuertemente engrosadas. De tal manera, las capas más externas de su hipodermis están muy compactadas. Por todo lo anterior, el espacio interno de sus células queda muy reducido. Aun así, según nuestras propias observaciones y las de otros autores (Mauseth, 2006) estas células permanecen vivas, incluso en tallos viejos.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Espesor del colénquima	Entre 100 y 200	Entre 35 y 70
Altura celular media	17,5 ± 3,6	12,1 ± 4,3
Grosor medio de las paredes celulares	3,1 ± 0,6	6,0 ± 1,3

Tabla 22. Dimensiones del colénquima en el tallo de *O. ficus-indica*. Se han tomado 10 medidas para cada uno de los 4 cladodios seleccionados (n=40) para cada forma. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

### Cristales de oxalato de calcio

En el interior del tallo son muy frecuentes los cristales de oxalato de calcio, un compuesto que en *O. ficus-indica* se encuentra en su forma monohidratada,  $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  (Frausto-Reyes *et al.*, 2014). Los cristales monohidratados tienen una forma estrellada (Figura 33) y se denominan “drusas”. Tienen puntas más o menos agudas, aunque ocasionalmente pueden ser romas. Aunque no nos ha sido posible comprobar este hecho en nuestro material, Malainine *et al.* (2003b) afirman la existencia también de la forma dihidratada del oxalato de calcio,  $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , como cristales en forma de prisma observables únicamente mediante microscopio electrónico, debido a su menor tamaño, en torno al micrómetro de media.

A pesar de ser estructuras bastante estudiadas, aún se especula sobre la función que desempeñan en la planta. Parece haber bastante acuerdo en que sirven para eliminar excesos de calcio en las células, a la vez que ejercen una función defensiva frente a la predación (Terrazas y Mauseth, 2002; Franceschi y Nakata, 2005; Bernardino-Nicanor *et al.*, 2015), aunque algunos autores les conceden otras utilidades adicionales, como la de protección frente a la desecación (Piovan *et al.*, 2015), a la radiación ultravioleta (Terrazas y Mauseth, 2002; Cockell *et al.*, 2004), e incluso frente a los metales pesados (Franceschi y Nakata, 2005).

De acuerdo con Terrazas y Mauseth (2002), la formación de las drusas comienza por procesos de precipitación dentro de vacuolas situadas en las posiciones centrales de la célula. Según nuestras observaciones, el cristal puede llegar a adquirir tal volumen que acabe por deformar la célula, o incluso romperla desde dentro.



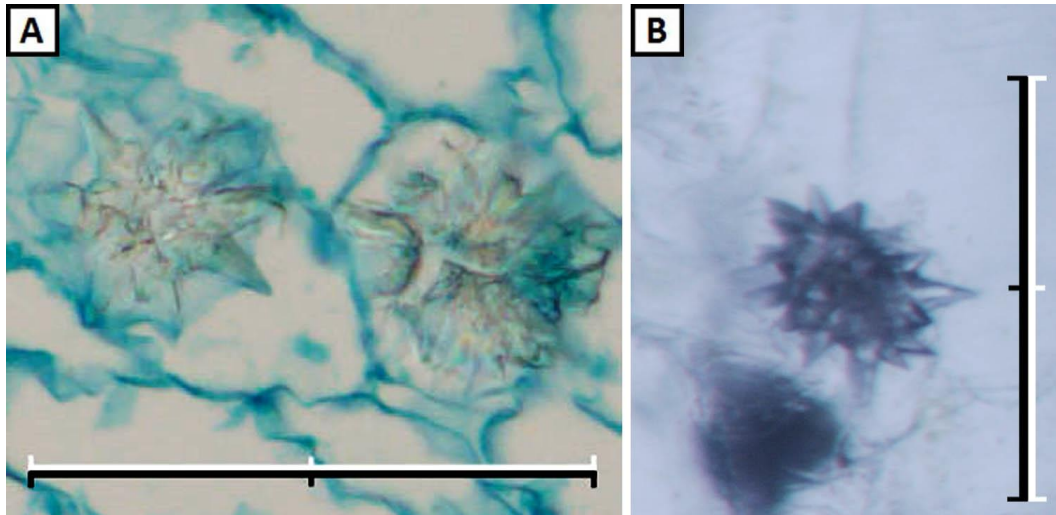


Figura 33. Cristales de oxalato de calcio de distintos tamaños en tallos de *O. ficus-indica*. [A] Forma inerte. Tinción con safranina – verde fijo. [B] Forma espinosa. Muestra sin teñir. / Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$  en A y 25  $\mu\text{m}$  en B.

Las drusas se pueden situar en la corteza, en zonas muy cercanas al tejido vascular (Figura 34A) y a las células del mucílago (Figura 34B). También aparecen en la primera capa de colénquima subyacente a la epidermis, donde se presentan en gran cantidad y distribuidas de una manera bastante homogénea (Figura 21A y B, y Figura 32A y B). En ocasiones, las drusas situadas en el colénquima presionan la epidermis y provocan un pequeño abultamiento de ésta hacia el exterior (Figura 30A y Figura 31C). En la forma espinosa una misma drusa puede atravesar varias capas del colénquima (Figura 35), incluso atravesándolo casi por completo, ya que sus células se encuentran muy juntas. Con frecuencia se observan también justo debajo de los estomas, en la cámara subestomática (Figura 28A).

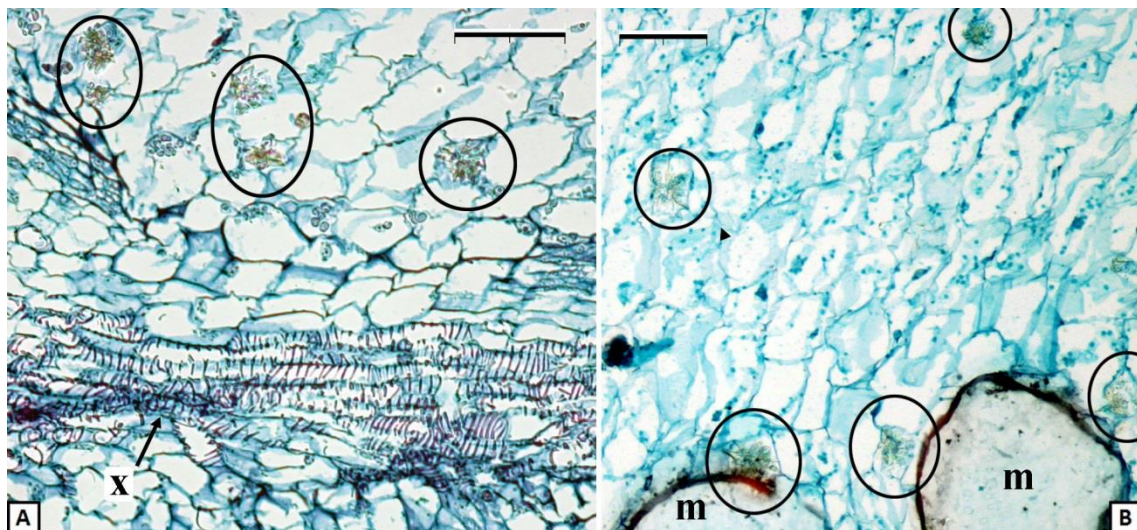


Figura 34. Cortes transversales de un tallos de chumbera donde abundan las drusas de oxalato de calcio (señaladas por óvalos). Tinción con safranina – verde fijo. [A] *F. espinosa*. Drusas en una región cercana a tejidos vasculares. La imagen muestra los elementos conductores del xilema (x) cortados longitudinalmente, con unos engrosamientos helicoidales conspicuos en su pared secundaria. [B] *F. inerte*. Se aprecian drusas en las cercanías de células del mucílago (m). / Las barras de escala corresponden a 100  $\mu\text{m}$ .

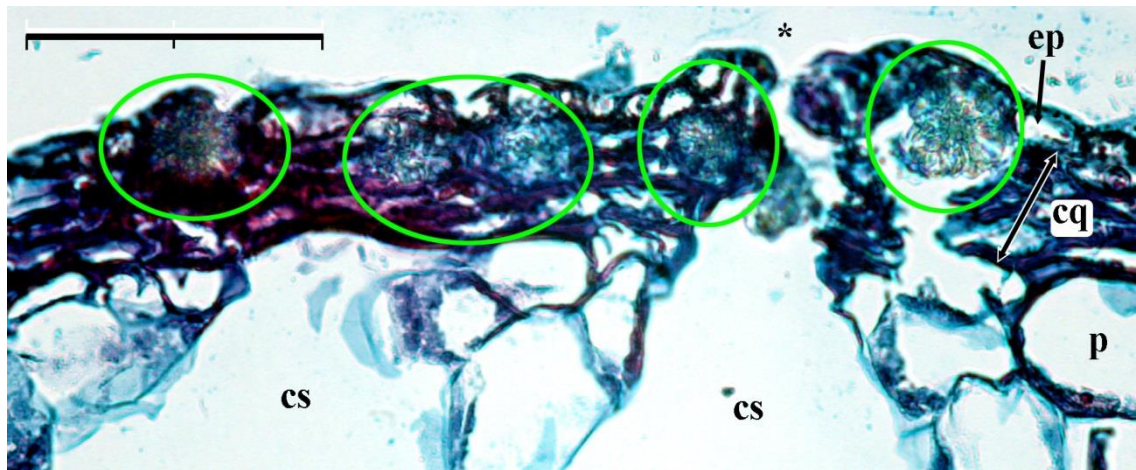


Figura 35. Corte transversal de la región epidérmica de un tallo de la forma espinosa. Las drusas (señaladas por círculos) están insertas en el fino colénquima (cq) atravesándolo prácticamente por completo. Leyenda: Epidermis (ep), Colénquima (cq), Cámara subestomática (cs), Estoma (\*), Parénquima de la corteza (p). Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala corresponde a 100µm.

Generalmente, la forma de las drusas situadas en el colénquima es más redondeada que las situadas en otros tejidos. Sin embargo, no existen diferencias en cuanto a tamaño (Tabla 23). De igual manera, aunque nuestros resultados delatan que las drusas son mayores en *f. ficus-indica* que en *f. amyclaea*, esta diferencia es mínima, no lo suficientemente grande como para tomarlas como un factor diferenciante. Tampoco parece existir ninguna diferencia en la frecuencia con la que las drusas aparecen en los tallos de ambas formas.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Drusas en el colénquima	36,9 ± 5,8	33,8 ± 4,7
Drusas cercanas al tej. vascular	39,5 ± 7,5	33,1 ± 8,7
Media en ambas zonas	38,8 ± 5,3	33,8 ± 5,6
Media de ambas formas	36,5 ± 5,9	

Tabla 23. Diámetro medio de los cristales de calcio en función de la zona del tallo donde se encuentra. Se han medido 6 drusas por cada uno de los 5 cladodios observados (n=30) para cada una de las formas. Resultados expresados en µm.

### Corteza externa

Este tejido está compuesto por células parenquimáticas vivas, cuyo volumen está ocupado casi totalmente por grandes vacuolas. Es un tejido fotosintético, ya que en la periferia celular de las células de parénquima existen cloroplastos en abundancia (Figura 36A y B). Por tal razón este tejido también es denominado clorénquima (Terrazas y Mauseth, 2002). Las células se disponen de forma ordenada, a modo de empalizada (Figura 36A y B). Esta distribución consiste en células con mayor longitud

radial que tangencial. Es decir, vistas en un corte transversal, son más altas (aproximadamente el doble) que anchas (Tabla 24).

Según nuestras mediciones, en la forma *amyclaea* las células de la corteza externa son aproximadamente un 75% más altas que las de la forma *ficus-indica* (Tabla 24). Generalmente, la estructura de la corteza externa de la forma espinosa, al estar compuesta por células más altas y rectas, mantiene un mayor orden.

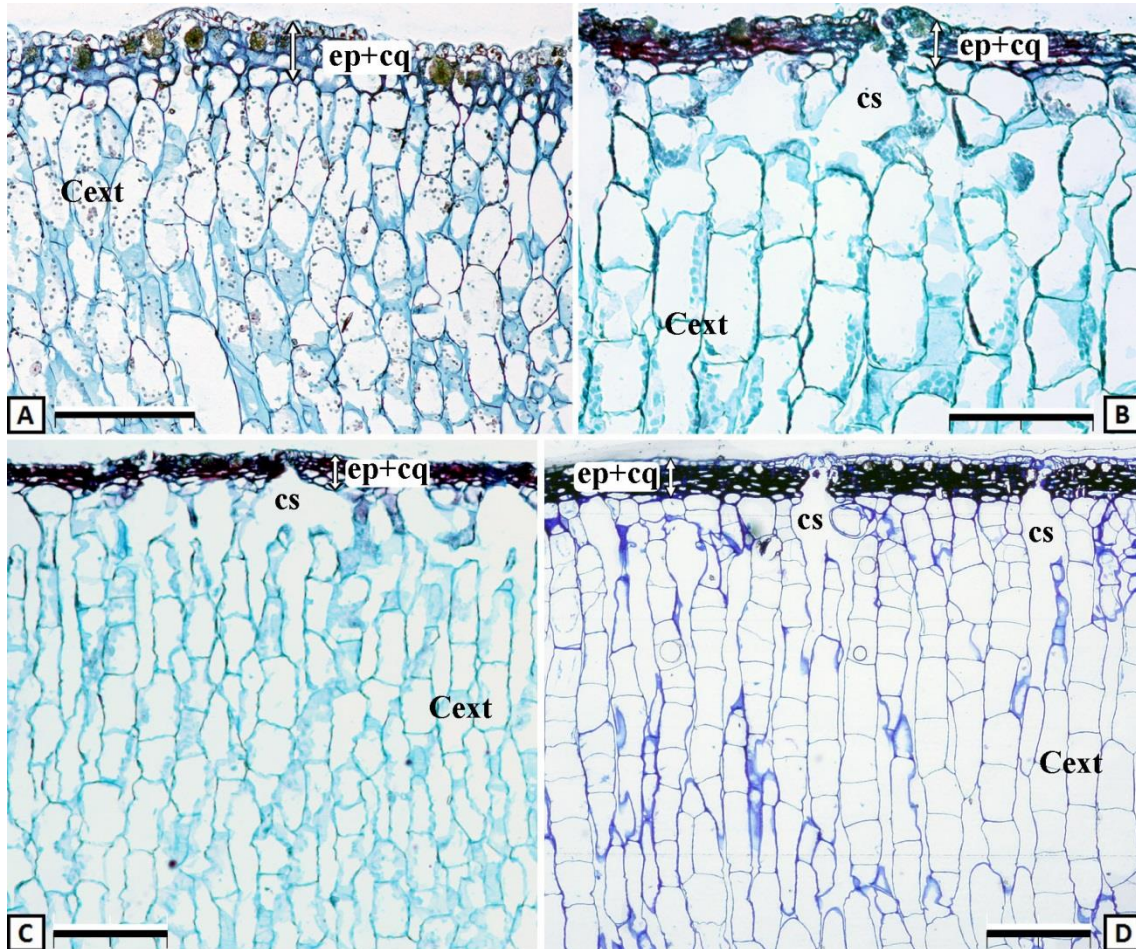


Figura 36. Cortes transversales de la región de la corteza externa (Cext) de tallos de chumbera. [A] Forma inerte. Las células de parénquima son más altas que anchas. Son redondeadas, por lo que la ordenación en empalizada es menos rígida que en la forma espinosa. [B-D] Forma espinosa. Las células de parénquima de la corteza externa son rectangulares, más altas que anchas. La disposición en empalizada es evidente, y sólo queda interrumpida por las numerosas cavidades subestomáticas (cs) que la atraviesan. / Leyenda: Epidermis y colénquima (ep+cq), Corteza externa (Cext), Cámara subestomática (cs). Tinción con safranina – verde fijo en A, B y C, y con azul de toluidina en D. Las barras de escala corresponden a 200  $\mu\text{m}$  en A y B, y a 300  $\mu\text{m}$  en C y D.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Altura celular	80,1 $\pm$ 26,6	140,7 $\pm$ 33,7
Anchura celular	43,2 $\pm$ 12,6	71,3 $\pm$ 14,6

Tabla 24. Dimensiones celulares medias en la corteza en empalizada de tallos de *O. ficus-indica*. Se han medido 20 células por cada uno de los 5 cladodios observados (n=100). Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

Este tejido está atravesado por abundantes espacios intercelulares que son amplios y profundos, sobre todo a nivel de las cámaras subestomáticas (Figura 36C y D). Según nuestras observaciones las cavidades pueden alcanzar el límite de la corteza en empalizada con la corteza interna. Este límite varía en función de la muestra, en nuestras mediciones la mayor profundidad de esta zona se ha encontrado a 2.039  $\mu\text{m}$  (dos milímetros) de la superficie, en una muestra de 13.850  $\mu\text{m}$  de radio hasta el centro. Esto supone una penetración del 15%. Por tanto, la fracción de volumen de tallo con tejido en contacto con la fase gaseosa, más activo fotosintéticamente, puede llegar a ser hasta aproximadamente un 30% (contando con ambas caras).

### Células del mucílago

La función de estas células es acumular mucílago, un carbohidrato hidrofílico que ayuda a mantener la humedad y la turgencia del tallo (Goycoolea, 2003). Son idioblastos de un gran tamaño, del orden de 3 y 6 veces mayores a las células parenquimáticas que las rodean (Figura 37A y B), con un diámetro generalmente entre los 100 y 400  $\mu\text{m}$  (Tabla 25). Estas células carecen de cloroplastos y granos de almidón (Terrazas y Mauseth, 2002), y se encuentran en el parénquima de la corteza y, con menor frecuencia, en la médula.

En las zonas cercanas a las areolas se suelen encontrar en grandes números, concretamente en la zona del parénquima más cercano a la hipodermis (Figura 37C). Las células de mucílago tienden a ser algo más frecuentes en la f. *ficus-indica* que en la f. *amyclaea*, pero tienen un tamaño ligeramente inferior por lo general (Tabla 25). Sin embargo, ambas diferencias son pequeñas, y la dispersión de los resultados obtenidos (muy variables), especialmente respecto a los tamaños encontrados, nos indica que no resulta adecuado tener en cuenta éste factor a la hora de diferenciar entre ambas formas.

Por otra parte, Mauseth (2006) afirma que en todas las especies de *Opuntia* existen anchos canales de mucílago (660 x 3600  $\mu\text{m}$ ) revestidos de varias capas de epitelio y llenos de células de mucílago flotando libremente en mucílago extracelular, sin unirse por lamina media. Estos canales se dan en el exterior del floema primario, y crecen en anchura según las células internas del epitelio se separan y flotan en el lumen. A lo largo de nuestras investigaciones esto tan sólo se ha observado en una ocasión, en una muestra de la f. *amyclaea* (Figura 38A y B), y en ninguna en la f. *ficus-indica*. Teniendo en consideración que se han estudiado decenas de muestras, no creemos prudente estimar que la aparición de esta estructura confirme la existencia de alguna diferencia entre ambas formas. Sin embargo, como veremos en el siguiente capítulo, estos canales son muy abundantes en *O. dillenii* (Ker Gawl.) Haw. 1819.

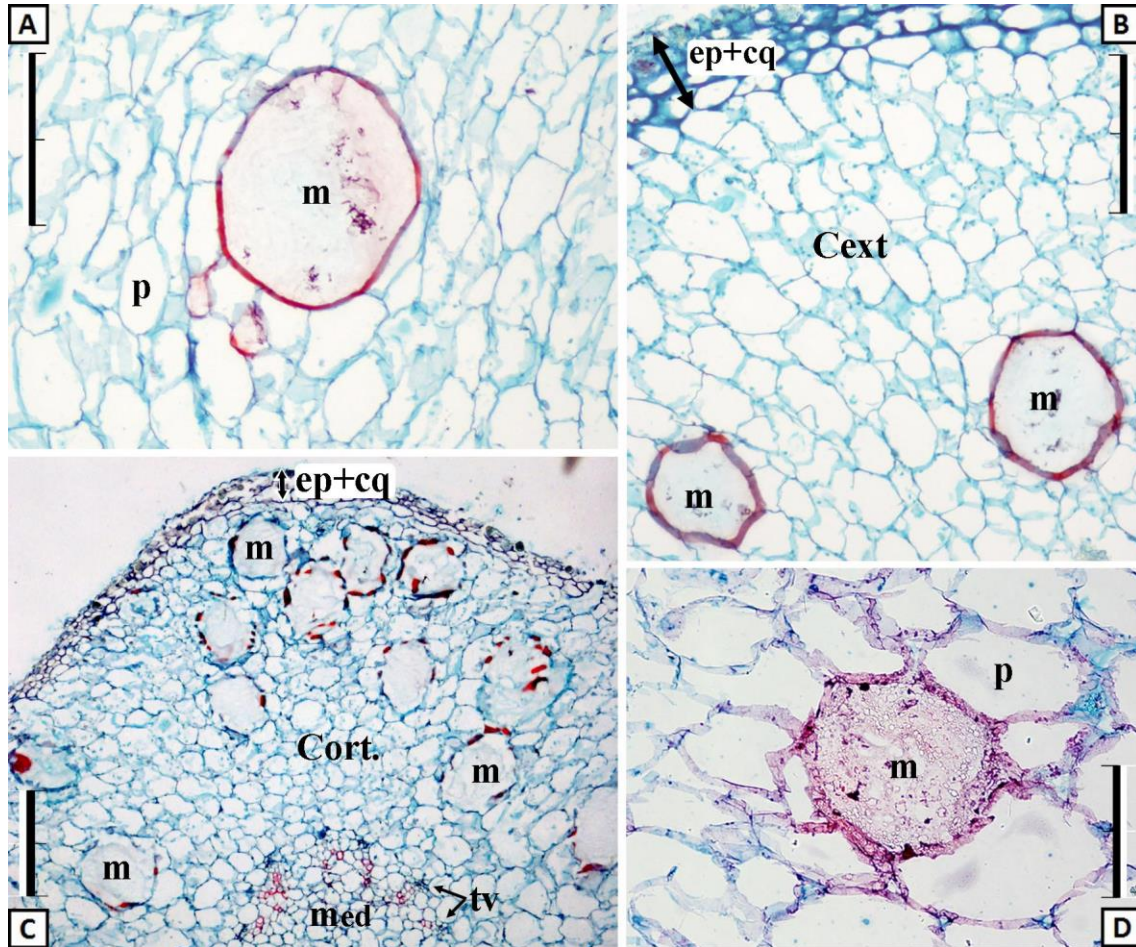


Figura 37. Células de mucílago (m) en cortes transversales del tallo de *O. ficus-indica*. La tinción de todos los recuadros de esta figura se ha efectuado con la técnica de safranina - verde fijo. **[A]** Forma inerme. Célula de mucílago (m) entre células de parénquima (p). **[B]** Forma inerme. Células de mucílago (m) en la corteza externa (Cext), cerca de la epidermis (ep) y el colénquima (cq). **[C]** F. inerme. Concentración de células de mucílago en un abultamiento del tallo, formado por una areola cercana. En la imagen se pueden distinguir cordones de tejido vascular (tv), que marcan el límite de la corteza (Cort) con la médula (med). **[D]** Forma espinosa. Célula de mucílago (m) entre células de parénquima (p). / Las barras de escala corresponden a 200  $\mu\text{m}$  en A, B y D; y a 300 $\mu\text{m}$  en C.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Diámetro mínimo medido	118,8	137,2
Diámetro máximo medido	256,9	389,6
Diámetro medio específico	198,2 $\pm$ 48,2	225,3 $\pm$ 59,2
Diámetro medio general	216,7 $\pm$ 56,4	

Tabla 25. Diámetros medios de células del mucílago en cladodios de *O. ficus-indica*. El tamaño de la muestra ha sido 8 células (en 7 cladodios distintos) para la forma inerme, y 17 células (en 9 cladodios) para la forma espinosa. Resultados en  $\mu\text{m}$ .

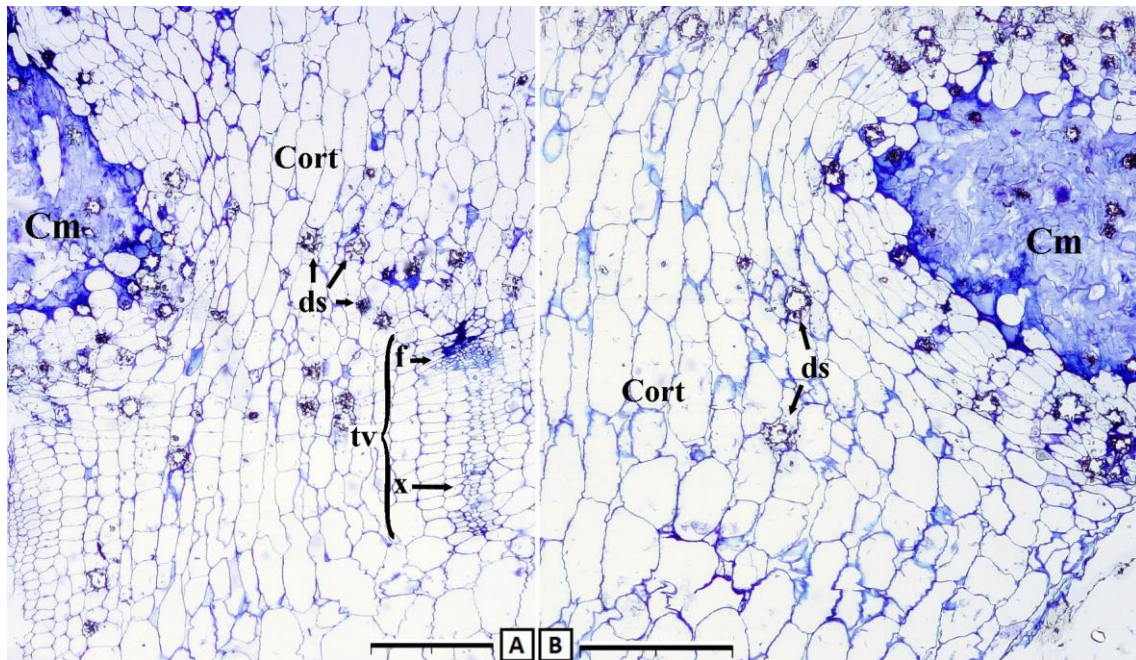


Figura 38. Canales de mucílago (Cm) en cortes transversales de la corteza (Cort) de un tallo de la *f. amyclaea* (espinosa). Tinción con azul de toluidina. Leyenda: Drusa (ds), Tejidos vasculares (tv), floema (f), xilema (x). Las barras de escala corresponden a 400 $\mu$ m.

### Corteza interna

Subyacente al parénquima en empalizada se encuentra la corteza interna (Figura 39). En estas zonas más internas del tallo, el parénquima tiene un escaso contenido en cloroplastos, y menor cuanto más interna sea la región. Por tanto, a diferencia de la corteza externa, su función no consiste en realizar la fotosíntesis, ya que su aporte a la actividad fotosintética es muy limitado. Tal y como afirman Terrazas y Mauseth (2002), su cometido atiende a razones de almacenamiento de agua.

Difiere también de la corteza externa en que ha perdido la ordenación en empalizada. Es por tanto un tejido desordenado, compuesto por células de tamaño muy heterogéneo con paredes relativamente flexibles, que les permiten adoptar distintas formas en función de las presiones internas y externas, además de aumentar y disminuir su volumen en función de la cantidad de agua almacenada sin romperse. Por sus propiedades, las células de este tejido son difícilmente distinguibles de las células de la médula.

La proporción de corteza externa (en empalizada) y corteza interna es variable. En algunos tallos la corteza está compuesta principalmente por parénquima en empalizada, con un volumen mínimo de corteza interna, mientras que en otros tallos sucede lo contrario.

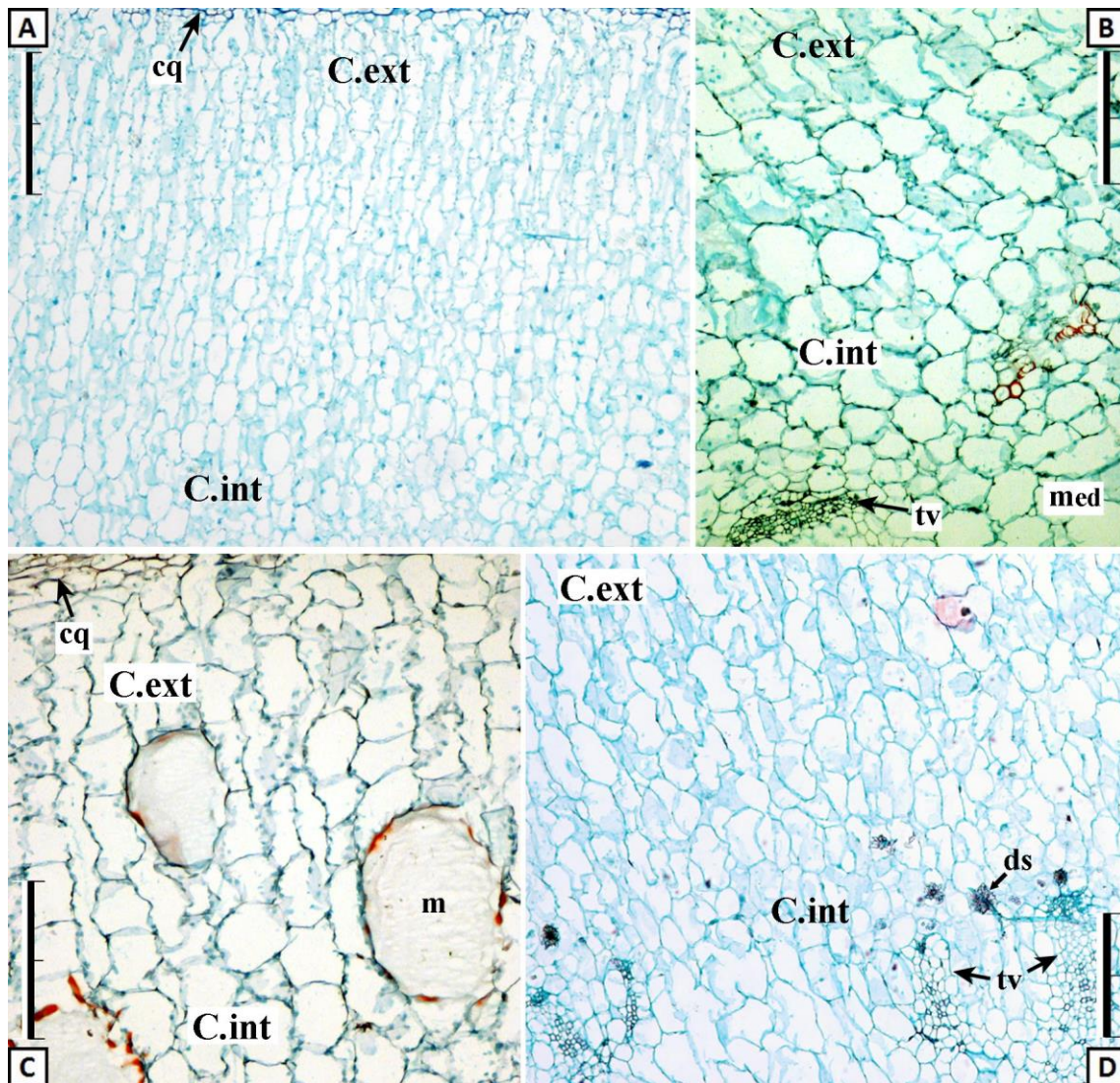


Figura 39. Cortes transversales de la región de transición entre la corteza interna (C.int) y externa (C.ext) de tallos de la forma inerme (A-C) y espinosa (D). Según se sitúa más internamente, el parénquima se va redondeando y perdiendo su ordenación en empalizada. / Leyenda: Colénquima (cq), Corteza externa (C.ext), Corteza interna (C.int), Médula (med), tejidos vasculares (tv), drusa (ds), Célula de mucílago (m). Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala corresponden a 400  $\mu\text{m}$  para A y D, y a 200  $\mu\text{m}$  para B y C.

En las células de corteza interna cercanas al floema suelen encontrarse pequeñas acumulaciones de gránulos de almidón (Figura 40). La formación de estos gránulos, también observados por otros autores (Fabbri *et al.*, 1996), muy probablemente se deba a que la concentración de azúcares es alta en las cercanías del floema. Estos azúcares son productos de la fotosíntesis y se descargan al resto de la planta desde el floema, que es el encargado de su transporte.

Por otra parte, no se han encontrado diferencias reseñables en las características de este tejido, ni de sus células entre las formas inerme y espinosa de *O. ficus-indica*.

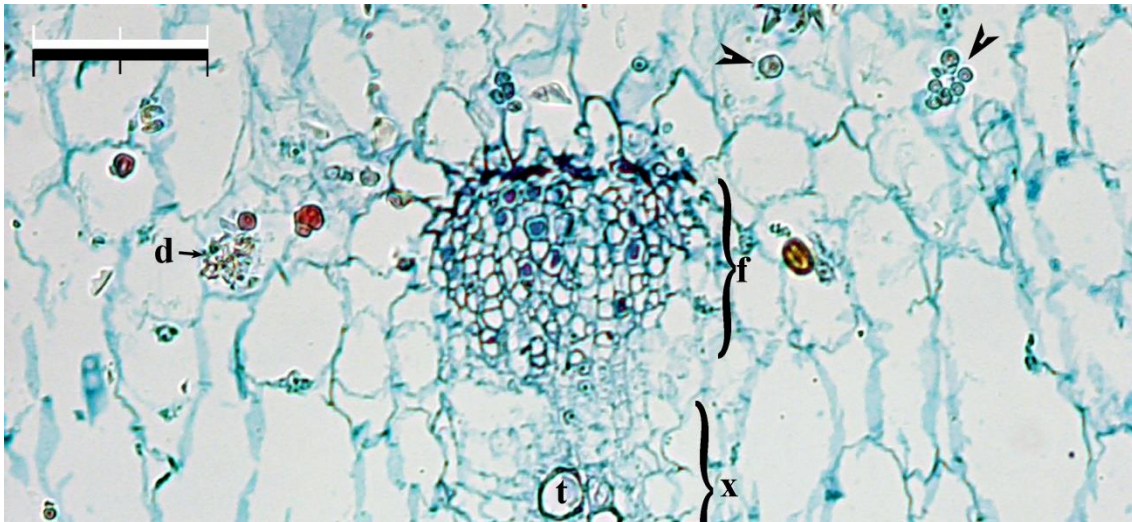


Figura 40. Corte transversal de las inmediaciones de un cordón de tejidos vasculares. En ellas se pueden encontrar numerosos granos de almidón (punta de flecha), y algunas drusas (d). En la imagen se aprecia el floema (f) y parte del xilema (x) del cordón, en el que se observa una tráquea (t). Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

### Tejidos conductores y Esclerénquima

Los tejidos vasculares están altamente especializados en la familia de las cactáceas (Terrazas y Mauseth, 2002). El sistema vascular en *O. ficus-indica* se organiza a modo de eustela, con cordones de tejido vascular dispuestos alrededor de la médula, en su frontera con la corteza interna. Estos cordones son independientes entre sí y están separados por radios de parénquima, denominados parénquima radiomedular o parénquima de la estela.

En los cactus existen otros dos tipos de cordones. Uno de ellos son los cordones corticales, que como su nombre indica se sitúan en la corteza, y se caracterizan por ser bidireccionales y cambiar con frecuencia de dirección. Los otros son los cordones medulares, que están interconectados con los cordones de la estela. Sin embargo, ninguno de estos otros dos tipos de cordones aparecen en el género *Opuntia*. Los corticales aparecen en todos los cactus salvo en las subfamilias *Pereskioideae* y *Opuntioideae*, mientras que los medulares son exclusivos de la subfamilia *Cactioideae* (Terrazas y Mauseth, 2002).

Volviendo a los cordones de la estela, en ambas formas de *O. ficus-indica* los componen los mismos tejidos: floema, xilema y cambium fascicular.

El floema (Figura 42A y C), consiste en una masa desordenada de células, compuesta por elementos de los tubos cribosos y sus células acompañantes. Los elementos de los tubos cribosos son células alargadas, vivas y anucleadas, cuya función es la de conducir las sustancias producidas por la planta (glucosa, sacarosa, etc.), es decir, la savia elaborada. En la unión de los elementos de los tubos cribosos aparecen



las placas cribosas simples. Por su parte, las células acompañantes también están vivas, tienen núcleo, y ejercen una función de apoyo a los elementos de los tubos cribosos.

El xilema (Figura 42B y D), está compuesto por tráqueas que al unirse por sus extremos forman los vasos leñosos. Las tráqueas son células muertas en su madurez, con un amplio lumen, y cuyas paredes celulares tienen engrosamientos lignificados, generalmente en forma helicoidal o anular (Figura 43 A y B). Su función es transportar agua y nutrientes extraídos del medio a través de la planta, la savia bruta. Entre las tráqueas, aparecen generalmente numerosas células de parénquima del xilema, que es de un menor tamaño que el parénquima que rodea a los cordones.

En los tallos de mayor edad, se ha apreciado la aparición de otros elementos conductores del xilema, las traqueidas de banda ancha (Figura 41), que son células alargadas con unos considerables engrosamientos en sus paredes. No aparecen en todos los cordones vasculares, y cuando lo hacen, aparecen en pequeños números en la zona del cordón más interna respecto al tallo.

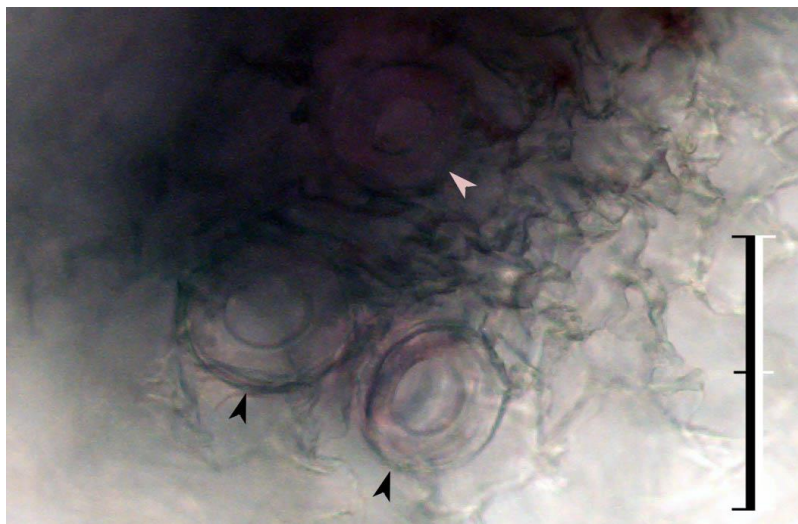


Figura 41. Traqueidas de banda ancha (puntas de flecha) en la región del xilema de un cladodio de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* de avanzada edad. Corte transversal. La barra de escala equivale a 50  $\mu$ m.

Entre ambos tejidos vasculares, se encuentra el cambium fascicular (Figura 42A y Figura 45A y B). Ocupa el área intermedia entre ambos, y su altura es de dos a cuatro filas de células. Tiene su origen en el procambium, y está compuesto por células meristemáticas partícipes en el crecimiento secundario del tallo, ya que se encargan de generar el floema y xilema secundario. Según el cambium genera floema secundario, el primario es empujado hacia zonas más externas. Estas fuerzas provocan que poco a poco se vaya aplastando hasta que finalmente colapsa, observándose en las tinciones como una masa fuertemente teñida de oscuro (Figura 45A). De tal manera, el floema secundario queda frecuentemente coronado por otra capa de floema primario colapsado. Este proceso es mucho más intenso en la chumbera brava.

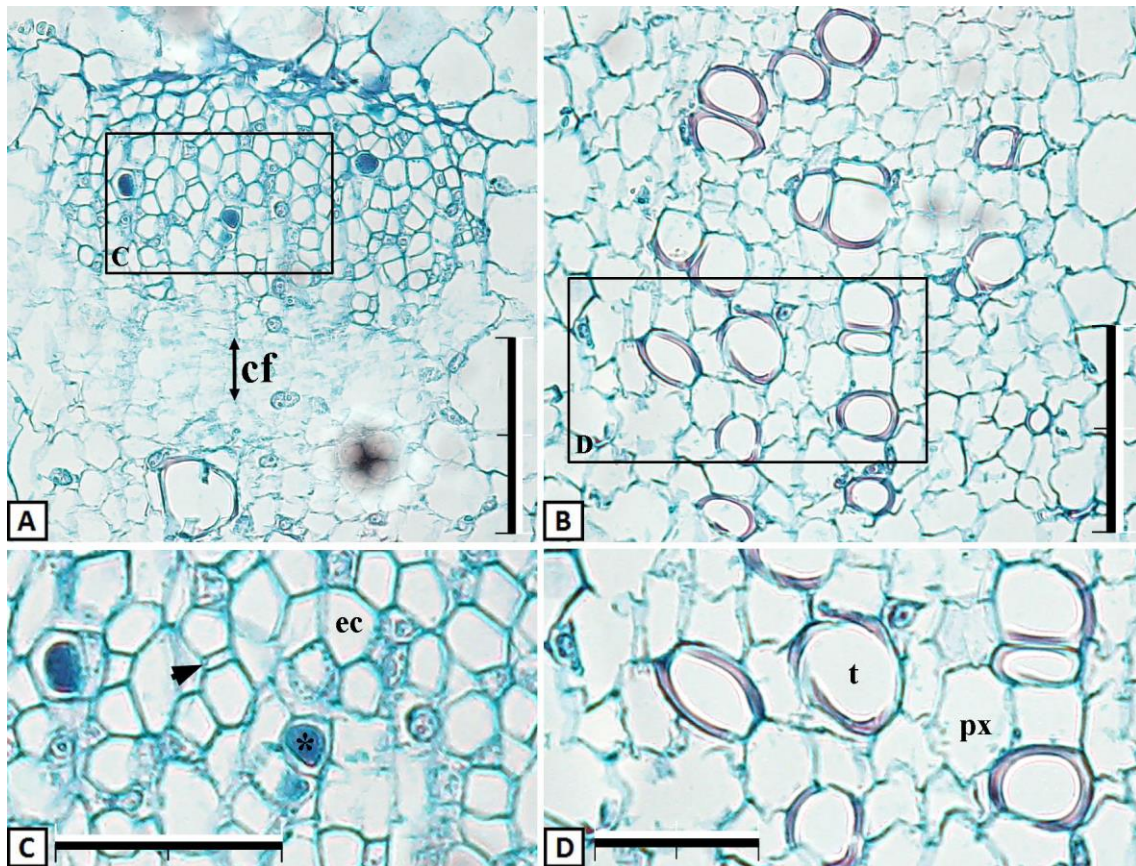


Figura 42. Sección transversal con tinción con safranina – verde fijo de tejidos vasculares del tallo de la forma espinosa. [A y C] Floema, compuesto elementos de los tubos cribosos (ec), junto con sus células acompañantes (Flecha). La flecha de dos cabezas indica la altura de la región en la que se encuentra el cambium fascicular (cf), distinguible por ser células teñidas con menor intensidad. Se pueden observar también algunas placas cribosas (\*) que comunican los elementos de los tubos cribosos entre sí. [B y D] Xilema, compuesto por parénquima del xilema (px), que rodea las tráqueas (t) o vasos, muy característicos por el engrosamiento secundario de su pared celular, que se ha teñido de un tono rojizo. / Las barras de escala corresponden a 100  $\mu$ m en A y B; y a 50  $\mu$ m en C y D.

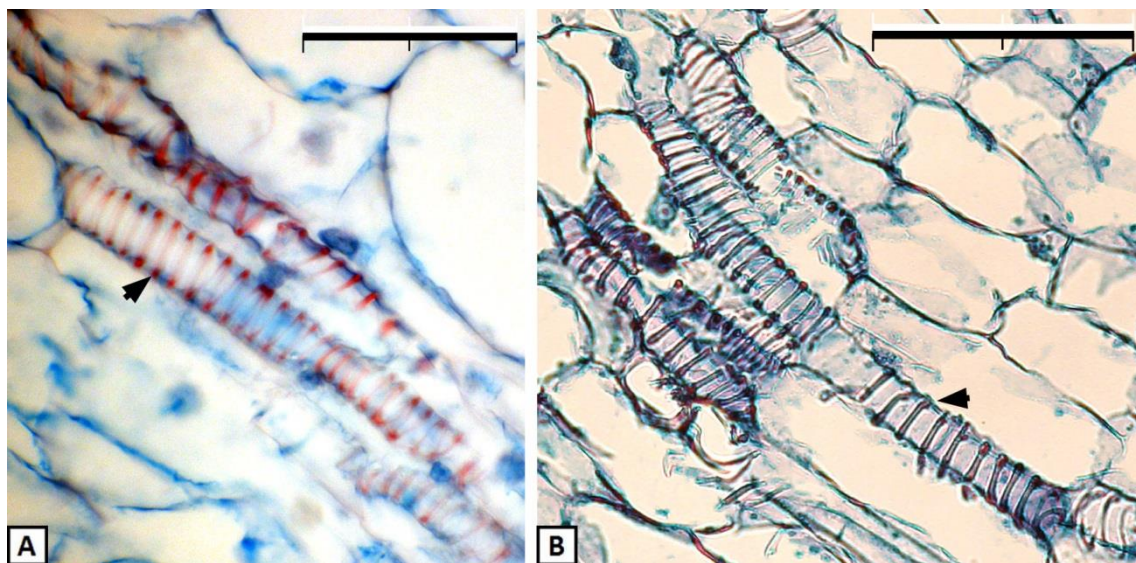


Figura 43. Vasos en cortes longitudinales del tallo de *O. ficus-indica*. [A] Forma inermis. Engrosamientos helicoidales (flecha) de las tráqueas, teñidos de rojo (safranina-verde fijo). [B] Forma espinosa. Engrosamientos (flecha) de las tráqueas que en este caso particular son más bien anulares. / Las barras de escala corresponden a 100 $\mu$ m.

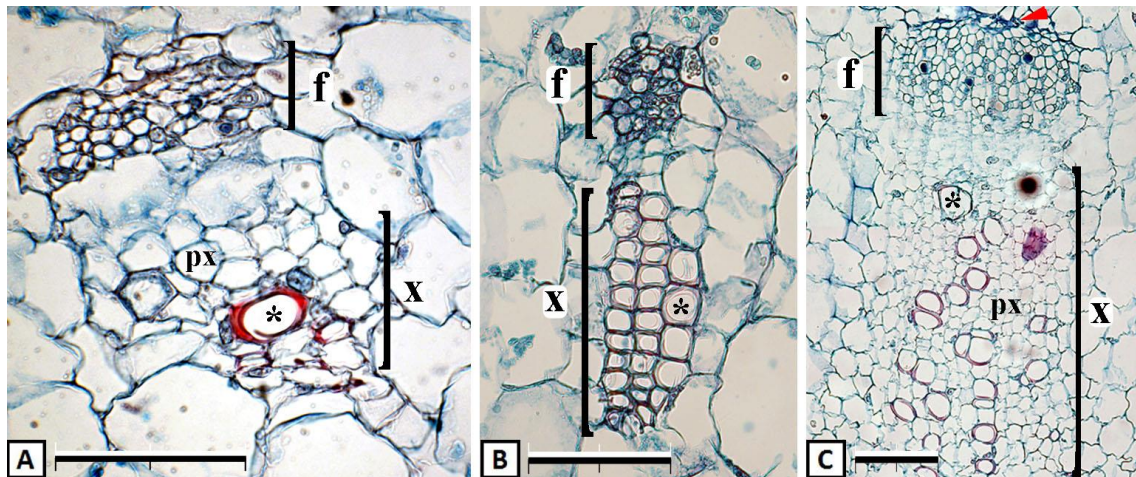


Figura 44. Sección transversal de tejidos vasculares de morfología variada, del tallo de *Opuntia ficus-indica*. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** Forma inerme. Cordón de tejido vascular relativamente ancho, pero poco alargado. Con mucho parénquima del xilema y pocas tráqueas. **[B]** Forma espinosa. Cordón estrecho y corto, sin parénquima en el xilema, compuesto únicamente por tráqueas. **[C]** Forma espinosa. Cordón de tejido vascular ancho y largo, con una proporción bastante igualada entre parénquima del xilema y tráqueas. Sobre el floema se observa una pequeña región oscurecida (flecha roja), que consiste en capas de floema primario colapsado al ser empujado por nuevos tejidos vasculares formados al comienzo del crecimiento secundario. / Leyenda: Floema (f), Xilema (x), Parénquima del xilema (px), Tráquea (\*). Las barras de escala corresponden a 100μm.

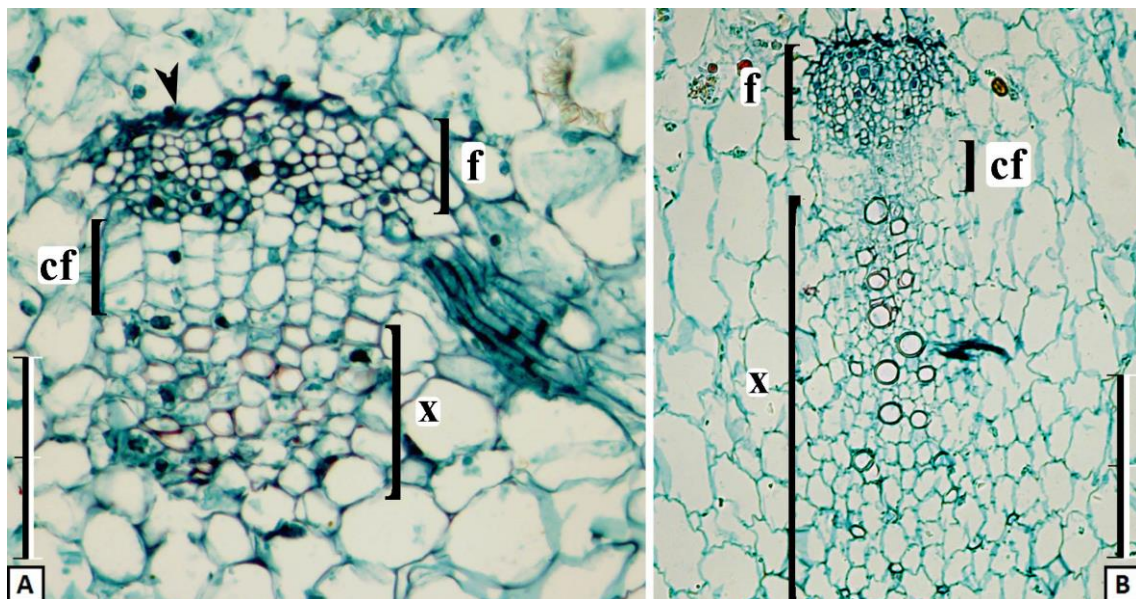


Figura 45. Corte transversal de tejidos vasculares en tallos de chumbera. Tinción con safranina - verde fijo. **[A]** Tejidos vasculares típicos de la forma inerme, de forma rechoncha, con el floema (f), el xilema (x) y el cambium fascicular (cf) más anchos que altos. La punta de flecha marca una zona de floema colapsado. **[B]** Tejidos vasculares típico de la forma espinosa, de formas estilizadas, más alto que ancho. El floema (f) es aproximadamente igual de alto que ancho, mientras que el xilema (x) es muy alto, y no tan ancho. El cambium fascicular (cf) es ligeramente más alto que ancho. / Las barras de escala corresponden a 100 μm en A y a 200 μm en B.

Los tejidos vasculares pueden tener una morfología distinta incluso en un mismo tallo y región. El grosor y altura de los cordones de tejido vascular varían con frecuencia. Lo mismo sucede con la proporción de tráqueas y parénquima en el xilema, pudiéndose observar desde xilemas con uno o dos vasos (Figura 44A) rodeados por

parénquima, a lo contrario, xilema formados por varias filas de tráqueas, sin apenas parénquima del xilema (Figura 44B).

Comparando entre ambas formas, se puede apreciar que de forma general las diferencias son prácticamente inexistentes, teniendo en cuenta además que en un mismo tallo se encuentran gran variedad de tamaños en los cordones vasculares.

Respecto al esclerénquima, de acuerdo con Fabbri *et al.* (1996), en tallos de un año de edad también se pueden encontrar haces de fibras en el xilema (fibras xilares) de los cordones de tejido vascular de mayor tamaño. Sin embargo, nuestras observaciones no se ajustan a tal apreciación, ya que en ningún cladodio de hasta dos años de edad, de ninguna de las dos formas estudiadas, hemos apreciado la aparición de fibras en el tejido vascular. No obstante, estudiando cladodios de mayor edad (de 5 años en adelante), sí que se ha podido apreciar la existencia de tales fibras (Figura 46), aunque no en todos los cordones de tejido vascular. Las fibras se disponen paralelamente al eje mayor del cordón (y de los vasos), y generalmente aparecen agrupadas en pequeñas bandas que atraviesan la región del xilema de lado a lado. Aunque también se pueden encontrar en menor número formando pequeños parches distintas zonas de la región del xilema.

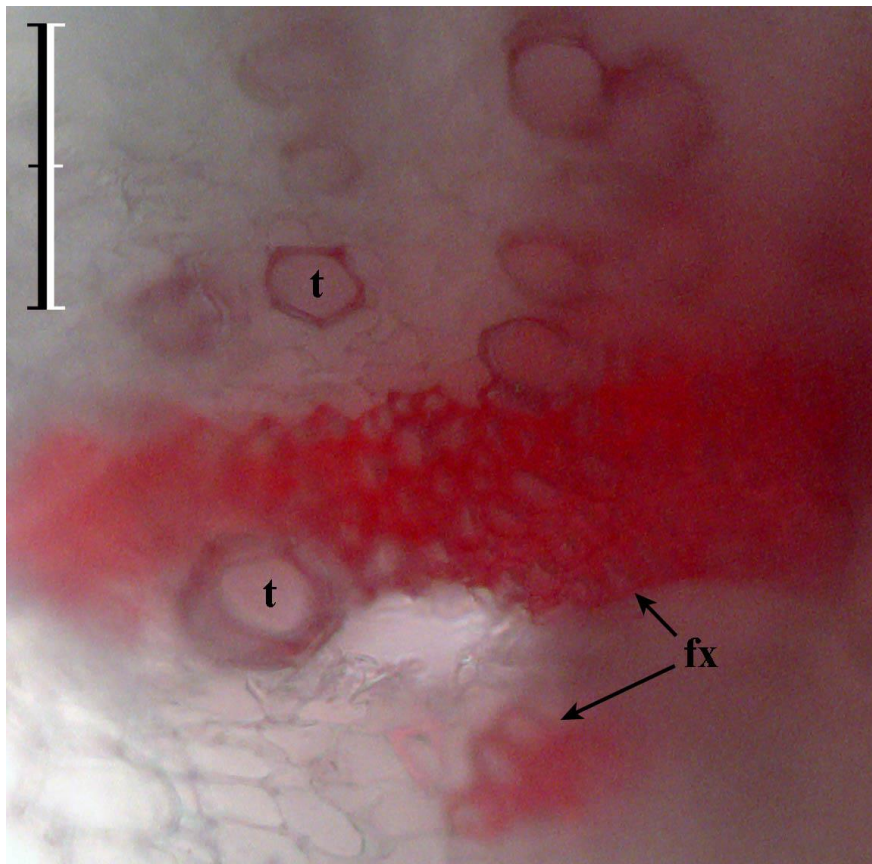


Figura 46. Corte transversal de la región del xilema de un haz vascular en un tallo de avanzada edad de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*, teñido con phloroglucinol. En la imagen se aprecian fibras xilares (fx) y tráqueas (t), situadas entre el parénquima del xilema. La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

Las fibras xilares que componen este tejido son fibras libriformes: células muertas en su madurez, con paredes lignificadas de buen grosor. Respecto al estudio comparativo, no hemos encontrado ninguna diferencia entre las dos formas de *O. ficus-indica* estudiadas.

### Médula

A diferencia de una gran cantidad de dicotiledóneas, las chumberas, como otras cactáceas (Gibson y Horak, 1978; Mauseth, 1989), tienen en el centro de sus tallos una gruesa médula. Aunque por lo general en el resto de las cactáceas ocupa una fracción mucho menor que en las chumberas (Mauseth, 1993; Nobel, 2003).

La médula es el tejido más interno. Se asemeja en gran medida a la corteza interna, con la que comparte la función también de almacenamiento de agua (Terrazas y Mauseth, 2002). Consiste en células de parénquima redondeadas, sin una ordenación aparente. Pueden contener algunos cloroplastos, pero en cantidades muy pequeñas, y granos de almidón. También se encuentran células del mucílago en este tejido, aunque en menor medida que en la corteza.

Independientemente de la forma de *O. ficus-indica* que sea, la proporción de médula en el tallo es muy variable, pudiendo ocupar una pequeña parte de éste (Figura 47A), o ser el tejido más voluminoso (Figura 47B).

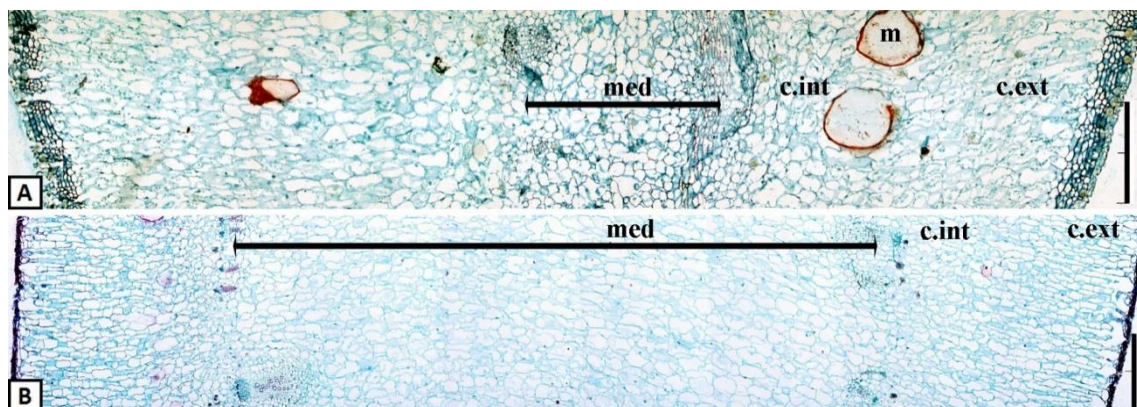


Figura 47. Secciones transversales de tallos de *O. ficus-indica*, en la que las barras centrales marcan la zona ocupada por la médula (med). Otros tejidos que se aprecian son la corteza interna (c.int) y externa (c.ext). Los tallos A y B, de las formas inerte y espinosa respectivamente, difieren en gran medida en su proporción de médula. Sin embargo esta diferencia no viene dada por la forma de chumbera, sino por la diversidad inherente a esta planta. / Otra leyenda: Célula de mucílago (m). Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala corresponden a 400µm en A y a 800µm en B.

### Areolas: espinas, gloquidios y tricomas

#### ▪ areolas

La morfología, distribución y aparición de las estructuras que se dan en las areolas (espinas y gloquidios, ya que los tricomas son semejantes), difieren en gran

medida entre ambas formas. De hecho, es el factor más relevante a la hora de diferenciar entre ambas plantas, ya que la principal y posiblemente única diferencia de importancia entre ambas formas son sus espinas. Las diferencias en este aspecto son grandes y se pueden apreciar a simple vista.

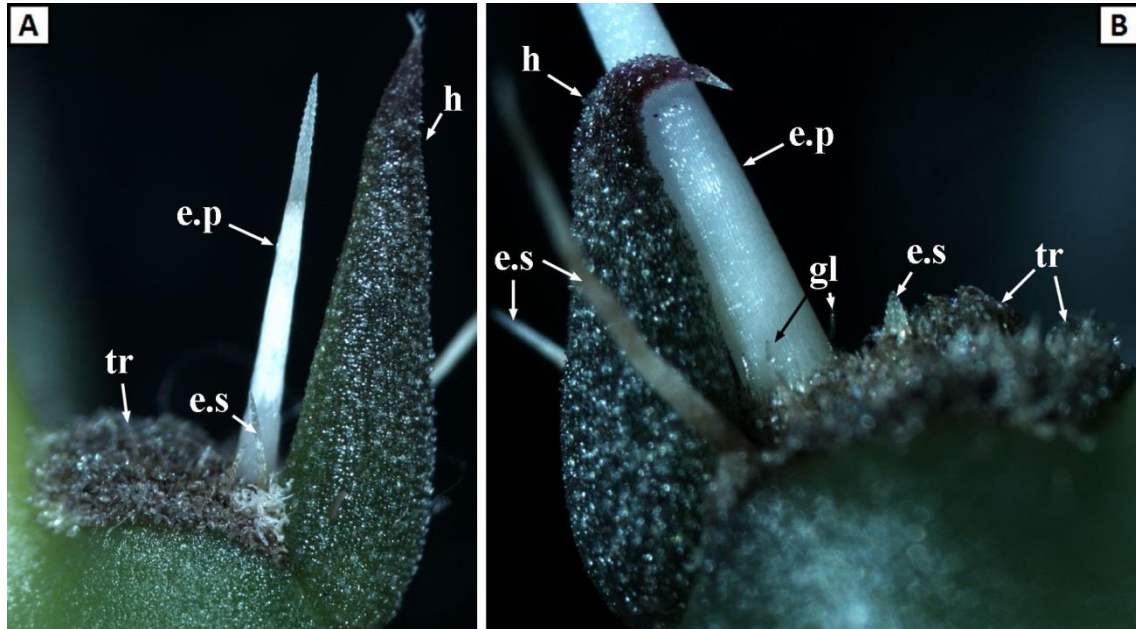


Figura 48. Areolas juveniles en tallos de las formas [A] *ficus-indica* y [B] *amyclaea*. / Leyenda: Espina principal (e.p), Espina secundaria (e.s), Tricomas (tr), Hoja (h), Gloquidio (gl).

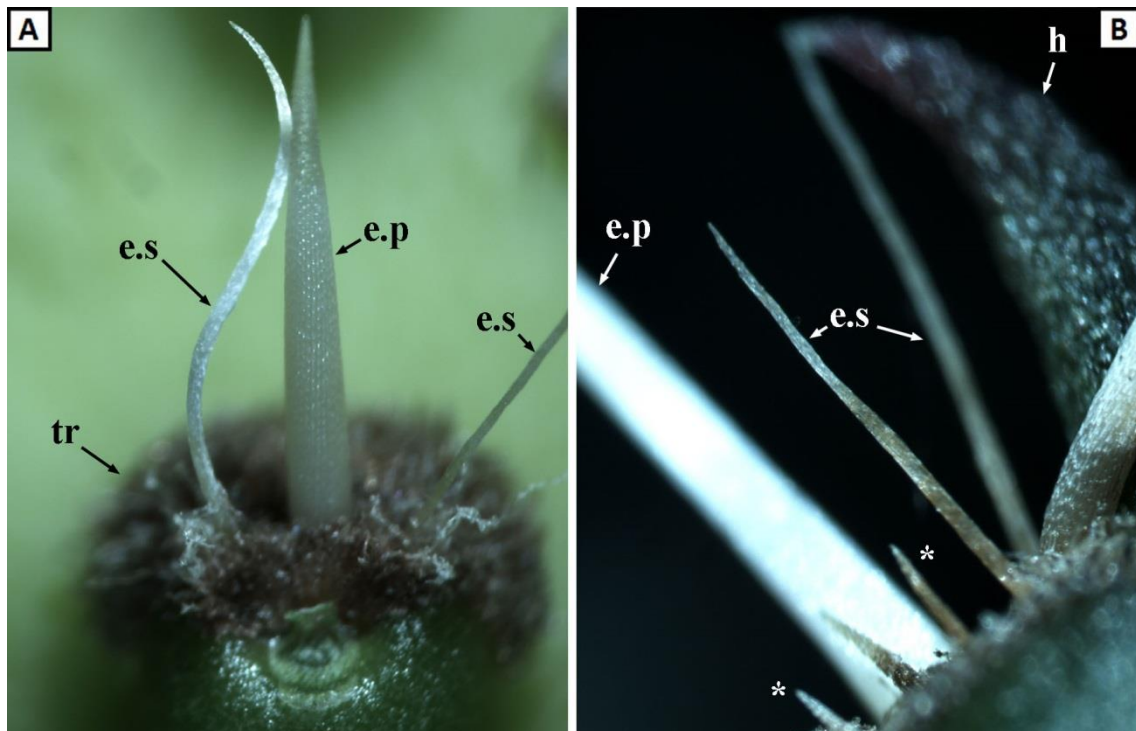


Figura 49. Areolas de las formas, [A] *ficus-indica* (a la que se le ha extraído la hoja para facilitar la visualización), y [B] *amyclaea*. El asterisco (\*) indica pequeñas estructuras cuyo destino aún resulta desconocido, pudiendo crecer para ser otra espina secundaria, o mantenerse de ese tamaño como un gloquidio. Leyenda: Espina principal (e.p), Espina secundaria (e.s), Tricomas (tr), Hoja (h).

Las areolas jóvenes son prácticamente iguales (Figura 48). Consiste en una zona abultada del tallo, recubierta en su superficie de pequeños tricomas. De ella emerge una espina principal, muy recta y gruesa. En la f. *ficus-indica*, alrededor de la espina central aparecen una o dos espinas de menor grosor, normalmente muy curvadas (Figura 49A), de forma irregular, mientras que en f. *amyclaea* son hasta 6 las espinas que aparecen alrededor de la central (Figura 49B). Estas espinas periféricas tienen una forma y longitud variable, pudiendo llegar ser más largas que la propia espina central, pero nunca más gruesas. La disposición y características de las espinas se ajustan a lo observado comúnmente en los cactus y descrito por Mauseth (2006).

Según pasa el tiempo, comienzan a hacerse más evidentes las diferencias en las areolas de ambas formas. Por lo general en la f. *ficus-indica* las espinas accesorias desaparecen con el tiempo, manteniendo tan sólo una espina por areola, la central. En muchas ocasiones la espina central también acaba desprendiéndose, por lo que el resultado es que los cladodios más viejos de f. *ficus-indica* en muchas ocasiones son parcial o totalmente inermes (Figura 50A). Sin embargo, en la f. *amyclaea* las espinas periféricas engrosan y crecen, pasando a tener unas características muy similares a la principal, siendo en muchos casos indistinguibles. Por tanto, los tallos adultos mantienen de dos a seis largas espinas por areola (Figura 50B).

Por otra parte, los recuentos en el número de areolas por cladodio que hemos realizado han arrojado datos muy parejos (Tabla 26). Por tanto, las diferencias entre las areolas de ambas formas consisten en las estructuras que albergan las areolas, no en la cantidad de areolas *per se*.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Mínimo de areolas en un cladodio	108	107
Máximo de areolas en un cladodio	122	155
Media de areolas por cladodio	114,9 ± 4,7	119,7 ± 22,1
Densidad (areolas / cm <sup>2</sup> de cladodio)	0,11 ± 0,02	0,13 ± 0,04

Tabla 26. Resultados obtenidos del recuento de areolas por cladodio de ambas formas de *O. ficus-indica*. La muestra ha consistido en 10 cladodios de cada especie (n=10).

▪ *espinas*

Las espinas adultas de ambas formas difieren principalmente, aparte de por su cantidad, por sus dimensiones. Mientras que las espinas de f. *ficus-indica* son relativamente pequeñas y estrechas, en f. *amyclaea* son de un tamaño mucho mayor, aproximadamente el doble de gruesas y cuatro veces más largas (Tabla 27).

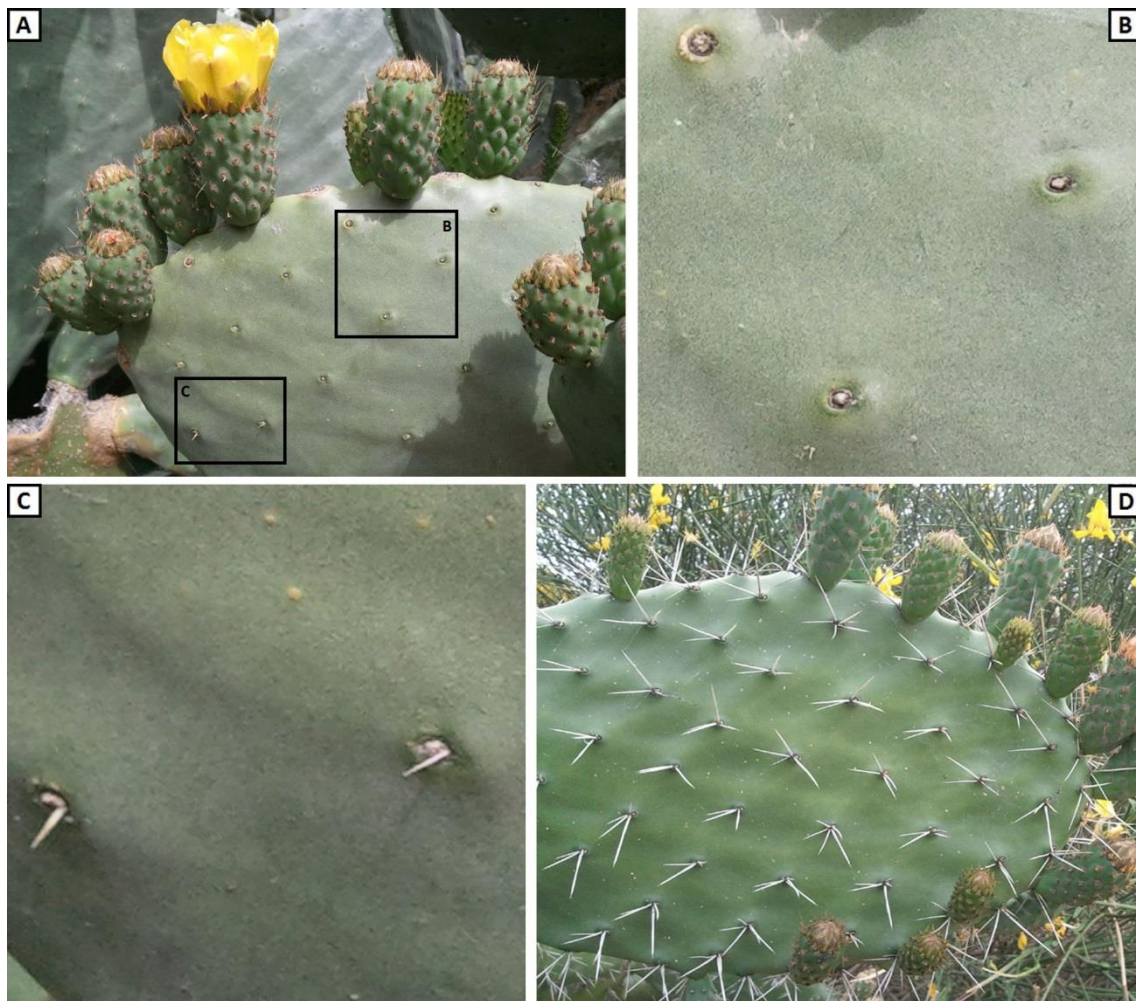


Figura 50. Cladodios de *O. ficus-indica*. [A] *F. inerme*. Las areolas pueden estar desprovistas por completo de espinas (B), o mantener una espina solitaria de pequeño tamaño (C). [B] *F. espinosa*. Todas sus areolas tienen numerosas espinas de gran tamaño.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Longitud máxima medida	11,5	39,1
Grosor máximo medido	1,1	2,1

Tabla 27. Dimensiones de máximas medidas en espinas del cladodio de *O. ficus-indica*. Muestra de 50 espinas (en 10 tallos diferentes) por forma ( $n=50$ ). Resultados expresados en mm.

Las espinas de ambas formas son blancas en su zona intermedia, también conocida como zona de elongación y diferenciación (Mauseth, 2006). La base tiene un tono verdoso poco intenso (Figura 51A y C), mientras que la punta varía de tonalidad, entre un verde claro similar al de la base (Figura 51A) y un verde mucho más oscuro (Figura 51B). Esa tonalidad oscura es más frecuente en la espina de *f. amyclaea*, que además suele tener una banda, también de color oscuro, a varios milímetros de la punta, que se va aclarando según se acerca a ésta (Figura 51C).



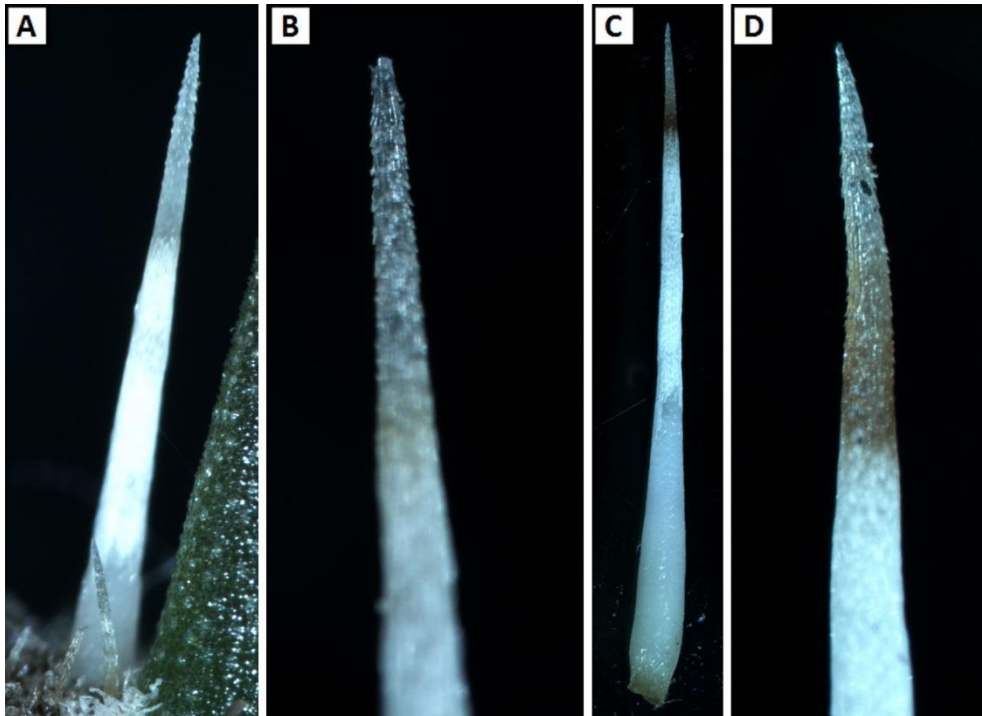


Figura 51. Muestras de espinas de *O. ficus-indica*. [A y B] *F. ficus-indica*. [C y D] *F. amyclaea*.

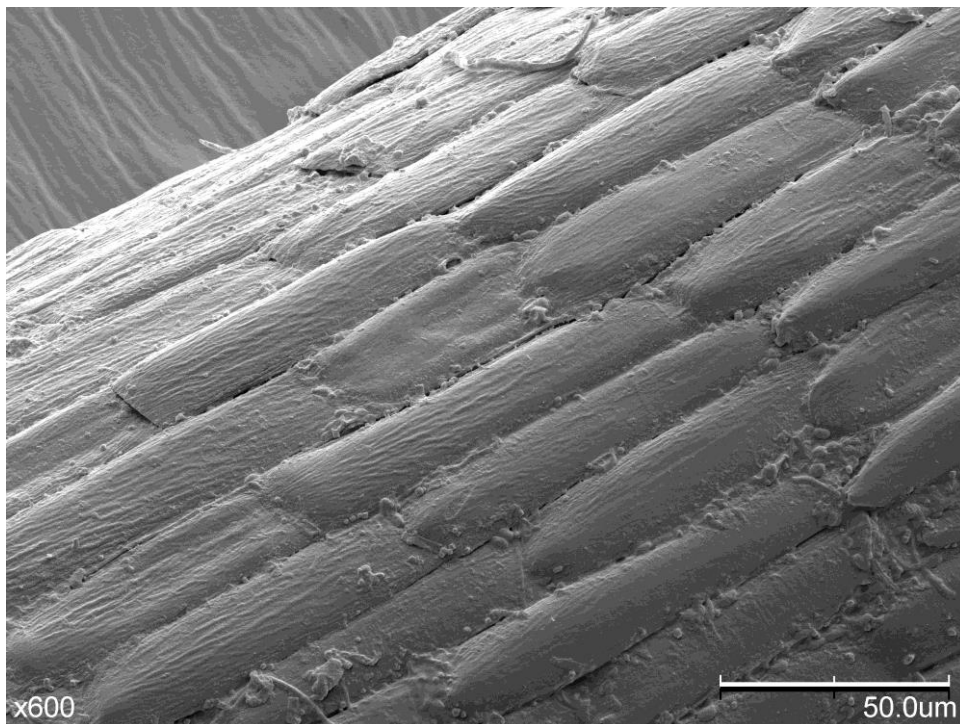


Figura 52. Vista de la superficie de una espina de un tallo de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*. Células de la epidermis de la espina dispuestas en mosaico.

En ambas formas, la base y la región media están cubiertas por largas células epidérmicas alargadas, dispuestas en mosaico (Figura 52), sin elementos que sobresalgan en su lisa superficie. Las dimensiones de estas células son similares en ambas formas (Tabla 28).

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Longitud media celular	71,7 ± 11,6	76,7 ± 15,5
Anchura media celular	22,2 ± 06,3	17,5 ± 02
Superficie media celular	1.591,7	1.342,3

Tabla 28. Dimensiones medias de las células ubicadas en la superficie de las espinas de *O. ficus-indica*. Se han medido 30 células en 3 espinas distintas (n=30) por forma. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

Sin embargo en la zona apical de las espinas, la ordenación superficial cambia. Las células ya no encajan por completo entre sí, y aparecen las barbas, o salientes de las células de la superficie de la espina, que se solapan sobre las células subyacentes. Las barbas dificultan la extracción de las espinas y gloquidios una vez se han clavado en la piel de cualquier animal que se acerque. Por tanto tiene una función protectora de disuasión de amenazas potenciales.

Si comparamos espinas, la de la f. *amyclaea* (Figura 53B), al ser más fina, también tiene una punta más aguda y afilada que la espina de la f. *ficus-indica* (Figura 53A), y además sus barbas son más estrechas y protuberantes.

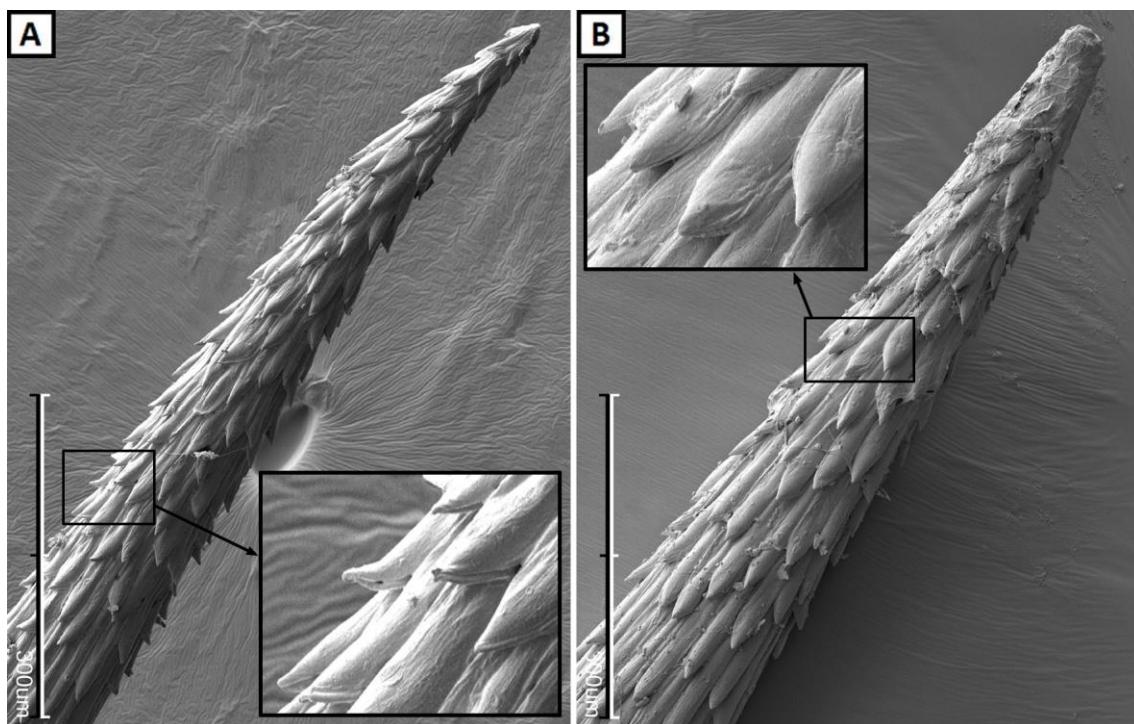


Figura 53. Zona apical de espinas de cladodios de *O. ficus-indica*: f. *ficus-indica* (A), y f. *amyclaea* (B). En los recuadros se aprecian con más detalle los salientes o barbas de las células de la epidermis de las espinas. Las barras de escala corresponden a 300  $\mu\text{m}$ .

#### ▪ Gloquidios

Además de las espinas, de la areola del tallo emergen gloquidios. En esencia son pequeñas espinas que se escinden con gran facilidad. Su estudio es problemático ya que son escasos y poco sobresalientes, al contrario de lo que sucede en las areolas de los frutos, donde son muy numerosos y fácilmente observables. En muchos casos, en

los cladodios jóvenes, no es posible reconocer si las pequeñas estructuras que emergen de la capa de tricomas de la areola, se trata de gloquidios o de espinas jóvenes emergentes. En los tallos adultos, encontrar los gloquidios puede ser una tarea más complicada si cabe. A simple vista la areola aparenta carecer de gloquidios. Es necesario hacer uso de la microscopía electrónica para confirmar la presencia de éstos. Incluso con esta herramienta tan potente, se hace difícil observarlos, ya que son muy escasos y están ocultos por la maraña de tricomas que cubre la areola (Figura 54A). Aparecen agrupados muy juntos, pero no ha sido posible discernir si se disponen con algún tipo de ordenación concreta.

Los gloquidios del tallo tienen longitudes que oscilan entre los 400  $\mu\text{m}$  y los 700  $\mu\text{m}$ . En nuestras observaciones se ha apreciado que los gloquidios de la forma inerme tienen una menor longitud que los de la forma espinosa. Sin embargo, se requiere un estudio en mayor profundidad, ya que la muestra medida ha sido escasa debido a su difícil observación.

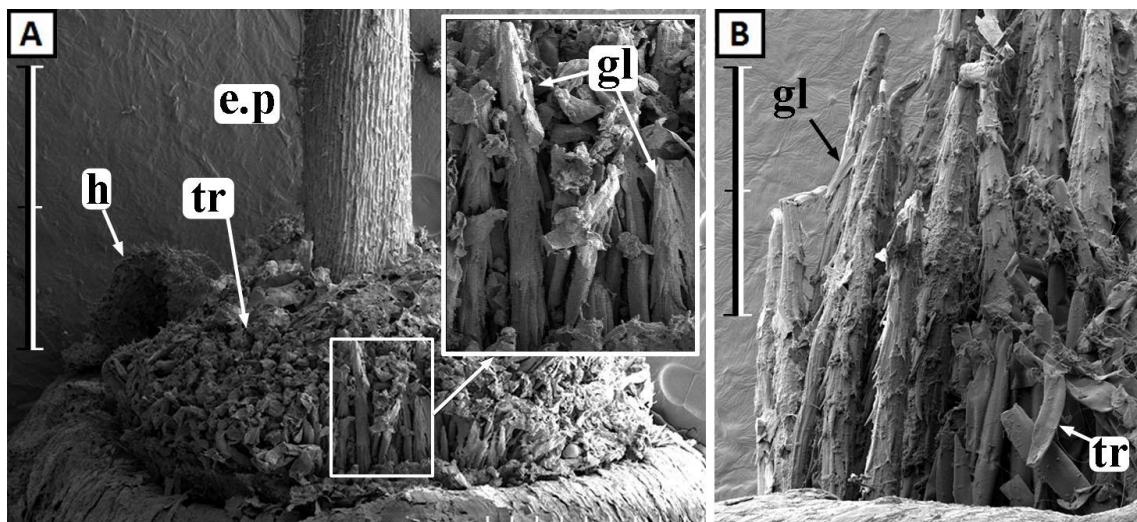


Figura 54. Areolas de cladodios adultos de *O. ficus-indica*. **[A]** Forma inerme. Contiene una espina central (e.p) de gran tamaño, una hoja desecada (h), y una maraña de tricomas (tr), que oculta varios gloquidios (gl) en su interior, ampliados en el recuadro. **[B]** Forma espinosa. Gloquidios (gl) sobresaliendo de la maraña de tricomas (tr). / Las barras de escala corresponden a 1 mm para A y a 400  $\mu\text{m}$  para B.

## La hoja

Aunque las hojas están presentes en todos los cactus, la modificación evolutiva de la morfogénesis de las hojas ha llevado a una gran diversidad de tipos de hojas en la familia (Mauseth, 2006). En la mayor parte de estos casos, han revertido en hojas de un menor tamaño, en ocasiones tan atrofiadas que caen al poco tiempo de aparecer, como sucede en las chumberas. Este camino evolutivo permite disminuir las pérdidas de agua por transpiración, sin perder una superficie fotosintética significativa, ya que

los tallos se encargan de esta función. Por tanto, esta es otra de las adaptaciones que permiten a las chumberas prosperar en climas áridos.

En un principio, las hojas recubren casi por completo los brotes en formación, protegiendo así las areolas y sus espinas, cuando estas últimas aún no están totalmente desarrolladas. El promedio de tamaño alcanzado por estas diminutas hojas es 5,9 y 7,1 mm de longitud media para las formas espinosa e inerme, respectivamente (Tabla 29). El análisis estadístico de los datos nos confirma que las hojitas de la forma espinosa son significativamente más grandes ( $P < 0,01$ ) que las hojas de la forma espinosa.

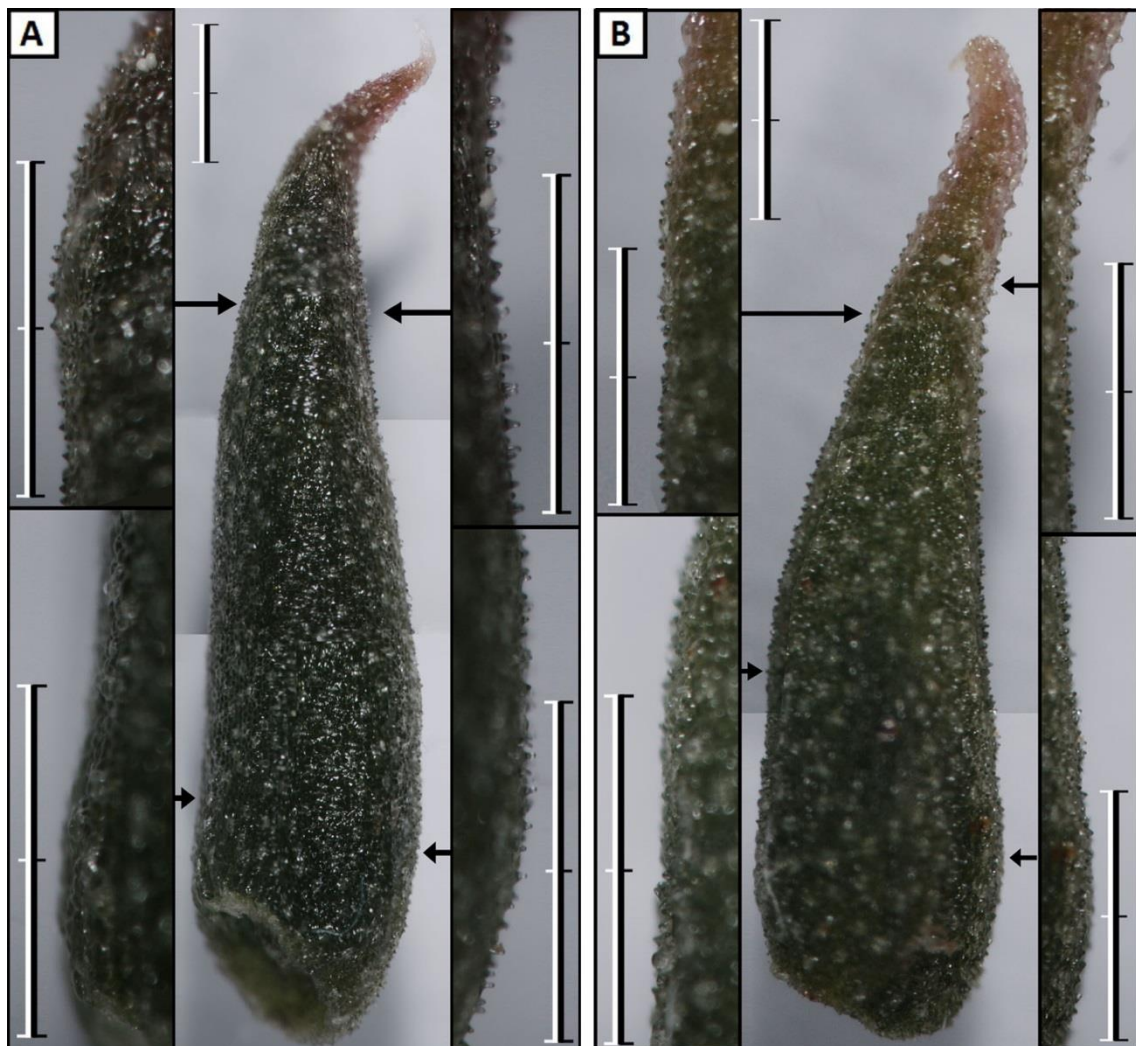


Figura 55. Hojas de areolas del tallo de *O. ficus-indica*. La parte de la izquierda de cada hoja corresponde a la cara adaxial de la hoja (haz), y la derecha a la abaxial (envés). Los recuadros muestran ampliaciones de la superficie de la hoja, que nos permiten apreciar la existencia, o no, de papilas foliares. [A] Forma inerme. [B] Forma espinosa. / Las barras de escala corresponden a 1 mm.

En la figura 55 A y B se muestran dos hojas, de la forma inerme y espinosa, respectivamente. Vemos como las hojas son curvas en su zona más apical, acostumbrando a adoptar forma de gancho en el extremo. Además, se puede observar que la superficie de la hoja en determinadas zonas es relativamente lisa, mientras que

en otras es bastante rugosa, debido a la presencia de unos repliegues de la parte más externa de la pared celular de las células epidérmicas denominados papilas foliares. Generalmente la zona rugosa corresponde con la cara abaxial y la parte más distal de la cara adaxial. La superficie lisa se extiende más bien por el resto de la cara adaxial de la hoja.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Longitud media	7,1 ± 0,5	5,9 ± 0,5
Mínimo medido	6	5
Máximo medido	8	7

Tabla 29. Longitud de hojas del tallo de *O. ficus-indica*. La muestra ha consistido en 30 hojas por forma ( $n=30$ ). Resultados expresados en mm.

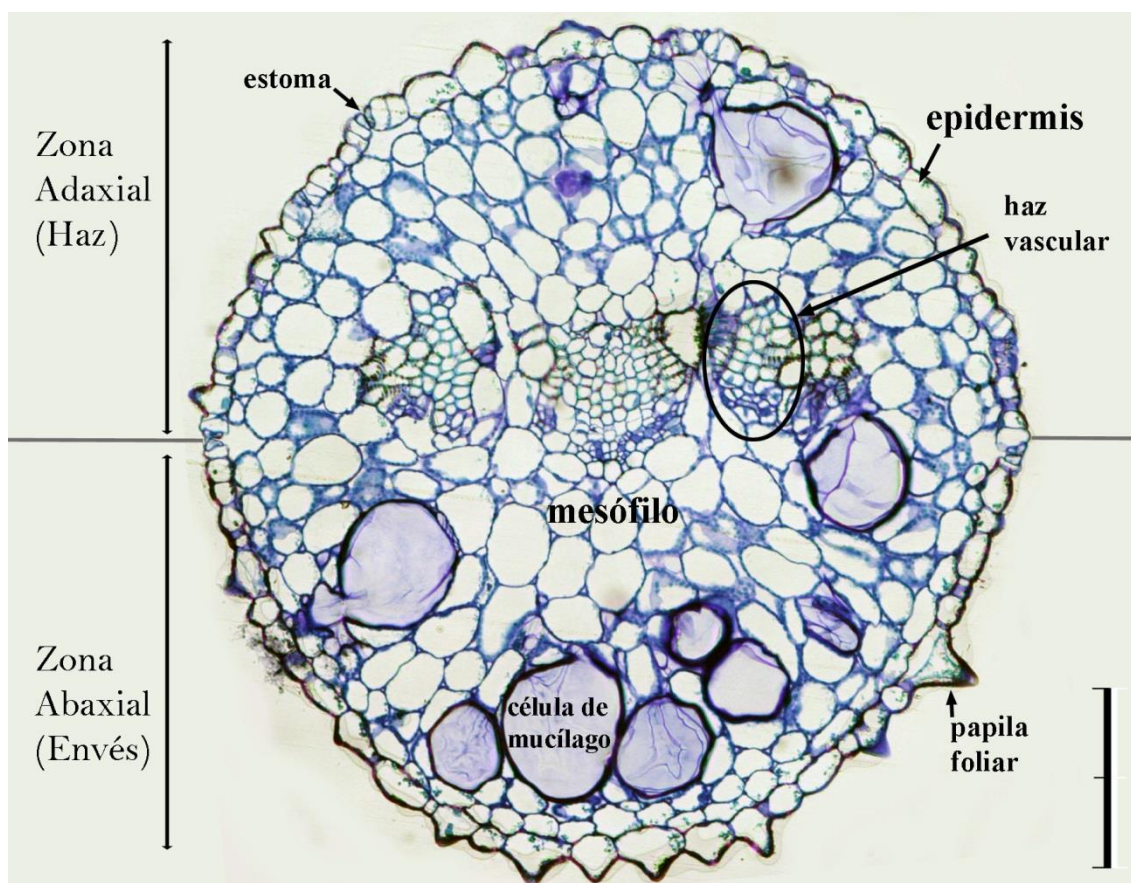


Figura 56. Corte transversal de la zona apical de una hoja de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*, teñido con azul de toluidina. División de zonas adaxial y abaxial. La barra de escala corresponde a 200 µm.

La estructura interna de la hoja (Figura 56), es menos compleja que la del tallo. Simplificando, consiste en una epidermis y un mesófilo, en el que se encuentran insertos los haces vasculares y las células del mucílago. La epidermis es uniestratificada, y al contrario que en el tallo, no hay excepciones. Por encima, la epidermis está cubierta por una fina cutícula, y por debajo, se encuentra el mesófilo, compuesto por células de parénquima desordenadas y redondeadas. Por tanto,

comparando con el tallo, desaparecen tejidos como el colénquima y la médula, y también se pierde la ordenación en empalizada del parénquima. No se han encontrado cristales de calcio.

Además, en la estructura interna de la hoja se aprecian dos zonas bien diferenciadas (Figura 56), en las que las características y dimensiones de los tejidos varían en mayor o menor medida. Estas dos regiones son la adaxial (el haz de la hoja) y la abaxial (el envés). La ubicación del floema marca la frontera entre ambas zonas, y cada una ocupa aproximadamente una mitad del volumen de la hoja. En la zona adaxial se encuentran los haces vasculares y la mayor parte de los estomas, mientras que en la zona abaxial se concentran las células de mucílago y las papilas foliares.

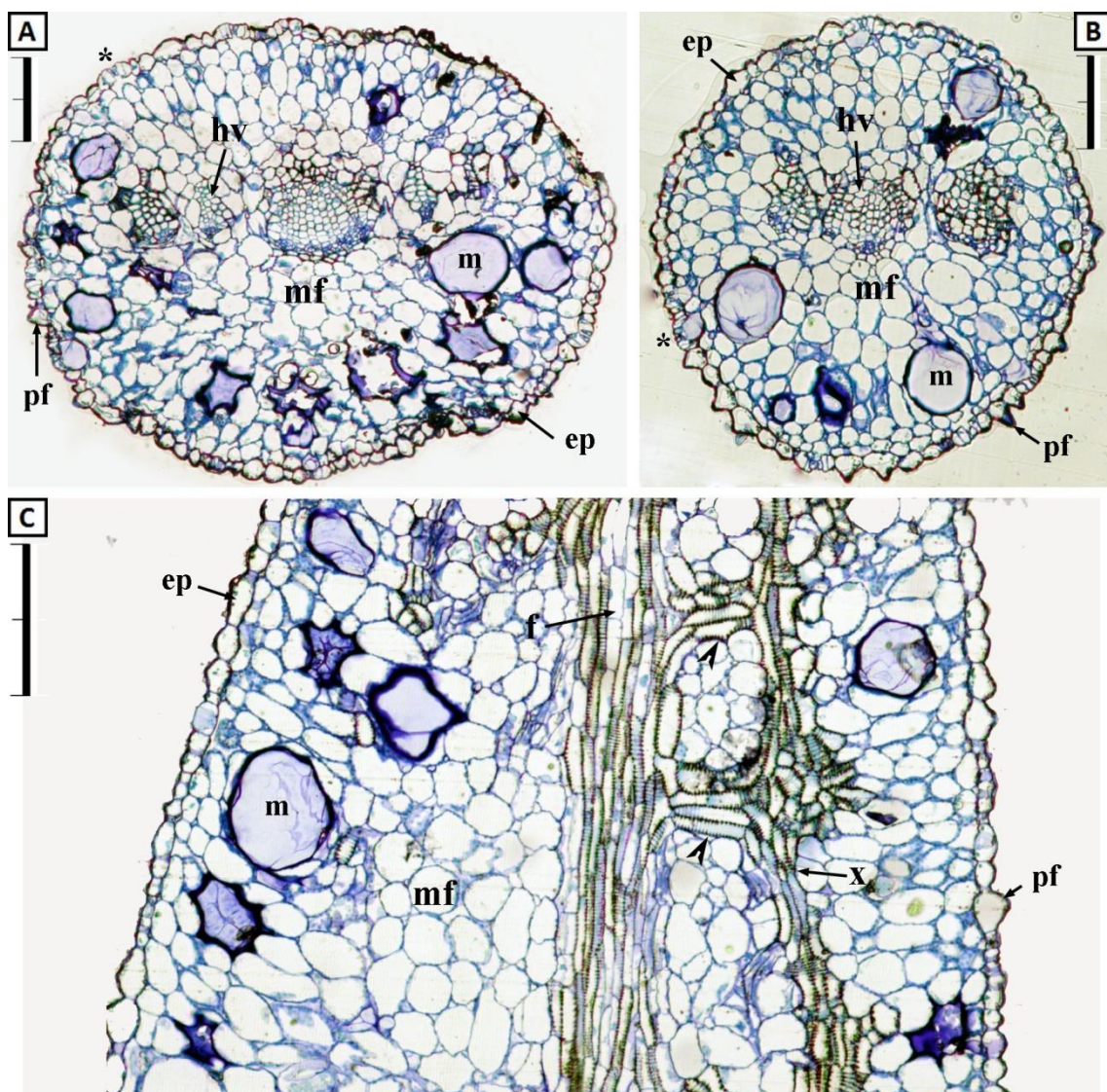


Figura 57. Cortes de una hoja de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*, teñidos con azul de toluidina. [A] Corte transversal, zona basal. Forma achatada, más ancha que alta. [B] Corte transversal, zona apical. De forma circular. [C] Corte longitudinal. Los haces vasculares principales están interconectados por venas menores (puntas de flecha). Se aprecian los engrosamientos del xilema (x) y las células de floema (f), vivas y nucleadas. / Leyenda: Epidermis (ep), Papila foliar (pf), Mesófilo (mf), Célula de mucílago (m), Estoma (\*), Haz vascular (hv), Xilema (x), Floema (f). Las barras de escala corresponden a 200 µm.

La simetría de las hojitas no es la típica de una hoja con lámina bifacial. El mesófilo no se puede subdividir en parénquima en empalizada y lagunar. Por otra parte la lámina no es de contorno aplanado, sino que es elipsoidal en las partes basales y medias, y prácticamente circular en su región más distal (Figura 56 y Figura 57A). Por lo general, si la forma es elipsoidal, las hojas son más anchas que altas, aunque en ocasiones sucede lo contrario (Figura 58B). Al existir menos espacio disponible en la zona apical, los tejidos vasculares, que en la zona basal se agrupan frecuentemente en cinco haces, aquí convergen en un número menor de haces. En secciones longitudinales de la hoja se puede apreciar perfectamente que los haces foliares están interconectados y forman una especie de red (Figura 57C).

No hay diferencias notables en cuanto a la forma de las hojas en ambas formas, inerme y espinosa. En los dos casos, la zona basal de la hoja puede adquirir un contorno variable aunque tienda a la forma elipsoidal (Figura 58A y B), mientras que la zona apical adquiere una forma circular.

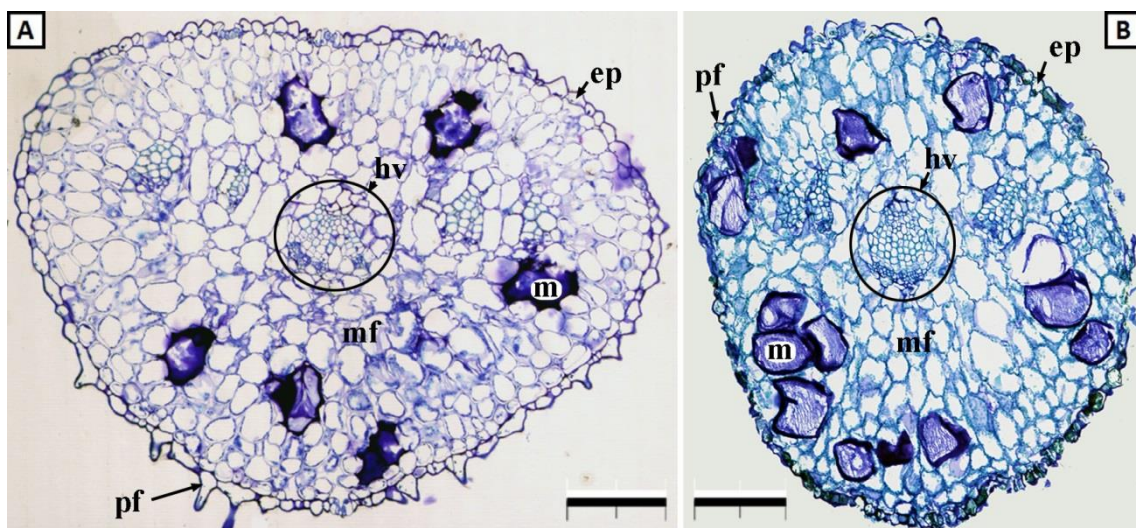


Figura 58. Zona basal en corte transversal de la hoja. Tinción con azul de toluidina. [A] *F. inerme*. Hoja más ancha que alta con una forma ligeramente triangular, por el abultamiento de la zona abaxial. [B] *F. espinosa*. Hoja estrecha y más alta que ancha. / Leyenda: Epidermis (ep), Papila foliar (pf), Célula de mucílago (m), Mesófilo (mf), Haz vascular (hv). Las barras de escala corresponden a 200  $\mu$ m.

### Epidermis

La epidermis foliar de *O. ficus-indica* está recubierta externamente por una cutícula que es semejante en ambas caras de la hoja (adaxial y abaxial) y formas taxonómicas (inerme y espinosa). Es una capa muy fina, de menor grosor incluso que la cutícula del tallo. Tiene un espesor medio de  $1,6 \pm 0,4 \mu$ m, habiéndose obtenido valores entre los 1,1 y los 2,3  $\mu$ m.

Las células epidérmicas forman una capa de células encajadas entre sí como piezas de un rompecabezas mediante unos bordes sinuosos (Figura 59). La forma de

estas células es variable, aunque la dimensión más corta suele ser la altura. La superficie de la hoja es rugosa porque muchas de las células epidérmicas tienen abombada su cara más externa (Figura 59). Este fenómeno se intensifica en las zonas en las que aparecen papilas foliares, unos marcados abultamientos en la pared periclinal externa de las células epidérmicas (Figura 60 A y B).

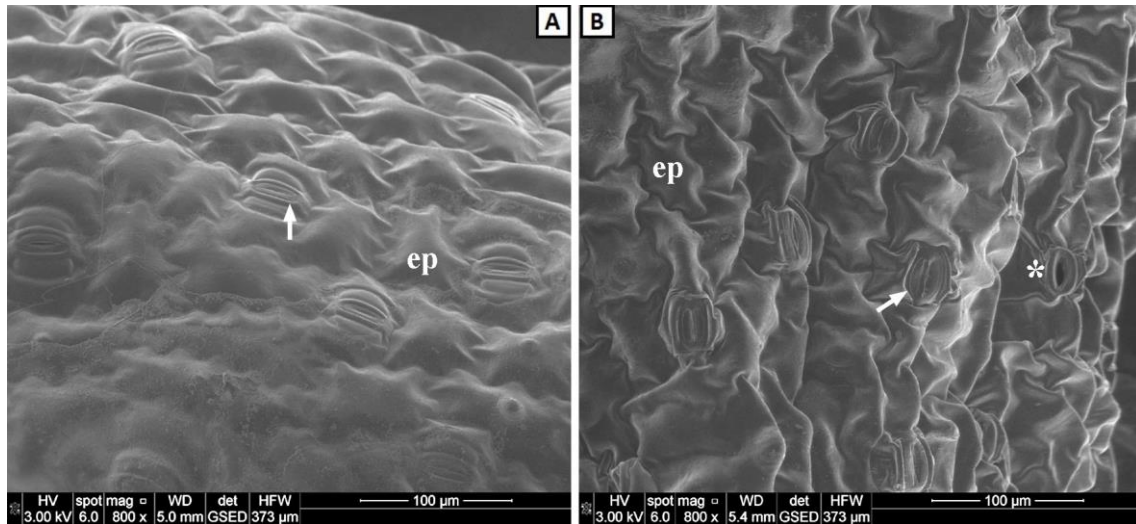


Figura 59. Superficie de hojas de *O. ficus-indica* vistos mediante SEM. Las células de la epidermis (ep) tienen bordes sinuosos y son abultadas. Entre ellas aparecen algunos estomas (flechas). Uno de ellos tiene el ostiolo abierto (\*). [A] Forma inerme, zona abaxial. [B] Forma espinosa, zona abaxial.

Las dimensiones celulares de la epidermis cambian en función de la región de la hoja y la forma de chumbera (Tabla 30). Diferenciando entre zonas, las alturas celulares de la epidermis varían significativamente ( $P < 0,01$ ), en ambas formas. Estas diferencias resultan lógicas, teniendo en cuenta que las papilas foliares (células muy altas) aparecen principalmente en el envés. Comparando las formas inerme y espinosa, resulta que el grosor de su epidermis adaxial es significativamente diferente ( $P < 0,01$ ). Sin embargo, en el caso de la epidermis abaxial no hemos podido probar diferencias significativas de grosor ( $P > 0,05$ ).

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Altura de células epidérmicas. <b>Zona adaxial</b>	27,1 ± 06,0	32,4 ± 07,5
Altura de células epidérmicas. <b>Zona abaxial</b>	34,4 ± 16,4	37,2 ± 12,3
Anchura de células epidérmicas. <b>Zona adaxial</b>	34,9 ± 11,0	42,8 ± 13,7
Anchura de células epidérmicas. <b>Zona abaxial</b>	42,4 ± 15,0	44,5 ± 16,1

Tabla 30. Dimensiones celulares de la epidermis de la hoja. Se han tomado 60 mediciones en 3 hojas distintas por cada forma ( $n=60$ ). Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

Las papilas foliares son más frecuentes y de una mayor longitud en las células epidérmicas abaxiales que en las adaxiales. En la región abaxial aparecen tanto en la zona basal de la hoja, como en la apical, pero tienen una mayor longitud en ésta



última. En cambio, en la zona adaxial las papilas foliares prácticamente sólo aparecen en la zona apical de la hoja, ya que son muy escasas en la zona adaxial basal.

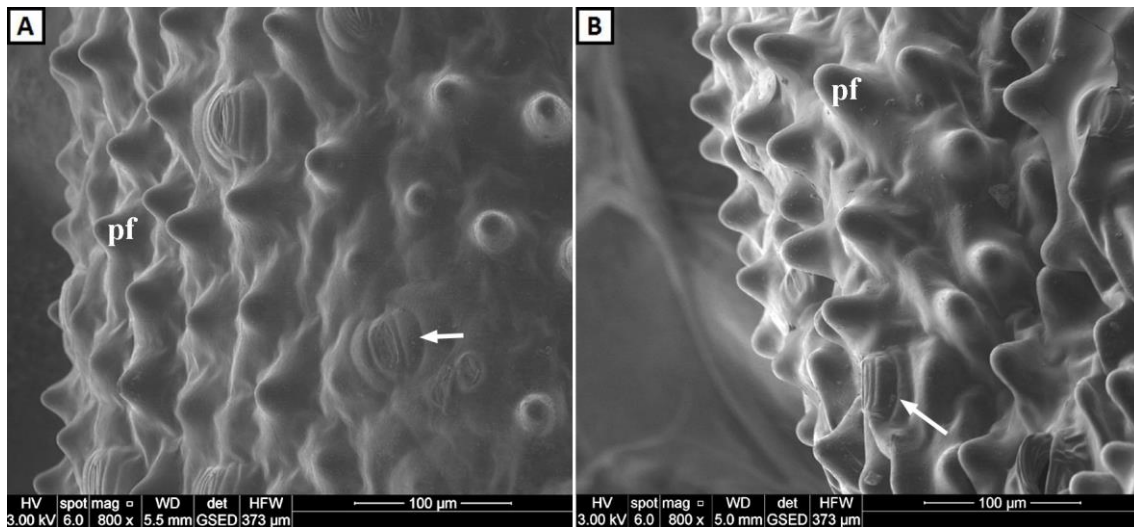


Figura 60. Superficie de hojas de chumbera, observada mediante microscopía electrónica. Abundan las papilas foliares (pf), y también aparecen algunos estomas (flecha). [A] *F. inermis*, zona adaxial apical. [B] *F. espinosa*, zona abaxial apical.

Analizando las formas inerme y espinosa, no hemos detectado diferencias notables en la cantidad y la longitud de las papilas foliares (Tabla 31). Las diferencias encontradas no han sido estadísticamente significativas ( $P > 0,05$ )

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Longitud media	29,52 ± 10,32	27,71 ± 08,39
Longitud máxima	57,0	51,0
Longitud mínima	14,3	14,7

Tabla 31. Longitud de las papilas foliares de hojas de *O. ficus-indica*. Se han medido 50 papilas foliares en 8 hojas por cada forma ( $n=50$ ). Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

### Estomas

Los estomas de la hoja son diferentes a los del tallo. En estos estomas foliares, las células oclusivas están acompañadas, cada una, por dos células subsidiarias cuyos ejes longitudinales son paralelos a los de las oclusivas y la apertura del estoma (Figura 61). A esta distribución del complejo estomático se la denomina paracítica o rubiácea (Fahn, 1974; Prabhakar, 2004). Otra diferencia encontrada respecto al tallo, es la ausencia de acumulaciones de cutícula sobre las células oclusivas (Figura 62B y D), frecuentes en los estomas del tallo (Figura 28A y Figura 29A y B).

En la forma inerme, tanto las células oclusivas como las subsidiarias se sitúan al mismo nivel que la epidermis (Figura 62A), o ligeramente por encima (Figura 62B), por lo que no sobresalen en gran medida. Lo mismo sucede en la forma espinosa (Figura 62C y D).

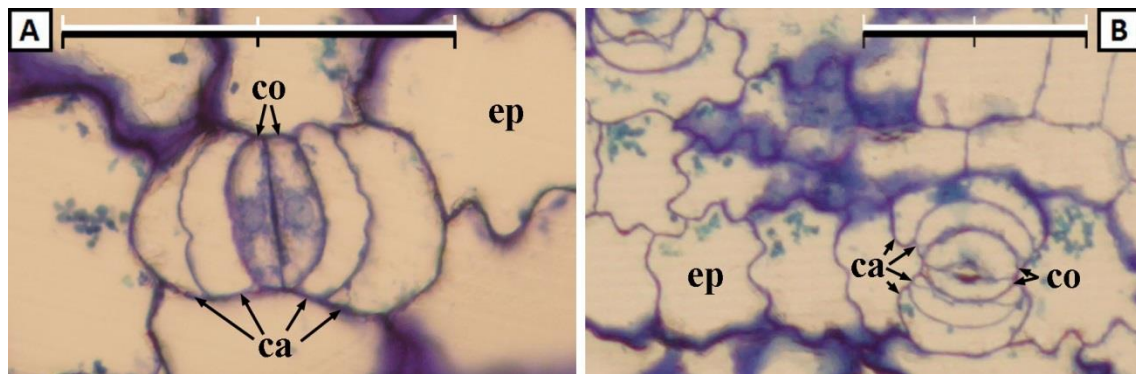


Figura 61. Estomas en cortes tangenciales de la superficie de hojas de *O. ficus-indica*, teñidos con azul de toluidina. Su estructura está formada por dos células ocluyentes (co) y cuatro anexas (ca). También se ven células de la epidermis (ep). [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 100 µm.

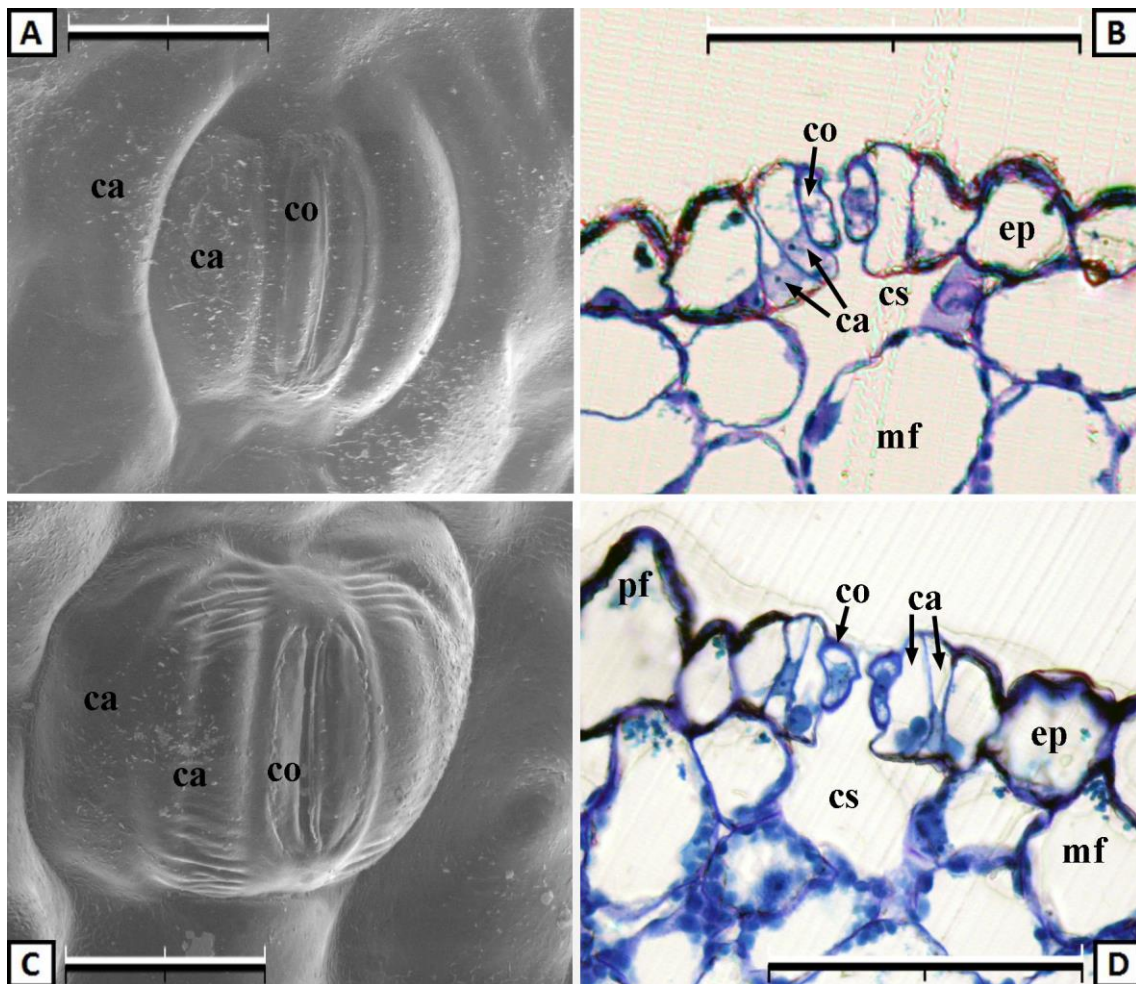


Figura 62. Estomas de hojas de *O. ficus-indica* en vistas superficial y transversal. [A y B] *F. inerme*. [C y D] *F. espinosa*. / Leyenda: Célula oclusiva (co), Cél. anexa (ca), Cámara subestomática (cs), Epidermis (ep), Papila foliar (pf), Mesófilo (mf). Tinción con azul de toluidina en B y D. Las barras de escala corresponden a 30 µm para A y C, y a 100 µm para B y D.

Respecto a la diferencia entre las dos caras foliares, se ha observado que en ambas formas la epidermis adaxial tiene una mayor densidad estomática que la abaxial (Tabla 32). De igual modo, se ha comprobado que la forma espinosa tiene una mayor cantidad de estomas por  $\text{mm}^2$  que la forma inerme. Ambas diferencias (entre caras y formas) se han demostrado significativas ( $P < 0,05$ ).

<b>Forma</b>	<b><i>ficus-indica</i></b>	<b><i>amyclaea</i></b>
Zona Adaxial	15,2 ± 3,7	20,6 ± 6,6
Zona Abaxial	12,7 ± 3,2	16,5 ± 4,3
<b>Media</b>	<b>14,0 ± 3,6</b>	<b>18,5 ± 5,9</b>

Tabla 32. Densidad estomática (estomas/ $\text{mm}^2$ ) de la superficie de hojas de chumbera común, en función de la zona. Se han tomado 50 medidas en 5 hojas distintas ( $n=50$ ) por forma o especie.

Curiosamente, la densidad estomática ha sido mayor en la hoja que en el tallo para la forma inerme, y a la inversa en la forma espinosa. Sin embargo, la diferencia es de pequeña entidad como para sacar conclusiones de tal hecho.

Por otra parte, nuestros resultados difieren en muy pequeña medida a los recopilados para la subfamilia *Opuntioideae* por Terrazas y Mauseth (2002), 12 estomas/ $\text{mm}^2$ , de tal modo que su comportamiento se ajusta con bastante fidelidad a la del resto de integrantes de dicha subfamilia.

Finalmente, reflexionando sobre si el número de estomas y las características de estos tuvieran alguna relación con una mejor o peor adaptación de ambas formas a ambientes xéricos, hemos concluido que, al ser tan efímeras las hojitas, no pueden repercutir de una manera lo suficientemente importante como para otorgar alguna ventaja. Como ya se ha comentado, la principal ventaja adaptativa que aporta la hoja a las chumberas, es que su ausencia les evita pérdidas de humedad por transpiración. De tal modo, el estudio de este factor, al igual que el del resto de rasgos de la hoja, centra su interés en aspectos de carácter taxonómico (para comparar ambas formas, o frente a otras especies), y no respecto a la funcionalidad.

### Mesófilo

El mesófilo consiste en células de parénquima, redondeadas, y aparentemente dispuestas sin una organización determinada. El tamaño de las células del mesófilo es diferente en función de la zona en la que se encuentre. Esto se aprecia visualmente, pero también lo hemos comprobado estadísticamente. Las mediciones del área media de las células en secciones transversales de la hoja en las zonas adaxial y abaxial (Tabla 33) han arrojado datos significativamente diferentes ( $P < 0,001$ ). En concreto, en

nuestras mediciones, las células de la zona abaxial en ambas formas han sido un 41% mayores que las mismas de la zona adaxial.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Área celular, zona <b>adaxial</b>	2.986 ± 613	2.811 ± 717
Área celular, zona <b>abaxial</b>	4.213 ± 728	3.985 ± 757

Tabla 33. Área media de las células del mesófilo en cortes transversales de la hoja. Se han tomado 44 medidas en 4 hojas distintas (n=44) por cada forma. Resultados expresados en  $\mu\text{m}^2$ .

Por otra parte, la comparativa entre las células del mesófilo de ambas formas ha diferido tan sólo en un 6%. Del análisis estadístico de estos datos, se ha extraído que esta diferencia no es lo suficientemente grande como para ser significativa ( $P > 0,1$ ).

### Células de mucílago

Las células de mucílago son semejantes a las encontradas en el tallo. Por lo general, existe un gradiente por el cual las mayores concentraciones de las células de mucílago se encuentran en la zona abaxial (cercanas a la epidermis), y en la zona distal, aunque en la zona de unión de la hojita con la areola también se encuentran en gran número. También hemos observado que la hoja de la forma espinosa tiene contenido en células de mucílago muy superior al de la forma inerme (Tabla 34).

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Área ocupada por el mucílago respecto al área total de la hoja (%)	4,3 ± 1,3	8,9 ± 1,1

Tabla 34. Porcentaje del área total que ocupan las células de mucílago en cortes transversales de la zona central de hojas de chumbera común. Se han empleado 5 hojas por forma para su cálculo (n=5).

### Tejidos conductores

Los haces vasculares se encuentran en la mitad adaxial de la hoja. El floema se sitúa en las zonas centrales de la hoja, marcando la frontera entre las zonas adaxial y abaxial, mientras que el xilema se encuentra más cercano al haz.

Como se ha comentado previamente, son 5 los haces vasculares que recorren la hoja en dirección axial, desde la base hacia el ápice, aunque según se acercan al ápice se van uniendo. El haz situado en medio de la fila de haces, es el que denominamos haz vascular central (Figura 63A y C), y es el de mayor tamaño. Su anchura es más del doble que la de los llamados haces vasculares periféricos (Figura 63B y D). Estos últimos tienen de dos a cuatro columnas celulares, y en ocasiones aparecen deformados (Figura 63D), como si las células del mesófilo circundantes empujaran y dieran forma a los haces vasculares.

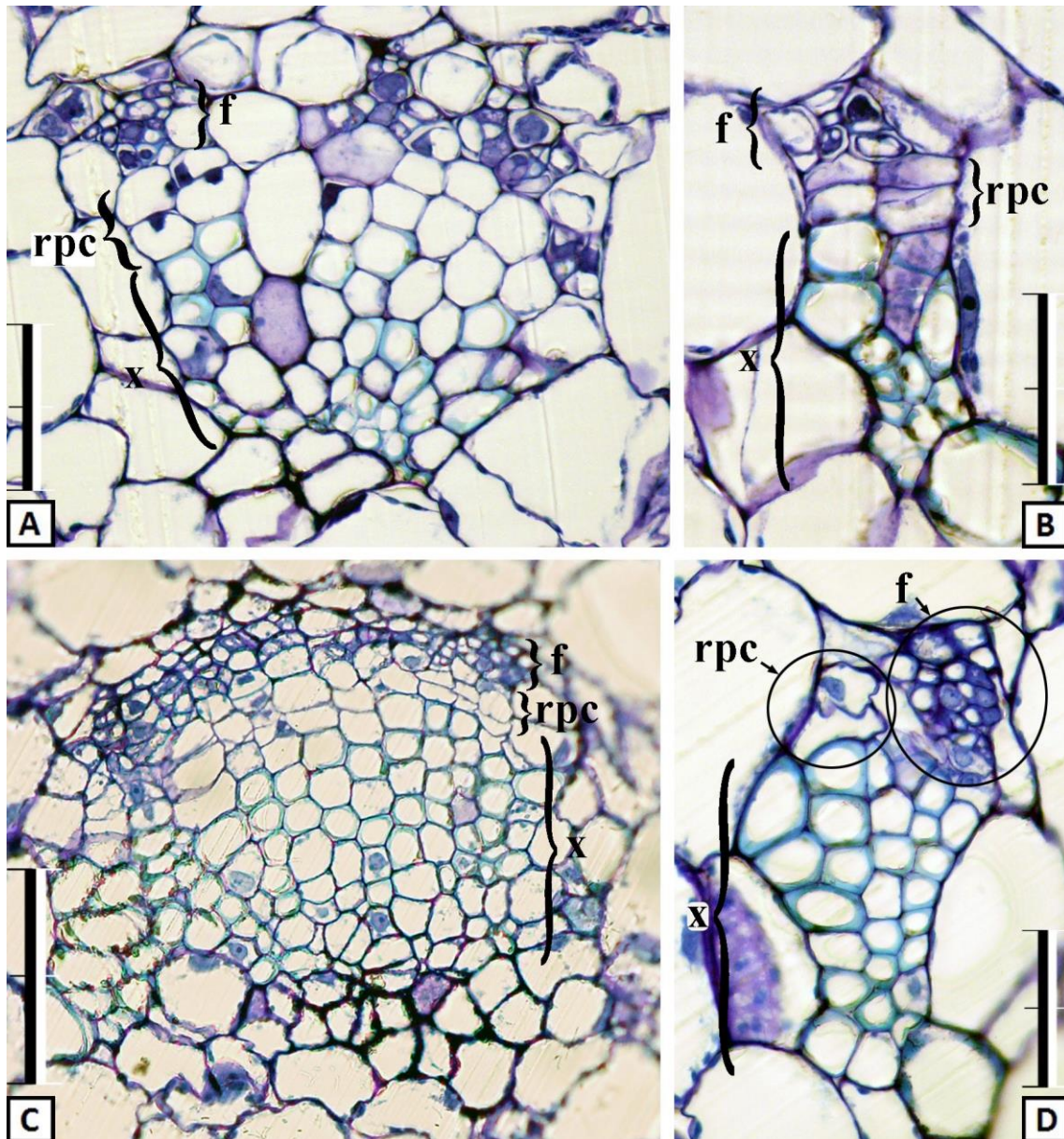


Figura 63. Haces vasculares en corte transversal de hojas de *O. ficus-indica*. Tinción con azul de toluidina. [A] *F. inermis*, haz central. [B] *F. inermis*, haz periférico. [C] *F. espinosa*, haz central. [D] *F. espinosa*, haz periférico. / Leyenda: Floema (f), Restos del procambium (rpc), Xilema (x). Las barras de escala equivalen a 50  $\mu\text{m}$ .

Al igual que en el tallo, los haces vasculares se componen de floema y xilema. Entre ambos encontramos los restos del procambium, compuesto por generalmente dos filas de células sin actividad meristemática y con una morfología de tipo parenquimático. Por tanto, no existe un crecimiento secundario en la hoja, lo cual es lógico teniendo en cuenta la corta vida de ésta, algo que es muy frecuente entre los cactus, ya que dentro de la familia, sólo *M. poeppigii*, *Pereskia*, *Quiabentia* y *Austrocylindropuntia* tienen hojas persistentes (Mauseth, 2006).

El floema consiste en una masa de células vivas con una disposición aparentemente desordenada, en concreto lo conforman elementos de los tubos cribosos y sus células acompañantes. Los elementos de los tubos cribosos a su vez

están conectados por placas cribosas, perforadas para permitir el transporte de la savia elaborada. La masa de células del floema, en relación al tamaño del haz vascular, ocupa poco espacio. El xilema, por su parte, está formado por células de parénquima del xilema, y por tráqueas (células muertas) con paredes con engrosamientos secundarios en anillo o hélice (Figura 64). El xilema ocupa la mayor parte del volumen del haz, ya que sus componentes son grandes y numerosos. Al igual que en el tallo, los haces vasculares carecen de fibras.

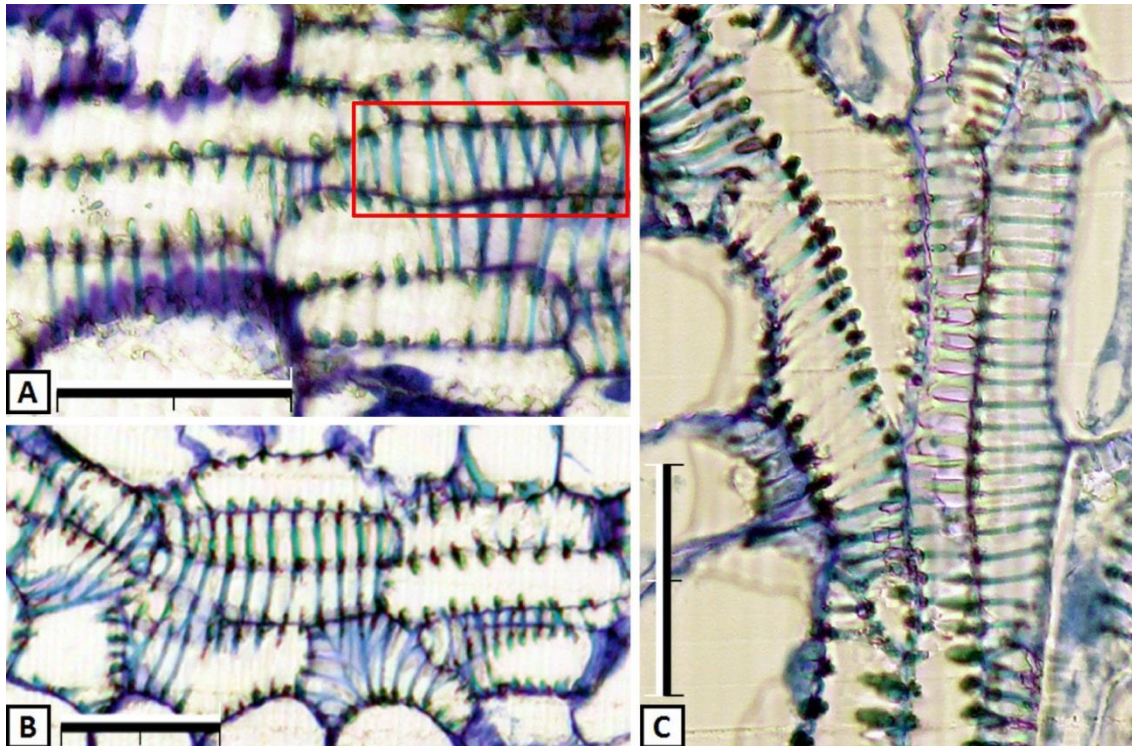


Figura 64. Engrosamiento del xilema en hojas de chumbera. Tinción con azul de toluidina. [A y B] F. inerme. Engrosamientos helicoidales (recuadro rojo), y anulares (en B). [C] Forma espinosa. Engrosamientos anulares. / Las barras de escala corresponden a 50  $\mu\text{m}$ .

Comparando entre ambas formas no hemos encontrado diferencias significativas. Tan sólo nos ha llamado la atención que los engrosamientos secundarios helicoidales del xilema son prácticamente inexistentes en la forma espinosa, mientras que en la inerme se pueden encontrar con relativa facilidad, aunque predomine el engrosamiento anular.

## La raíz

Las raíces son las encargadas de absorber agua y nutrientes del suelo, para su posterior distribución por toda la planta. En la chumbera común, hemos podido apreciar diferencias en las dimensiones de las raíces de ambas formas. Las raíces de la forma inerme son alargadas, finas y con gran cantidad de raíces laterales (Figura 66A).

Las raíces de la forma espinosa tienen una morfología más variable. Se pueden encontrar raíces muy parecidas a las de la forma inerme, pero también son frecuentes otras raíces más cortas y gruesas (Figura 66B), y con un menor número de raíces laterales, de menor longitud también.

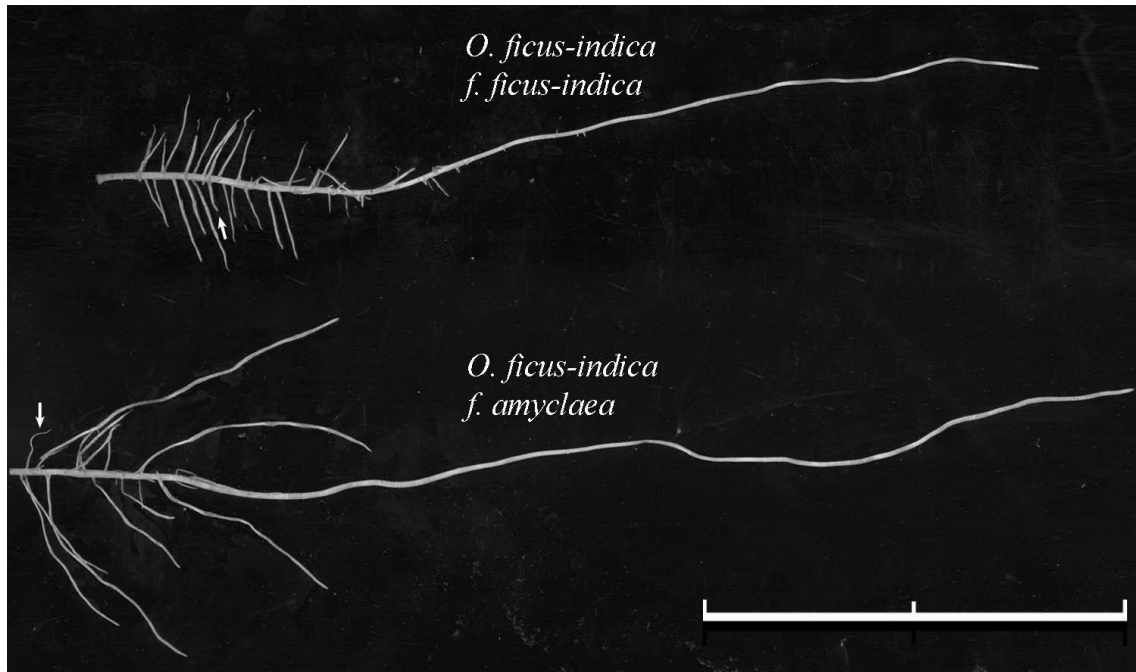


Figura 65. Raíces de 12 días de *O. ficus-indica* f. inerme (arriba) y espinosa (abajo). Las flechas indican raíces laterales cortas, intercaladas entre otras más largas. La barra de escala equivale a 10 cm.

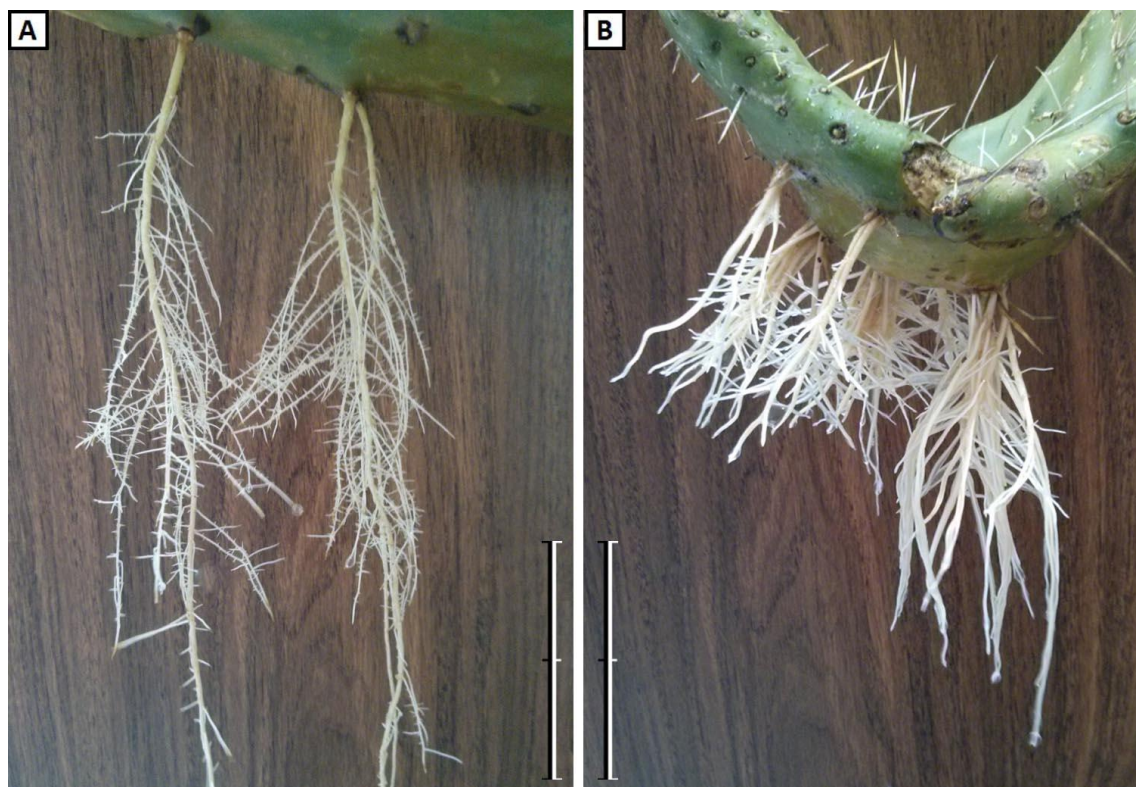


Figura 66. Raíces adventicias de 30 días de edad, cultivadas en el laboratorio. *O. ficus-indica*: [A] *f. ficus-indica*. [B] *f. amyclaea*. / Las barras de escala son iguales y equivalen a 10 cm.

Se ha estudiado la estructura interna de las raíces, y su desarrollo o evolución con el paso del tiempo. Los cortes histológicos nos revelan que la raíz tiene un crecimiento secundario que cambia considerablemente su estructura interna (Figura 67A y B), como veremos en el apartado de desarrollo.

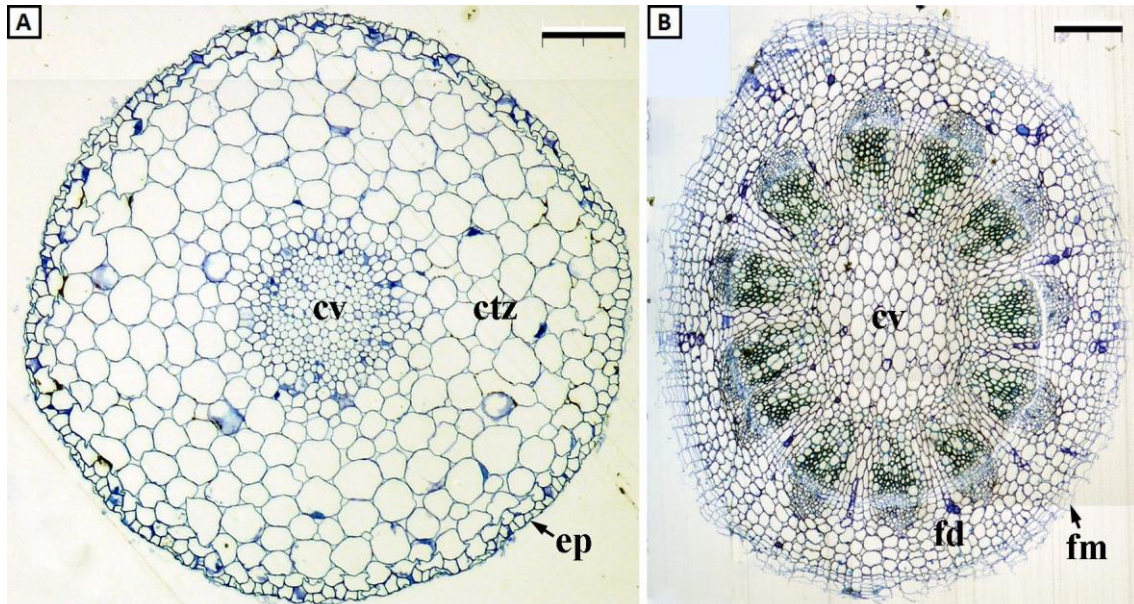


Figura 67. Secciones transversales de una raíz adventicia de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*. Tinción con azul de toluidina. **[A]** Zona cercana al ápice, en la que todavía no ha comenzado el crecimiento secundario. **[B]** Zona de más de un mes de edad. / Leyenda: Cilindro vascular (cv), Corteza (ctz), Epidermis (ep), Felodermis (fd), Felema o súber (fm). Las barras de escala corresponden a 100  $\mu$ m en A y 200  $\mu$ m en B.

## Estructura interna

### Epidermis

El tejido más externo de la estructura primaria de la raíz es la epidermis. Las células de la epidermis tienen paredes celulares delgadas (Figura 69) que forman una capa simple de una altura media bastante variable (Tabla 35). En comparación con la epidermis del tallo, la epidermis radicular o rizodermis, no presenta una cutícula bien desarrollada.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Grosor medio	14,3 $\pm$ 4,0	12,5 $\pm$ 3,7
Mínimo medido	06,0	05,5
Máximo medido	26,0	27,2

Tabla 35. Grosor de la epidermis de raíces de dos formas de *O. ficus-indica*. Se han tomado 240 medidas en 8 regiones diferentes por cada forma (n=240). Los resultados están expresados en  $\mu$ m.

La tabla 35 también refleja una pequeña diferencia en el grosor de la epidermis entre las dos formas de *O. ficus-indica*, siendo algo más gruesa en la forma inerm



( $14,3 \pm 4 \mu\text{m}$ ) que en la espinosa ( $12,5 \pm 3,7 \mu\text{m}$ ). La diferencia, aunque pequeña, es estadísticamente significativa ( $P < 0,001$ ).

De algunas de las células de la epidermis surgen pelos radiculares (Figura 68, Figura 69), que son prolongaciones celulares hacia el exterior. La longitud de los pelos radiculares es notable, pudiendo superar con creces los  $100 \mu\text{m}$ . Buen ejemplo es el pelo radicular más largo de la figura 69, cuya la longitud es  $130 \mu\text{m}$ . Sin embargo, ésta sólo es la parte visible en el plano del corte, pero teniendo en cuenta que los pelos se expanden en tres dimensiones, es muy probable que la longitud sea mucho mayor.

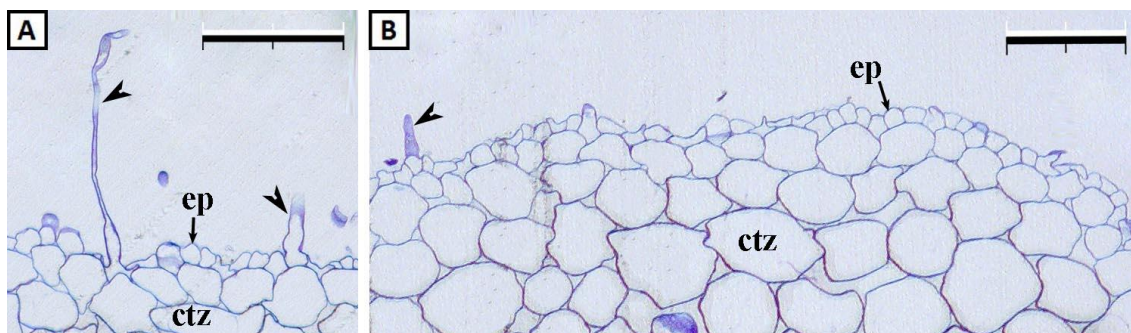


Figura 68. Raíz de *O. ficus-indica*, forma inerme. Corte transversal de una región de un día de edad. De la epidermis (ep) se proyectan algunos pelos radiculares (puntas de flechas), de los cuales sólo se puede apreciar una pequeña parte, por no encontrarse alineados con el plano de corte. Bajo la epidermis se halla la corteza primaria (ctz). Las barras de escala equivalen a  $100 \mu\text{m}$ .

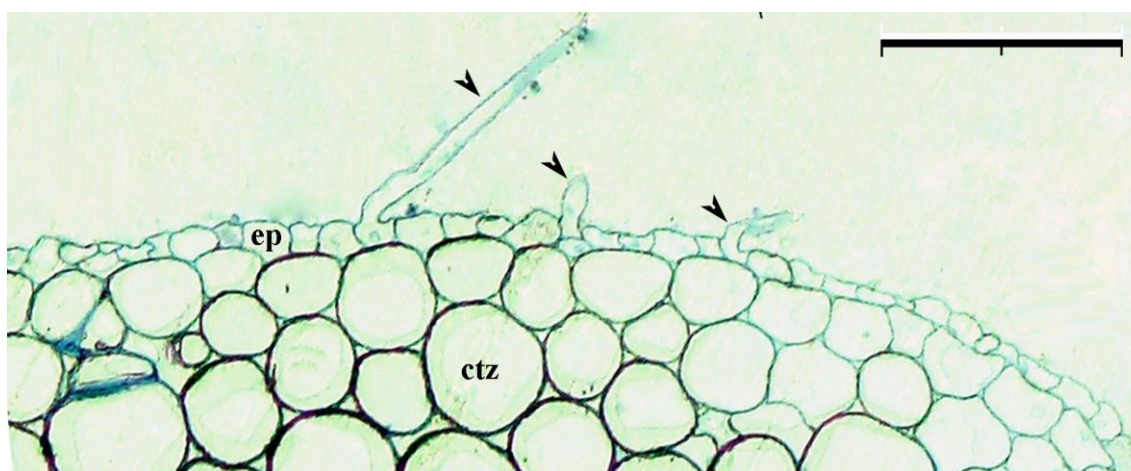


Figura 69. Raíz de *O. ficus-indica*, forma espinosa. Corte transversal de una región de 9 días de edad. Algunos pelos radiculares (puntas de flechas) crecen a partir de la epidermis (ep). Ya que la observación se ha realizado a partir de cortes, los pelos, que tienen un curso muy sinuoso, sólo han podido ser avistados en fragmentos parciales, no en su longitud total. Bajo la epidermis se encuentra el tejido cortical (ctz). Las barra de escala corresponde a  $100\mu\text{m}$ .

### Tejido cortical

Subyacente a la epidermis se encuentra el tejido cortical, dentro del cual se pueden encontrar, de más externo a más interno, la hipodermis, la corteza primaria, y la endodermis.

La hipodermis es la capa más externa del tejido cortical, y está formada por una capa de células vivas con paredes no lignificadas. Son células semejantes a las de la corteza, pero generalmente de un tamaño algo menor.

En muchas otras especies, esta capa adquiere el nombre de exodermis, y tiene algunas particularidades. Estas características consisten en que las paredes celulares están suberizadas, y además desarrollan bandas de Caspary, lo cual no parece suceder en las chumberas. Al menos, en nuestras observaciones no hemos podido detectar dicha banda utilizando una técnica de microscopía de fluorescencia (Brundrett *et al.*, 1988), característica por ser muy sensible a la lignina y suberina, principales componentes de dicha banda.

La exodermis tiene función de protección y ayuda a evitar la pérdida de agua de la raíz al suelo, controlando los flujos mediante la banda de Caspary. La ausencia de este tejido significa que las regiones más externas de la raíz tienen un grado de indefensión mayor. En el caso de la chumbera común, dicha ausencia puede tener su explicación en que los tejidos más externos se pierden con relativa rapidez (a partir del mes de edad), siendo sustituidos por la peridermis, en la que existen células con depósitos de suberina y celulosa, constituidos por láminas que adoptan una forma en “u”, que sí protegen frente a la desecación. De tal modo, la protección de estos tejidos efímeros probablemente no sea una prioridad, y la cantidad de agua perdida (por la falta de una exodermis) durante ese corto periodo de tiempo no será relevante. Así, hipotéticamente, la ausencia de exodermis no debería repercutir en grado sumo a la salud de la raíz y la planta. No obstante, sería de interés la realización de análisis que determinen el impacto real de esta situación.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Área	3.214,0 ± 831,0	2.366,1 ± 412,6
Mínimo medido	1.936,0	1.508,3
Máximo medido	4.758,0	3.231,4

Tabla 36. Área media medida en las células de la zona central de la corteza, en cortes transversales de raíces de *O. ficus-indica* en su forma inerme y espinosa. Los datos corresponden a regiones de la raíz de 6 días de edad. El tamaño de la muestra es de 60 medidas de 3 raíces diferentes por cada forma (n=60). Los resultados están expresados en  $\mu\text{m}^2$ .

La corteza propiamente dicha consiste en células parenquimáticas de gran tamaño, que presentan una forma redondeada cuando son seccionadas transversalmente y con abundantes espacios intercelulares entre ellas (Figura 70). Existe un gradiente en su tamaño, de modo que las células centrales son las de mayor tamaño, y según se disponen más cerca del cilindro vascular o de la epidermis, disminuyen su tamaño. Los resultados de las mediciones de tamaño celular de la

corteza (Tabla 36), indican que las células de la corteza radicular son de mayor tamaño en la forma espinosa que en la inerme.

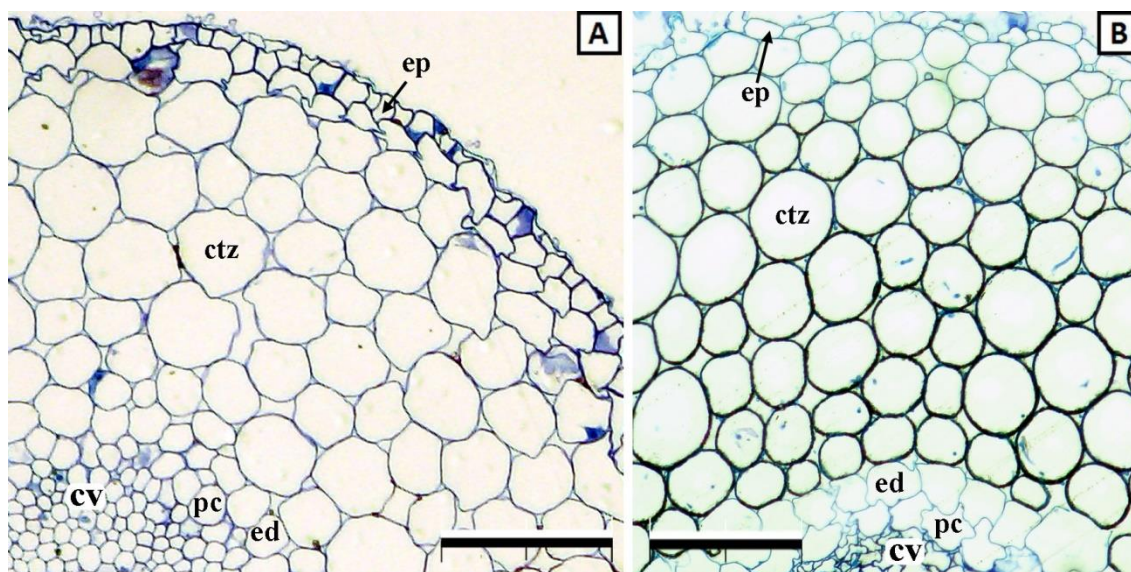


Figura 70. Cortes transversales de raíces de *O. ficus-indica*. Tinción con azul de toluidina. Las células de la corteza primaria (ctz) son de un gran tamaño en comparación con el resto de tipos celulares. Redondeadas y con abundantes espacios intercelulares. [A] Forma inerme. Zona de un día de edad. [B] Forma espinosa. Zona de 3 días de edad. / Leyenda: Epidermis (ep), Corteza (ctz), Endodermis (ed), Periciclo (pc), Cilindro vascular (cv). Las barras de escala corresponden a 100  $\mu\text{m}$ .

Aunque su aspecto difiera algo respecto al resto del tejido cortical, la endodermis (Figura 73) también forma parte de éste. Es una capa simple localizada inmediatamente por fuera del periciclo. Las células de la endodermis son de un tamaño semejante a las de las células más internas de la corteza. Son células de una morfología variable, ya que sus paredes celulares pueden ser bastante sinuosas y delgadas. Sin embargo, en sus paredes radiales y transversales tienen una pequeña región engrosada que contiene suberina y/o lignina (Peña, 2011), y forma una especie de red tridimensional alrededor de las células de la endodermis que impide el paso de sustancias al cilindro vascular por vía apoplástica. Esta estructura es la banda de Caspary, y permite a la raíz seleccionar las sustancias que penetran en el cilindro vascular.

Como veremos más adelante, la raíz tiene un crecimiento secundario por el cual pierde la epidermis y el tejido cortical. Esto, observado por Dubrovsky y North (2002) en regiones de entre dos y tres meses, ha sido observado por nosotros en regiones aún más jóvenes, a partir del mes de edad.

### Peridermis

El lugar que ocuparon los tejidos desprendidos a los que nos hemos referido anteriormente, es decir, los más externos de la raíz, es ocupado por la peridermis. Entendemos por peridermis al conjunto de tres tejidos: felógeno, felodermis y súber.

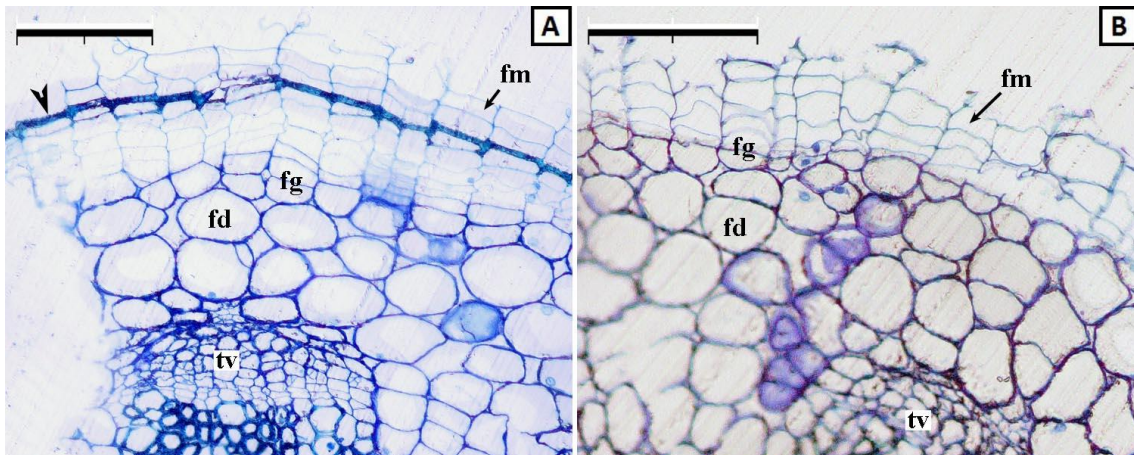


Figura 71. Corte transversal de la región de la peridermis de 2 raíces de *O. ficus-indica*, en sus formas inerte (A), y espinosa (B). La edad de esta zona de la raíz tiene 60 días. En ellas se puede observar como el felógeno (fg) se está dividiendo hacia fuera formando el felema (fm) o súber, y hacia dentro formando la felodermis (fd). La punta de flecha marca una serie de células con sus paredes radiales y tangenciales engrosada con suberina. Tinción con azul de toluidina. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$ .

El felógeno (Figura 71A y B, Figura 72), consiste en una capa de una fila o dos de células rectangulares (vistas en sección transversal), alargadas en el plano tangencial. Es un tejido con actividad meristemática, que produce felodermis hacia el interior de la raíz, y súber hacia el exterior. El felógeno se forma entre los 3 y 9 días a partir de divisiones periclinales de las células del periciclo. En especies del mismo género, se ha observado felógeno completamente formado y funcional en regiones de raíces de 6 días de edad (Freeman, 1969), con un comportamiento similar al observado por nosotros en *O. ficus-indica*.

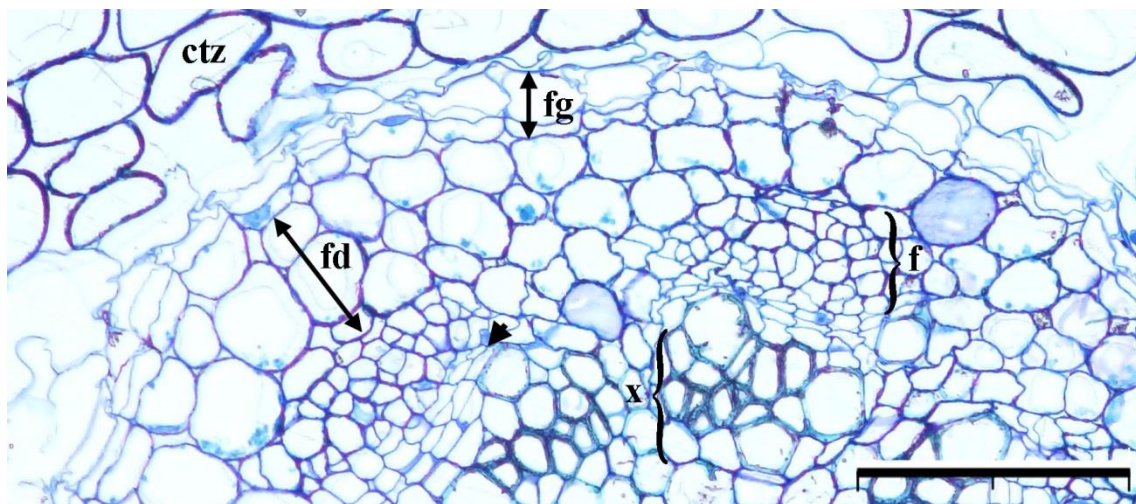


Figura 72. Corte transversal de una raíz de la forma inerte. Región de 9 días de edad. La corteza primaria (ctz) está comenzando a separarse. Debajo de ella el felógeno (fg) está produciendo felodermis (fd) que ocupa la zona exterior a los tejidos vasculares. Se pueden observar masas de floema (f), xilema (x), y entre ellos el cambium (flecha). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala corresponde a 100  $\mu\text{m}$ .

La felodermis (Figura 71A y B, Figura 72), consiste en células parenquimáticas vivas, de características y tamaño similares a las de la corteza o la médula. Ocupa la región de la raíz inmediatamente exterior a los tejidos vasculares.

El súber o felema (Figura 71A y B), inicialmente está constituido por células de forma rectangular con unas paredes celulares muy finas impregnadas de suberina. Generalmente tienen una disposición muy ordenada, sin espacios extracelulares entre ellas. Este tejido ocupa la región más externa de la raíz tras el desprendimiento de la epidermis y corteza primaria. En el felema de la forma inerte es frecuente diferenciar un engrosamiento de la pared en forma de “U” (Figura 71A). Este engrosamiento está constituido básicamente por láminas de suberina y celulosa similar al descrito como estadio III de desarrollo de la endodermis de la raíz (Clarkson y Robards, 1975). Probablemente, la aparición de este engrosamiento sea una medida de protección frente a la desecación, ya que la suberina tiene cualidades impermeables. Por tanto, estamos hablando de otra estrategia adaptativa más de la chumbera común frente a ambientes áridos.

### Cilindro vascular

El cilindro central o vascular ocupa la zona más interna de la raíz. En la estructura primaria, su límite externo está definido por el periciclo (Figura 73), una capa de células de aspecto parenquimático, pero potencialmente meristemáticas. Aunque no es lo común en los cactus, donde el periciclo acostumbra a ser pluriestratificado (Dubrovsky y North, 2002), en la chumbera común el periciclo generalmente es monoestratificado, si bien es cierto que también se han observado regiones de carácter pluriestratificado, lo cual sucede con mayor frecuencia en las zonas enfrentadas a los polos de xilema (Figura 74), aunque no exclusivamente.

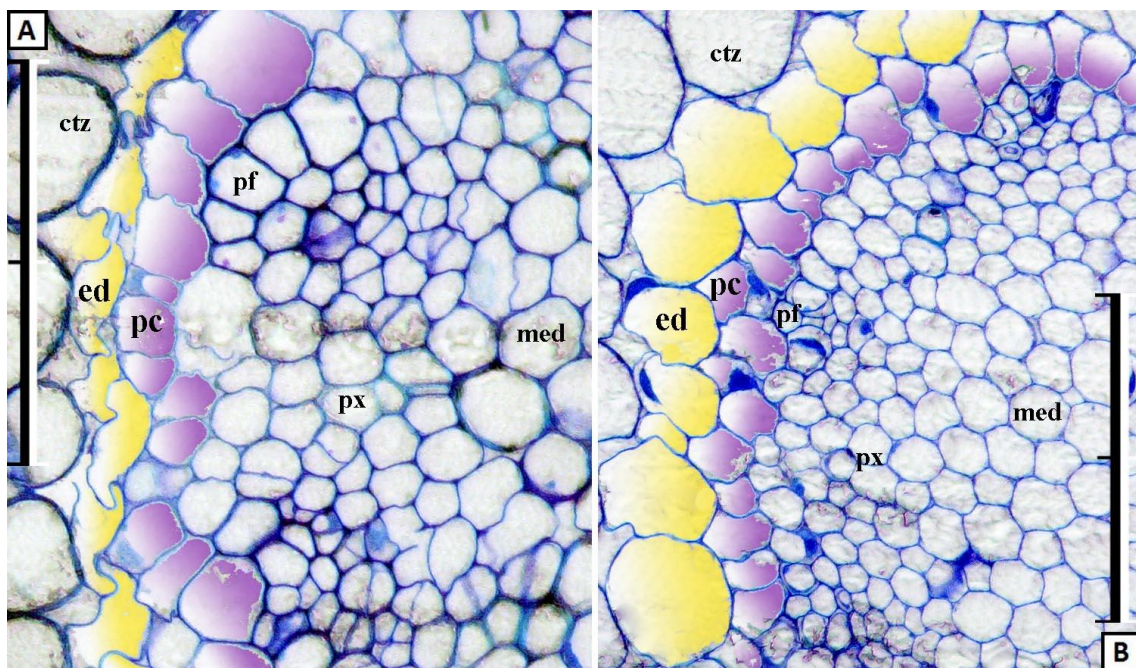


Figura 73. Límite del cilindro vascular con la corteza. Raíces de *O. ficus-indica*. Se han coloreado la endodermis (amarillo) y el periciclo (violeta) para facilitar su localización. **[A]** Forma inerte, región de 3 días de edad. **[B]** Forma espinosa, región de 1 día de edad. / Leyenda: Corteza (ctz), Endodermis (ed),

Periciclo (pc), Polo de floema (pf), Polo de xilema (px), Médula (med). Las barras de escala equivalen a 100  $\mu$ m.

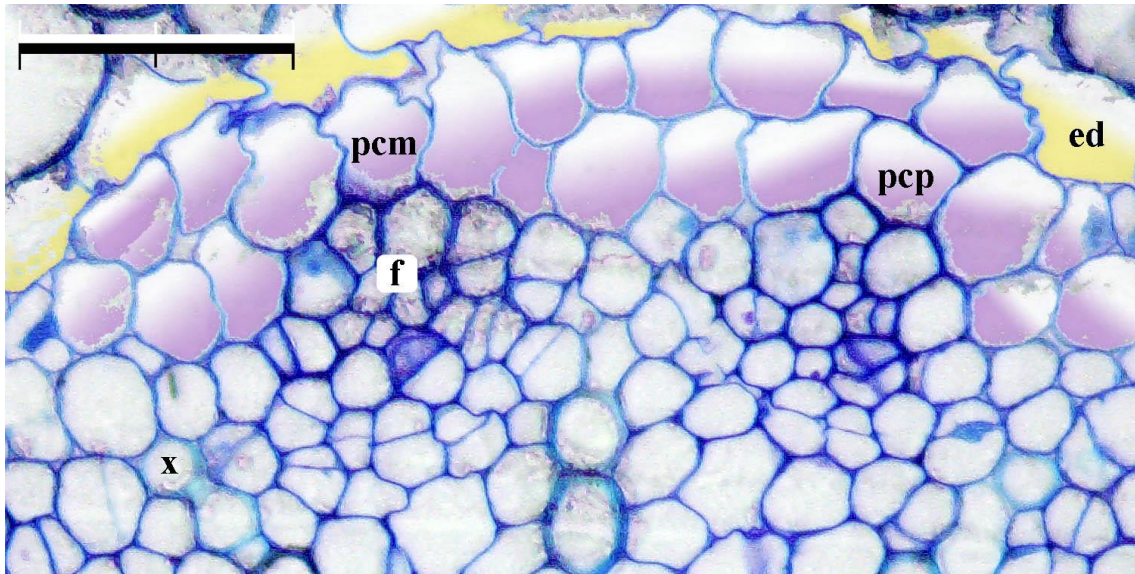


Figura 74. Corte transversal del cilindro vascular de una raíz de *O. ficus-indica* f. *inerme*. Para facilitar la localización, están coloreados la endodermis (ed, de amarillo), y el periciclo (pc, violeta). En esta región, el periciclo es principalmente pluriestratificado (pcp), aunque también se observan algunas pequeñas zonas monoestratificadas (pcm). En la fotografía se pueden observar también polos de floema (f) y de xilema (x). La barra de escala equivale a 50  $\mu$ m.

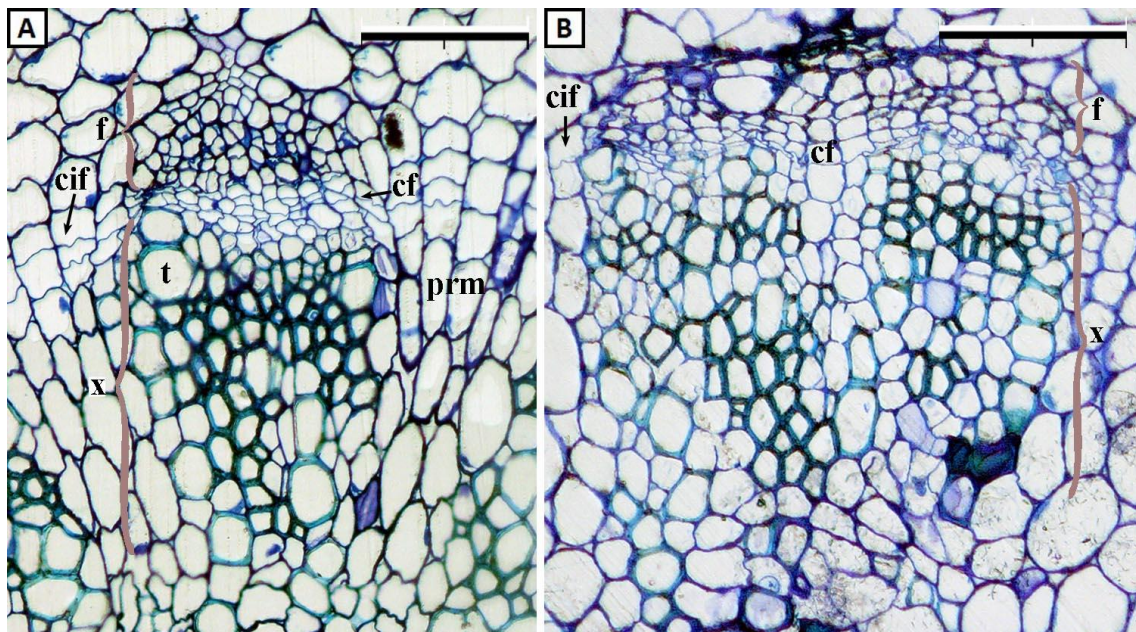


Figura 75. Corte transversal de cordones de tejido vascular en regiones de 60 días de raíces de *O. ficus-indica* f. *inerme* (A) y *spinosa* (B). Leyenda: Floema (f), Cambium fascicular (cf), Cambium interfascicular (cif), Xilema (x), parénquima radiomedular (prm). Las barras de escala equivalen a 100  $\mu$ m.

El sistema vascular está compuesto por cordones de tejidos vasculares (Figura 75A y B), en los que se hallan el xilema y el floema, y entre ambos el cambium fascicular. Entre los cordones de tejidos vasculares vecinos, se encuentran numerosas células de parénquima de la estela formando los radios de parénquima radiomedular.

El sistema vascular de esta especie es poliarca, es decir, las raíces poseen numerosos (más de cinco) polos de protoxilema rodeando la médula.

El haz de floema se encuentra en la parte más externa de cada cordón de tejido vascular. Está formado por elementos o miembros de los tubos cribosos y sus células acompañantes. Estos haces son similares a los presentes en el tallo.

Los mismo se puede decir del xilema, en general muy similar al presente en el tallo. Los engrosamientos de sus paredes secundarias también son generalmente helicoidales o anulares (Figura 76). Sin embargo, la proporción de parénquima del xilema frente a las tráqueas es muy inferior en la raíz comparativamente con el tallo, ya que las células de parénquima son muy escasas.

El cambium fascicular tiene como función el crecimiento secundario de la raíz, ya que tiene actividad meristemática. Así, se encarga de generar floema secundario hacia el exterior, y xilema secundario hacia el interior. Lo conforman entre 2 y 4 filas de células de paredes estrechas. A partir de determinadas edades de la raíz (al menos 60 días), el cambium fascicular forma una banda continua y circular a través de los cordones vasculares (cambium fascicular) y del parénquima radiomedular (cambium interfascicular). Para que esto suceda, previamente se ha tenido que formar el cambium interfascicular en la región del periciclo frente al xilema, y se han tenido que alinear ambos cambiums. Esto es posible gracias a la redistribución de los tejidos internos debido a la generación de nuevas células los tejidos meristemáticos activos.

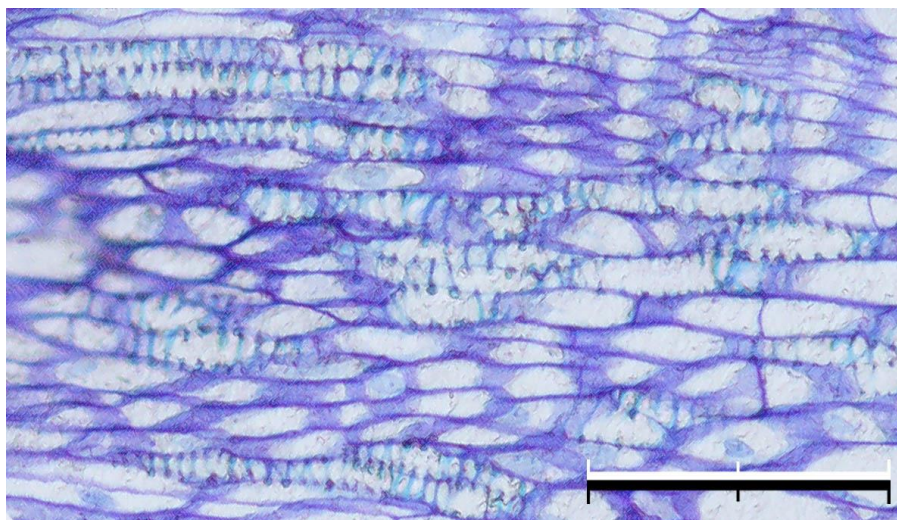


Figura 76. Sección longitudinal de vasos de xilema en una raíz de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*, en la que se aprecian engrosamientos helicoidales y anulares. La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

No se han encontrado diferencias reseñables en los tejidos vasculares de ambas formas. Sin embargo, entre diferentes raíces de la misma forma y edad, se puede apreciar que la cantidad de xilema y floema generado puede ser distinta (los cordones de una raíz pueden ser bastante más altos que los de otra), lo cual es indicativo de que

probablemente el ritmo de producción celular del cambium fascicular no sea fijo en todas las raíces, y pueda depender de otros factores. Por otra parte, los cordones de tejido vascular de una misma raíz sí que mantienen un tamaño y morfología similar entre ellos.

La médula (Figura 77) también forma parte del cilindro vascular. Consiste en células de parénquima, redondeadas y con espacios extracelulares entre ellas, que se sitúan en la zona más central del cilindro vascular, y por extensión, de la raíz.

### Células de mucílago y cristales de calcio

En raíces adultas, de al menos 30 días de edad, entre las células de la peridermis, del parénquima radiomedular y de la médula, se pueden encontrar células de mucílago con relativa frecuencia (Figura 77A y B), dependiendo de la raíz. En nuestras observaciones, las células de mucílago parecen ser más abundantes en la forma inerme que en la espinosa, sin embargo se requiere un estudio más pormenorizado para sacar conclusiones firmes.

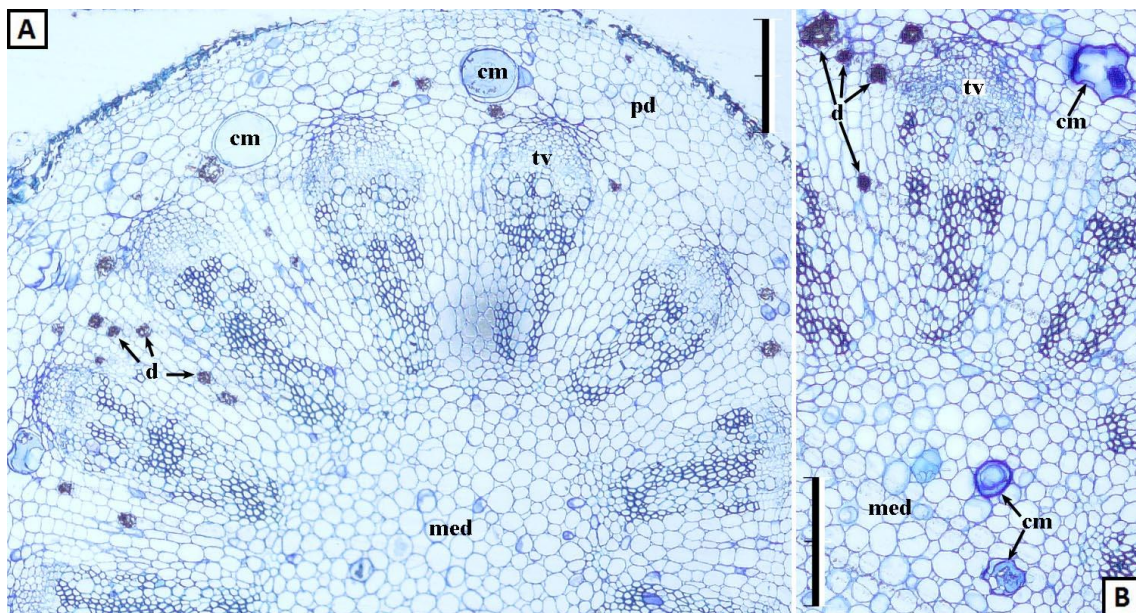


Figura 77. Región de 60 días de dos raíces de la forma inerme de *O. ficus-indica*. En las fotografías se pueden observar células de mucílago (cm) tanto en la peridermis (pd) como en la médula (med). También se aprecian numerosas drusas (d) en la peridermis y en el parénquima radiomedular que rodea los tejidos vasculares (tv). Las barras de escala equivalen a 300  $\mu$ m.

De igual modo, en las células de la peridermis y del parénquima radiomedular, se pueden encontrar drusas (Figura 77A y B). Son más abundantes en las cercanías del floema. Es entre el mes y los dos meses de edad de la raíz, cuando comienzan a aparecer las drusas. Dependiendo de la raíz, pueden ser unas pocas o muy abundantes. Parece que en las raíces de la forma inerme las drusas son más abundantes que en las de la espinosa.



### ***Crecimiento de la raíz adventicia***

Durante el periodo de 12 días en el que se ha analizado su crecimiento, las raíces de *O. ficus-indica* han crecido en el medio acuoso a un ritmo aproximado de 22 mm/día. En determinadas raíces se han podido apreciar incrementos de longitud diarios algo menores al principio y al final, aunque estas diferencias no han resultado estadísticamente significativas. Se ha observado que con el paso del tiempo, el ritmo de crecimiento se reduce, aunque de una manera poco pronunciada. Con respecto al comportamiento de las dos formas taxonómicas, en la figura 78 se puede ver que el crecimiento es muy similar durante el periodo analizado. Por ello, el crecimiento de las raíces adventicias no parece ser un buen parámetro para evaluar diferencias taxonómicas entre plantas estrechamente relacionadas.

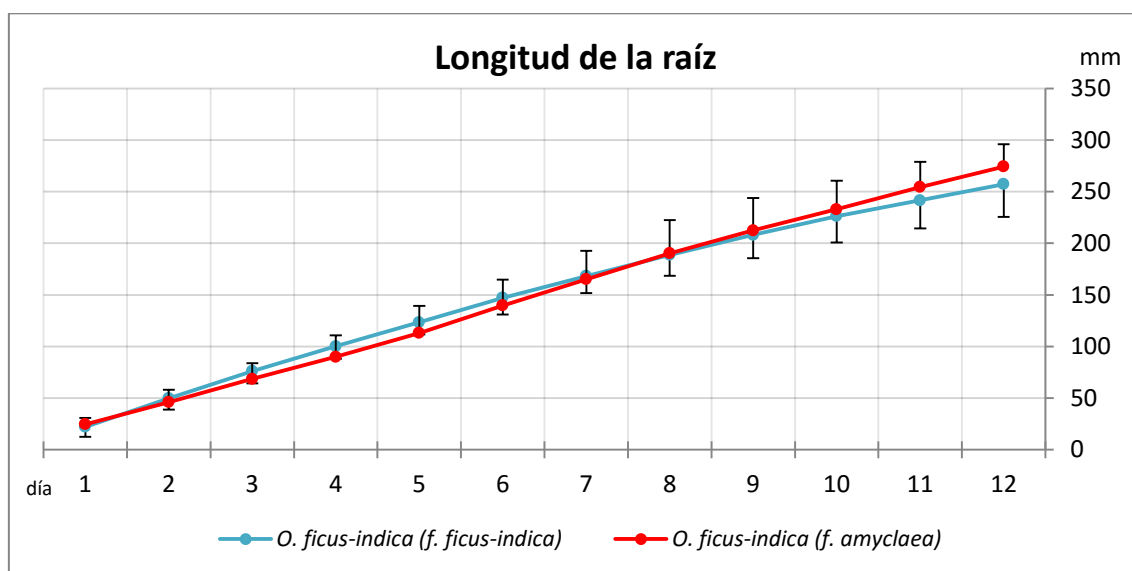


Figura 78. Seguimiento del crecimiento de raíces de *O. ficus-indica* en sus formas inerte y espinosa durante sus primeros 12 días. El tamaño de la muestra es de 10 raíces por cada forma.

En cuanto al desarrollo de los tejidos, a lo largo del tiempo de crecimiento, la raíz ha sufrido una serie de modificaciones que han provocado que su estructura interna inicial y final hayan sido muy diferentes. En este apartado explicamos los procesos que sufre la raíz, y en qué momento suceden. Este dato es aproximado ya que la velocidad de crecimiento y maduración de los tejidos no han sido del todo igual entre raíces, por lo que los tiempos pueden oscilar ligeramente, no sólo entre las dos formas, sino que también entre las distintas raíces de una misma planta.

En las zonas muy cercanas al ápice, y por tanto de corta edad, el cilindro vascular está constituido por células relativamente indiferenciadas un tanto difíciles de catalogar, tanto desde un punto de vista morfológico como funcional (Figura 79A).

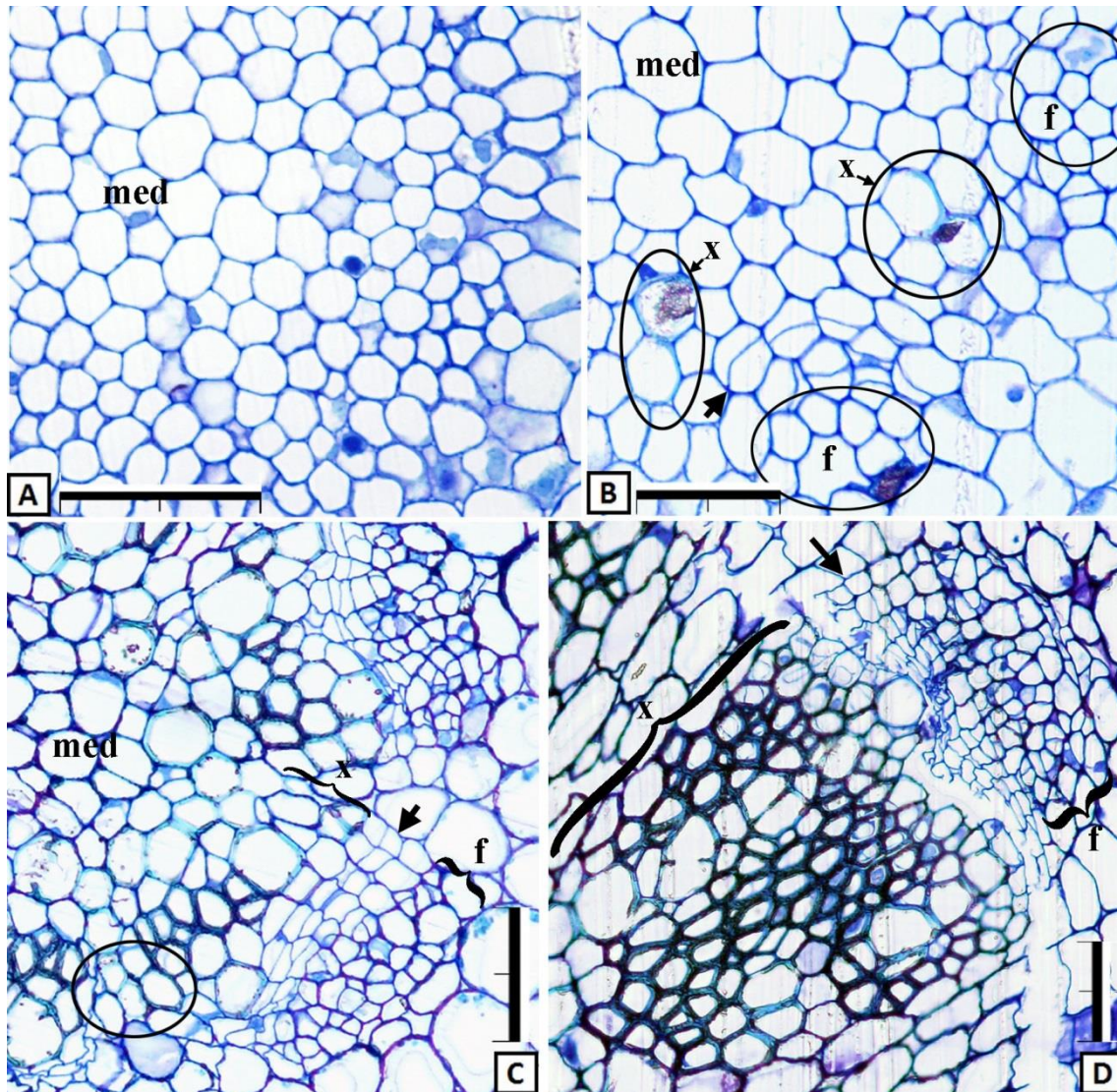


Figura 79. Cortes transversales de una raíz de la forma inerte, teñidos con azul de toluidina. En el intervalo A-D se muestra el desarrollo de los tejidos vasculares con el tiempo. [A] Zona cercana al ápice, de menos de un día de edad. Los haces vasculares (tejido vascular primario) apenas se han comenzado a diferenciar. [B] Zona de dos días de edad, situada a 20-30 mm del ápice. Aparecen polos de floema (f), y xilema (x) intercalados. Comienzan a llevarse a cabo divisiones celulares periclinales (flecha) en la región en la que se está activando el cambium fascicular. [C] Zona de 9 días de edad, aproximadamente a unos 230 mm del ápice. El cambium fascicular (flecha) ya está completamente formado y ocupa de 2 a 5 filas de células. Hacia el interior ha ido formando xilema (x) y hacia el exterior floema (f). Todavía se mantienen vasos de xilema primario intercalados (círculos), y la médula ha quedado reducida a un espacio más reducido. [D] Zona de un mes de edad, aproximadamente a 540 mm de distancia del ápice. Los tejidos vasculares cubren mucha más extensión que antes y amplios sectores de la médula y la corteza, introduciendo en su estructura a los vasos que anteriormente estaban intercalados entre los polos de floema. Las masas de tejido vascular ahora están separadas por pocas columnas de parénquima. Están compuestas por una región de floema (f) hacia el exterior, una región de xilema hacia el interior (x), y entre ambas, el cambium fascicular (flecha). / Las barras de escala corresponden a 50  $\mu$ m.

Posteriormente las células del procambium comienzan a diferenciarse en las zonas más externas del cilindro vascular, dando lugar a polos de floema y de xilema con una disposición alternante (Figura 79B, Figura 81A y B). Esta situación persiste mientras la raíz está en la fase de crecimiento primario.

Sin embargo, aproximadamente a partir del 2<sup>o</sup> día de edad, el procambium inmediatamente más interno a los polos de floema se desdiferencia y forma el cambium fascicular (Figura 79 B, Figura 81C), uno de los responsables del crecimiento secundario de la raíz. Esta región de células con potencial meristemático, sufre constantes divisiones periclinales y produciendo floema hacia el exterior y xilema hacia el interior de la raíz, modificando la estructura de los tejidos vasculares. De tal manera, en las zonas de la raíz de 9 días en adelante (en la forma espinosa parece tardar algunos días más en producirse este paso), ya más alejadas del ápice, los tejidos vasculares comienzan a presentar una disposición semejante a los haces colaterales (Figura 79C y D, Figura 81D y E), con el floema en la parte externa, el xilema en la interna, y entre ambos el cambium fascicular. Además, su tamaño ha crecido considerablemente.

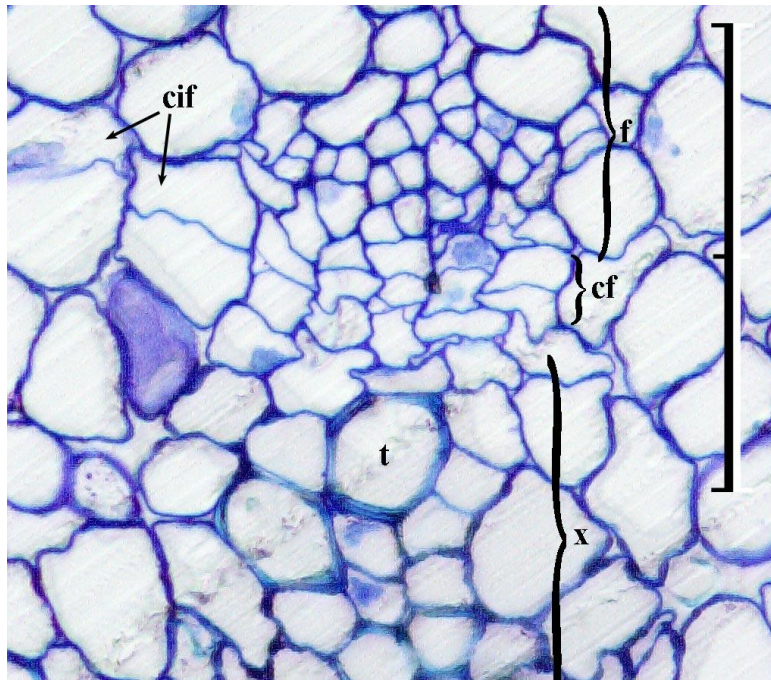


Figura 80. Corte transversal de un cordón de tejido vascular en una región de 9 días de una raíz de la forma inerme. Leyenda: Floema (f), Cambium fascicular (cf), Cambium interfascicular (cif), Xilema (x), Tráquea (t). La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

Entre los 3 y 9 primeros días en la forma inerme, y algunos días más tarde en la espinosa, se forma el cambium interfascicular por divisiones periclinales del periciclo. Aproximadamente a los 9 días ambos tejidos (c. fascicular e interfascicular), se conectan (Figura 80, Figura 81D), formando una única banda que rodea la raíz, de forma serpenteante, estando el cambium interfascicular situado en regiones más externas, y el fascicular en regiones más internas, ambos en función de su lugar de formación. Sin embargo, con el tiempo, ambos tejidos acabarán situados a la misma altura, formando un anillo prácticamente perfecto, debido a la formación de células

nuevas en los meristemos. Esto sucede de la misma manera que Dubrovsky y Rost (2012) explican para otras dicotiledóneas.

Al igual que el cambium fascicular genera xilema y floema, el cambium interfascicular se encarga de generar parénquima en ambas direcciones, que permite que los radios de parénquima de la estela crezcan al mismo ritmo que los cordones vasculares.

Paralelamente a estos procesos, en regiones de entre 3 y 9 días de edad, a una distancia aproximada de 90 mm al ápice, hay más actividad en la región del periciclo. Probablemente al mismo tiempo que genera el cambium interfascicular, se pluriestratifica mediante divisiones periclinales, y se transforma en felógeno o cambium suberoso. En una especie del mismo género como es *O. basilaris*, el tiempo necesario para que el felógeno esté completamente formado son 6 días (Freeman, 1969), tiempo muy acorde a nuestras observaciones. Mediante divisiones periclinales, el felógeno produce felodermis hacia el interior y felema o súber hacia el exterior.

A los 9 días de edad es frecuente que existan ya varias capas de felodermis situados externamente a los tejidos vasculares (Figura 81C), e incluso alguna capa de felema comprimido contra la endodermis. En este momento todos los nuevos tejidos internos ya están provocando un crecimiento del cilindro vascular que a su vez genera tensiones sobre la corteza situada más externamente (Figura 82B y E). Es por ello que comienzan a aparecer grietas en la corteza, más tempranas en la forma inerme que en la espinosa. Para evitar estas tensiones, el felógeno lleva a cabo también divisiones anticlinales que le permiten mantenerse unido en un perímetro cada vez mayor.

Con el paso del tiempo, según la peridermis gana volumen, empuja con tal fuerza hacia fuera a la corteza primaria y la epidermis, que acaban desprendiéndose de la raíz (Figura 82C y F). De este modo, la peridermis acaba siendo la capa más externa de la raíz adulta. El tiempo necesario para que se desprendan los tejidos externos primarios varía entre raíces, comenzando a observarse aproximadamente al mes de edad, aunque otros autores (Dubrovsky y North, 2002) han detectado este fenómeno más tardíamente (entre los 2 y 3 meses).

Realizando una comparativa entre ambas formas, hemos podido observar que los procesos del desarrollo de la raíz y el orden en el que se dan, son idénticos. Parece ser que la velocidad de crecimiento y maduración sí que varía en cierta medida. Y aunque en algunas de nuestras observaciones la velocidad de maduración ha sido ligeramente superior en la forma inerme, no creemos que pueda considerarse significativo.

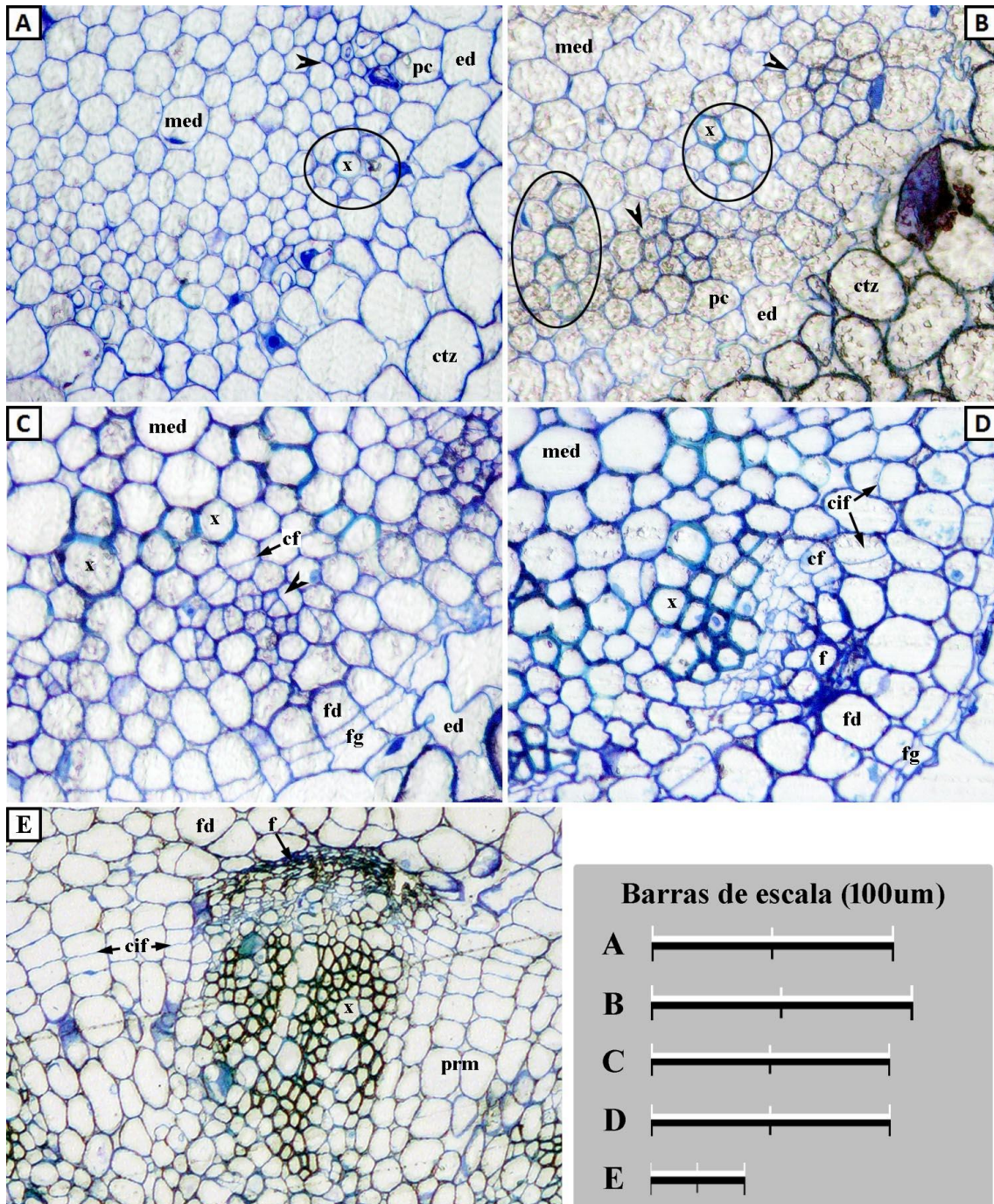


Figura 81. Cortes transversales de una raíz de la forma espinosa, teñidos con azul de toluidina. En el intervalo A-E se muestra el desarrollo de los tejidos vasculares con el tiempo. **[A]** Zona cercana al ápice, de un día de edad. Los haces vasculares (tejido vascular primario) se han comenzado a desdiferenciar, se pueden apreciar polos de floema (punta de flecha) y de xilema (x) alternantes, en los extremos más externos de la médula (med). Aún más externos se observan el periciclo (pc), la endodermis (ed) y la corteza primaria (ctz). **[B]** Zona de 3 días de edad, situada a 55-65 mm del ápice. Los polos de floema (punta de flecha) continúan desarrollándose, y se desdiferencian tráqueas del xilema (x) cada vez más internos en la médula. **[C]** Zona de 9 días de edad, aproximadamente a unos 230 mm del ápice. Comienzan a llevarse a cabo divisiones celulares periclinales en la región en la que se está activando el cambium fascicular (cf). Comienzan a desdiferenciarse células del xilema en la zona inmediatamente más interna del cambium fascicular. En el exterior del floema (punta de flecha) el periciclo se ha transformado en una capa de felodermis (fd) y otra de felógeno (fg), que comienza su actividad meristemática. Más externamente la endodermis (ed) ya se encuentra ligeramente deformada. **[D]** Zona de un mes de edad, aproximadamente a 540 mm de distancia del ápice. El tamaño de los cordones de tejido vascular ha aumentado debido a los tejidos vasculares secundarios recién formados, floema (f) y

xilema (x). El cambium interfascicular (cif), previamente formado en el periciclo, se sitúa en los flancos del cambium fascicular (cf) y comienza a sufrir divisiones periclinales. [E] Zona de 60 días de edad. El tejido vascular ya cubre una gran extensión del cilindro vascular. Las masas de tejido vascular ahora están separados por columnas ordenadas de parénquima radiomedular (prm), producidas en el cambium interfascicular (cif). Los cordones vasculares son colaterales y están compuestos por una región de floema (f) hacia el exterior, una región de xilema hacia el interior (x), y entre ambas, el cambium fascicular. / Las barras de escala corresponden a 100  $\mu$ m.

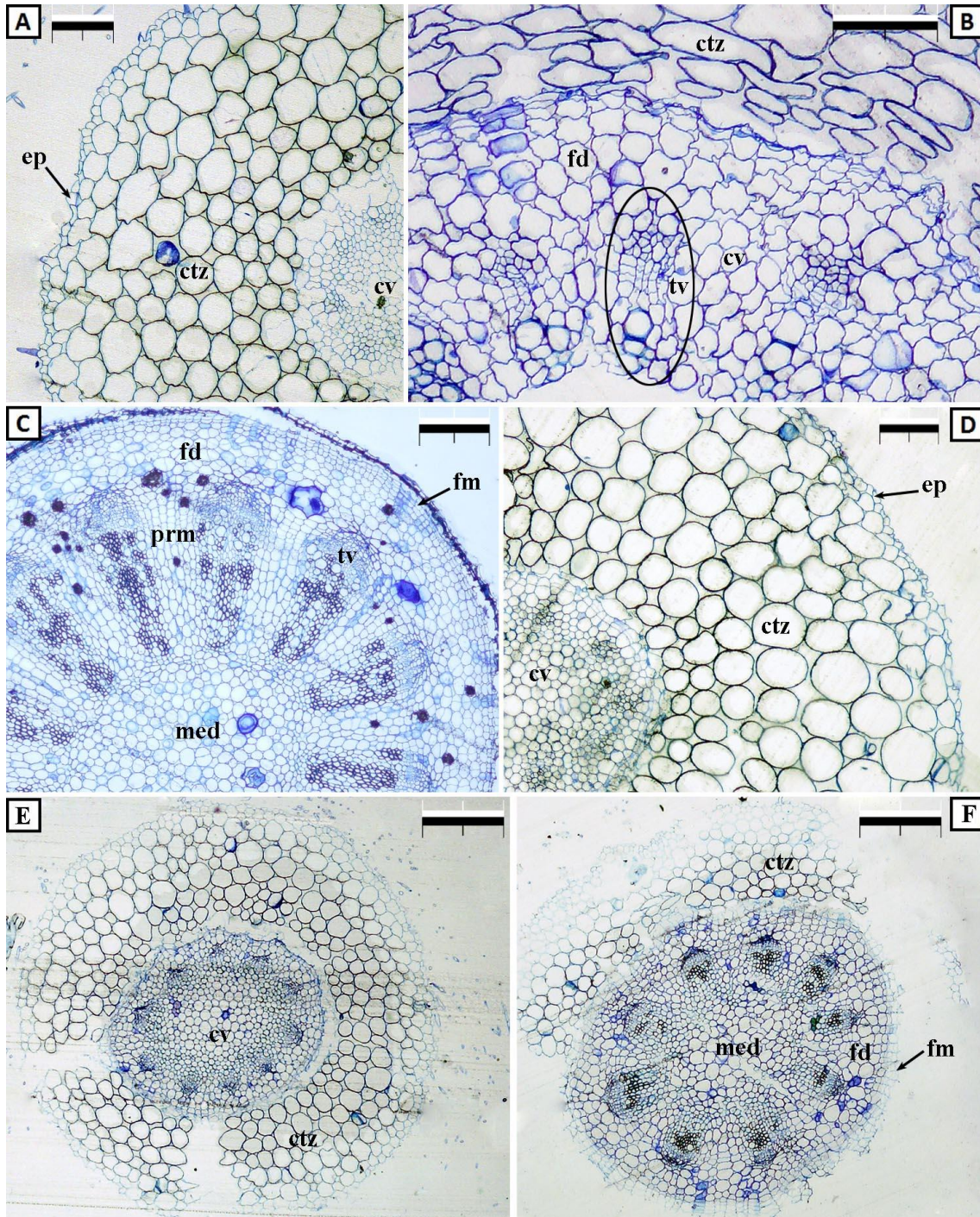


Figura 82. Evolución de las capas más externas de raíces de *O. ficus-indica* en función del tiempo. Cortes transversales de distintas edades y formas. [A-C] Forma inerme, regiones de 1, 9 y 60 días, respectivamente. A: las corteza está entera y en buen estado. B: las capas más internas de la corteza comienzan a aplastarse y a aparecer grietas. C: la corteza y la epidermis se han desprendido, quedando la peridermis como capa más externa. [D-F] Forma espinosa, regiones de 9, 30 y 60 días. D: la corteza se encuentra en buen estado, algunas células de la endodermis han comenzado a aplastarse ante el

comienzo de las presiones. E: se han abierto grietas de gran tamaño. F: buena parte de la corteza se ha desprendido. / Leyenda: Epidermis (ep), Corteza (ctz), Felema (fm), Felodermis (fd), Cilindro vascular (cv), Tejidos vasculares (tv), Parénquima radiomedular (prm), Médula (med). Las muestras fueron teñidas con azul de toluidina. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$  para A, B y D; y a 300  $\mu\text{m}$  en C, E y F.

### **Formación de raíces laterales: disposición y tiempo de emergencia**

La absorción de agua y nutrientes por parte del sistema radical implica generalmente la formación de un elevado número de raíces laterales (RLs). Dichas raíces se originan endógenamente a partir del periciclo en forma de primordios de raíz lateral (PRLs) que crecen atravesando todas las capas más externas de la raíz, hasta que emergen al exterior rompiendo la epidermis (Lloret y Casero, 2002).

La iniciación y el desarrollo de los PRLs parece ser un proceso que lleva un tiempo concreto y requiere una madurez determinada en los tejidos de la raíz madre, la cual nutre y soporta a la nueva raíz lateral (RL). Tal vez por ello, la secuencia de formación de RLs es básicamente acrópeta. Esto quiere decir que las RLs más antiguas y largas tienden a estar en las partes más maduras (proximales) de la raíz madre, mientras que las más jóvenes y los PRLs se encuentran más próximos al ápice (distales o apicales) (Figura 65). En *O. ficus-indica* resulta cierto que la secuencia de formación es esencialmente acrópeta. No obstante, la presencia de RLs relativamente cortas en partes proximales de la raíz junto a otras más largas (ver flechas en la figura 65), así como la existencia de diminutos PRLs entre otros mayores (Figura 83), sugiere que hay excepciones a dicha norma y que hay RLs de iniciación tardía o crecimiento más lento, o incluso detenido, entre otras que crecen vigorosamente.

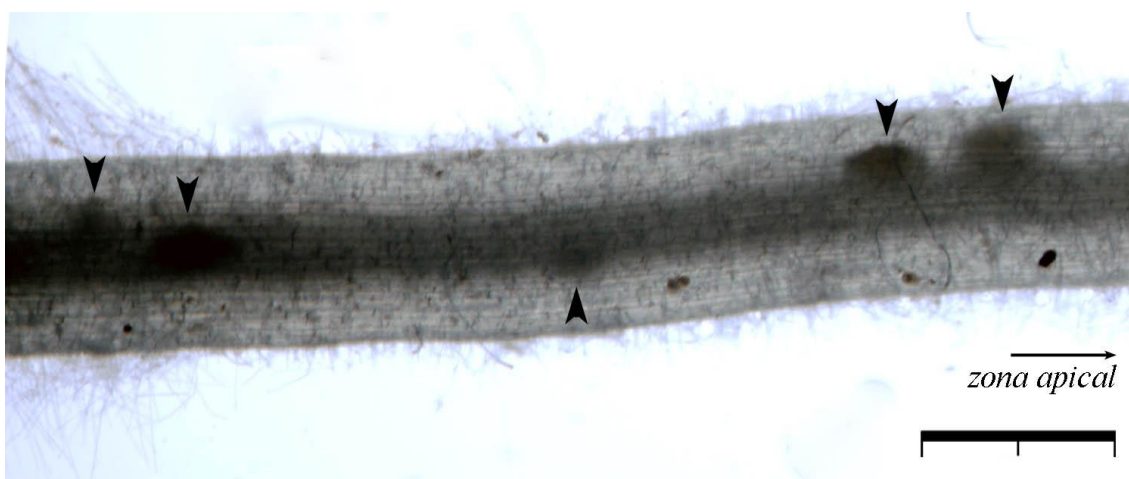


Figura 83. Raíz de *O. ficus-indica* f. *amyclaea*. Señaladas con puntas de flechas se indican algunos PRLs. Nótese la presencia de un pequeño PRL en el centro de la imagen, dispuesto entre otros más desarrollados. La barra de escala equivale a 1 mm.

Se ha discutido mucho sobre si la secuencia de formación de las raíces laterales es estrictamente acrópeta o no. Algunos autores no han encontrado evidencia de formación de nuevos PRLs entre otros previamente formados (Dubrovsky *et al.*, 2006),

y otros sugieren que por la posición en la que se inician, los tejidos de la raíz madre deben de adquirir un cierto grado de madurez antes de iniciar los PRLs (Abadía-Fenoll *et al.*, 1986), lo cual implicaría una secuencia estrictamente acrópeta, puesto que los tejidos de la raíz madre se originan acrópetamente. Por el contrario, también hay resultados en la literatura que sugieren la formación de PRLs entre otros previamente iniciados (MacLeod, 1990; Pellerin y Tabourel, 1995). Dado que los PRLs se originan en hileras, opuestos a los distintos polos de xilema de la raíz madre, una posible causa para la alteración de la secuencia básica de formación de RLs sería la formación asincrónica entre las distintas hileras (Charlton, 1975). Según este esquema habría hileras en las que la iniciación iría más adelantada que en otras, con lo que los pequeños PRLs de las hileras más retrasadas se intercalarían entre otros mayores de las hileras más adelantadas. Teniendo en cuenta esta hipótesis, se pueden explicar pequeñas desviaciones de la secuencia acrópeta como la presentada en la figura 83, pero resulta muy difícil justificar variaciones de mayor calado como las observadas en otros casos. Una posibilidad es la formación tardía de PRLs. En otras especies, dichos PRLs han sido catalogados como “late-formers” (Blakely y Blakely, 1987).

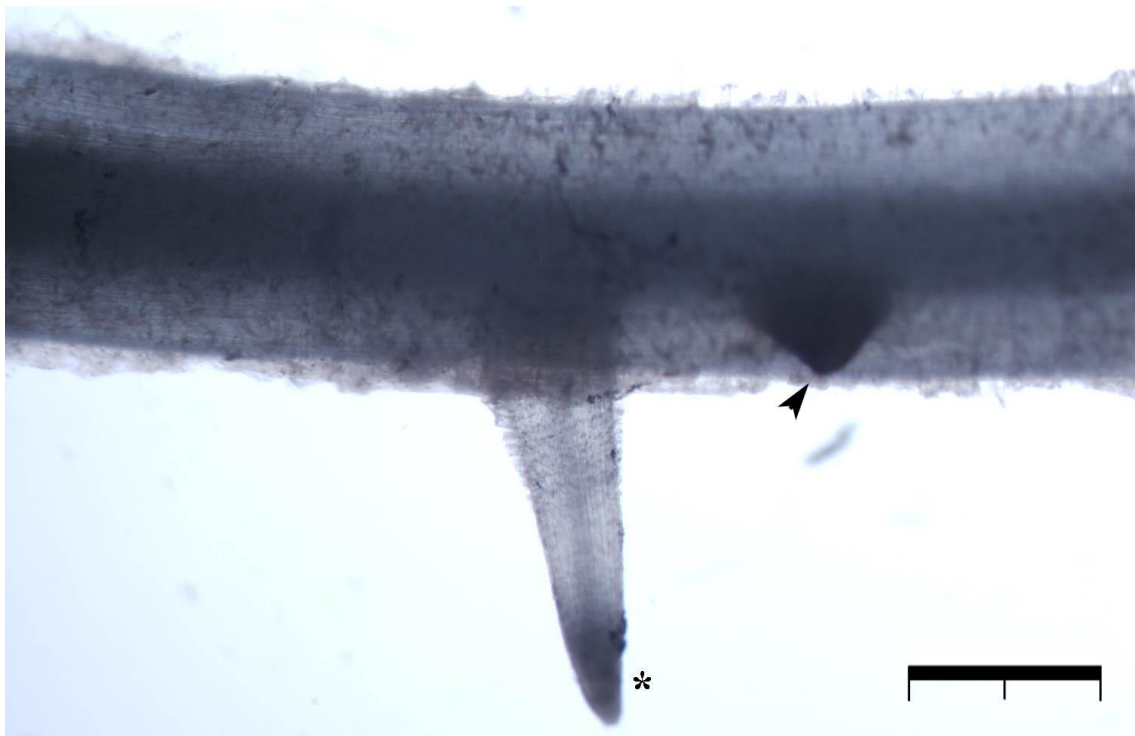


Figura 84. Raíz de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*. Se pueden observar un PRL (punta de flecha), junto a una RL ya emergida (\*). La barra de escala equivale a 1 mm.

Los resultados mostrados en la figura 84 sugieren que el PRL se ha iniciado mucho más tarde que la RL ya emergida, puesto que la diferencia de desarrollo es notoria para dos RLs tan próximas entre sí.



Por otra parte, nuestros resultados también indican que en *O. ficus-indica* algunos PRLs pueden detener o al menos ralentizar su crecimiento de un modo aparentemente aleatorio una vez iniciados. Inspeccionando mediante microscopía PRLs con un grado de desarrollo diferente a los que los rodean, pudimos comprobar que las mitosis eran sumamente raras entre ellos. Concretamente, pudimos recontar índices mitóticos de alrededor del 0,05%. Estos valores son muy inferiores a los normales en meristemas activos, de modo que esto significa que no pueden sustentar un crecimiento sostenido del PRL, por lo que su desarrollo estaría bloqueado antes de su emergencia. Esto queda de relieve al realizar comparativas con otros índices mitóticos en RLs en crecimiento en otras especies, los cuales son muy superiores. Ejemplo de ello es el índice mitótico en la epidermis y corteza de RLs recién emergidas de *Vicia faba*, que es de 7,2% a 500  $\mu\text{m}$  de la unión entre la cofia y el centro quiescente (MacLeod, 1976).

Algunas RLs dejan de crecer justo después de la emergencia. En la figura 85A observamos un ejemplo de ello. Nótese como la RL tiene un meristemo apical reducido a la mínima expresión, lo cual nos indica que la zona basal se ha diferenciado rápidamente y ha consumido totalmente el meristemo, impidiendo su funcionamiento normal. Cuando la raíz sufre una detención prematura de su desarrollo, se dice que tiene un crecimiento determinado (Dubrovsky, 1997a; Dubrovsky y North, 2002).

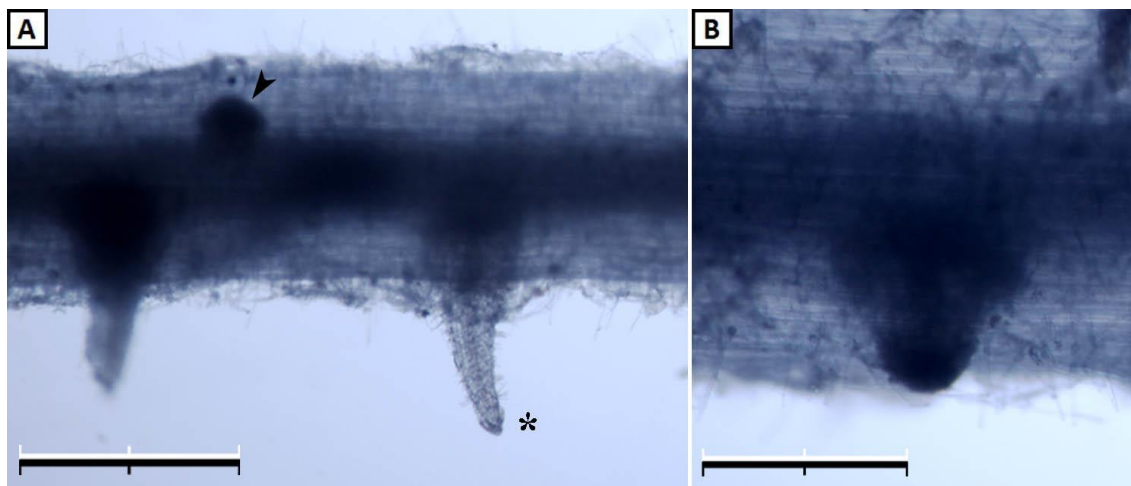


Figura 85. Raíces de chumbera común *f. inerme*. En A se observa una RL en la que el meristemo está completamente agotado (\*), y un PRL sano. En B se puede apreciar una RL recién emergida. Nótese como en ésta última, el meristemo está oscurecido, por lo que se encuentra activo. Las barras de escala equivalen a 1 mm (en A) y 0,5 mm (en B).

Según Dubrovsky y North (2002), las RL con crecimiento determinado podrían ser una forma de adaptación al medio ambiente semiárido en el que viven muchos cactus, ya que dichas raíces pueden reanudar su crecimiento o producir nuevas RLs cuando la humedad regresa. Otra posible explicación sería que el bloqueo del desarrollo de algunos primordios fuese una estrategia para la regulación de la

nutrición de la planta en respuesta a la disponibilidad de nitrógeno y fósforo. Recientemente se ha descrito que la raíz de maíz puede producir altas densidades de RLs ante una necesidad de adquirir fósforo y bajas densidades cuando resulta preferencial la adquisición de nitrógeno (Postma *et al.*, 2014).

En resumidas cuentas, hemos encontrado en *O. ficus-indica* RLs con su desarrollo bloqueado en dos puntos: antes de la emergencia y con posterioridad a ella. Esto indicaría que el desarrollo de las laterales es un proceso multifásico con distintos controles en momentos diferentes. Se han reportado resultados coincidentes con este punto de vista, aunque existen dudas sobre si deberían considerarse dos o más fases diferentes. Algunos autores consideran que el proceso consta de dos fases: iniciación y formación del meristemo (Maclsaac *et al.*, 1989; Laskowski *et al.*, 1995); aunque existen discrepancias sobre el momento exacto en el que sucede el cambio de fase. Otros, sin embargo, opinan que en realidad son tres las fases que tienen lugar: iniciación, desarrollo del primordio a RL, y emergencia acoplada al posterior crecimiento (Van Staden y Ntingane, 1996; Baum *et al.*, 1998; Zhang y Hasenstein, 1999). Es posible que este punto de vista refleje con mayor precisión los controles biológicos que determinan los procesos de formación de las RLs, teniendo en cuenta que el desarrollo de éstas puede detenerse en la iniciación (Celenza *et al.*, 1995), poco antes de la emergencia (Mallory *et al.*, 1970), o después de ella (Baum *et al.*, 1998).

La distribución de las RLs a lo largo de la raíz madre no es un parámetro prefijado e inamovible en las plantas vasculares superiores sino que presenta plasticidad para acomodarse a las condiciones concretas y cambiantes tanto internas (de la raíz madre), como externas (del medio ambiente). El resultado de estos cambios es que si se analiza la densidad de PRLs por unidad de longitud de la raíz madre se pueden encontrar fluctuaciones. Por tanto, la densidad de RLs es una variable potencialmente interesante para poder distinguir especies relacionadas y próximas desde el punto de vista de la taxonomía. Nosotros hemos analizado esta variable en la porción de raíz de aproximadamente 16 cm de longitud formada desde el día tercero al duodécimo de nuestro estudio del desarrollo del sistema radical. Esta región fue subdividida en cuatro segmentos de 4 cm de longitud, que denominamos A, B, C y D, ordenados de más basal a más apical (Figura 87). En ambas formas de *O. ficus-indica* se utilizó el mismo procedimiento, y los resultados obtenidos para la densidad de RLs y/o PRLs en dichos segmentos han sido plasmados en la figura 86. En ella se pueden apreciar dos aspectos principales: que la disposición de las RLs es muy similar en la forma inerme y espinosa de *O. ficus-indica* (ligeramente superior en la primera, aunque sin diferencias significativas), y que existe una cierta tendencia a la disminución de la densidad de RLs a medida que nos acercamos a zonas más apicales.

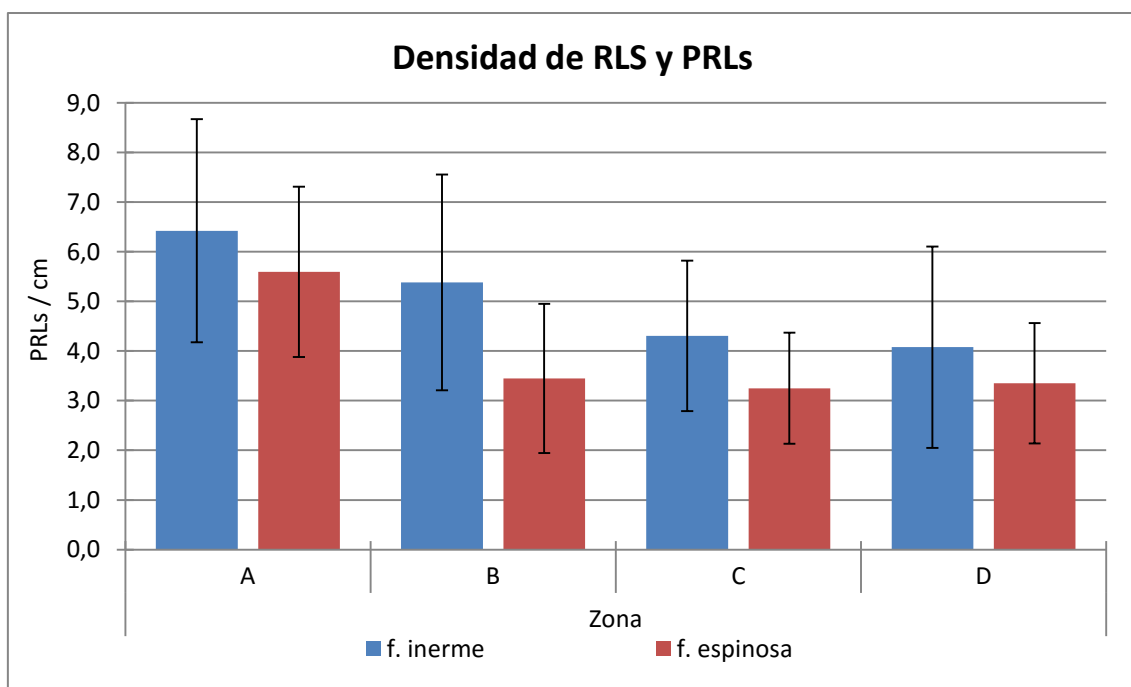


Figura 86. Densidad de raíces laterales y primordios de raíces laterales en distintas raíces de 12 días de edad, de *O. ficus-indica* en sus formas inerme y espinosa. Las densidades están agrupadas por zonas, de más basal (región A, formada a partir del 3<sup>er</sup> día de la raíz madre) más apical (región D). El tamaño de la muestra ha sido 10 raíces por forma.

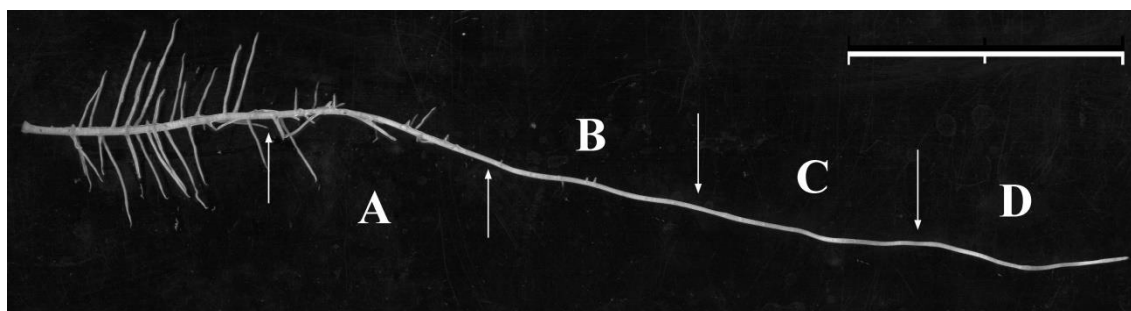


Figura 87. Raíz de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*, de 12 días de edad. Están señaladas las regiones A-D, de aproximadamente 16 cm en total (y 4 cm cada una), formadas desde el tercer día al duodécimo. La barra de escala equivale a 5 cm.

Cuando las raíces crecen en condiciones medioambientales controladas, los PRLs tienden a formarse a un ritmo relativamente constante (Lloret y Casero, 2002). Consecuentemente, el número de RL y la longitud de la raíz madre están correlacionados (Lloret *et al.*, 1988) y valores similares de la densidad de RLs se producen a lo largo de amplias regiones de la longitud de la raíz madre (Lloret y Pulgarín, 1992). En distintas raíces de otras especies se ha descrito una disminución en la densidad de RLs en su parte más apical, similar a la que hemos encontrado nosotros (Hummon, 1962; Alarcón-Sánchez, 2007). Usualmente estos descensos se han interpretado en el sentido de que en estas zonas más jóvenes aún no se han formado todos los PRLs que habrían de formarse o, si lo han hecho, aún no han podido ser observados. Dado el diseño de nuestro protocolo de toma de datos existe una explicación alternativa: podría ser que realmente en estos momentos se estén

formando realmente menos PRLs por unidad de longitud. En la región D podría ser que aún quedara algún nuevo PRL por iniciarse, pero en las regiones B y C ya está muy avanzado el proceso de formación de RLs con lo que no cabría esperar nuevas formaciones en número suficientemente grande como para afectar a la densidad final. No cabe duda que a medida que la raíz madre va creciendo los carbohidratos que llegan a ella desde el cladodio deben de soportar no solo el crecimiento de la raíz adventicia, sino lo iniciación y el desarrollo ulterior de un número creciente de RLs. Esto podría tener como consecuencia una disminución en la capacidad de formación de nuevos PRLs. Para confirmar esta hipótesis serían necesarios estudios experimentales adicionales.

Se ha demostrado que los niveles de metabolitos que alcanzan las distintas porciones de la raíz influyen en la formación de raíces laterales (Atzman *et al.*, 1994; Gupta *et al.*, 2015). Una variable posiblemente afectada por la alteración de estos niveles sería el tiempo de emergencia, entendido como el tiempo que media entre la iniciación y la salida de la joven lateral rompiendo la superficie de la raíz madre. Sin duda alguna, una raíz adventicia dispone de una mayor cantidad de nutrientes por unidad de peso seco que otra más larga que tiene que soportar el crecimiento sostenido no solo de su ápice, sino el de muchas nuevas RLs. Nuestros estudios confirman que este periodo es más breve para los PRLs que se forman en primer lugar que para los iniciados más tarde, cuando la raíz madre tiene que repartir sus nutrientes entre una mayor cantidad de sistema radicular en desarrollo (Figura 88).

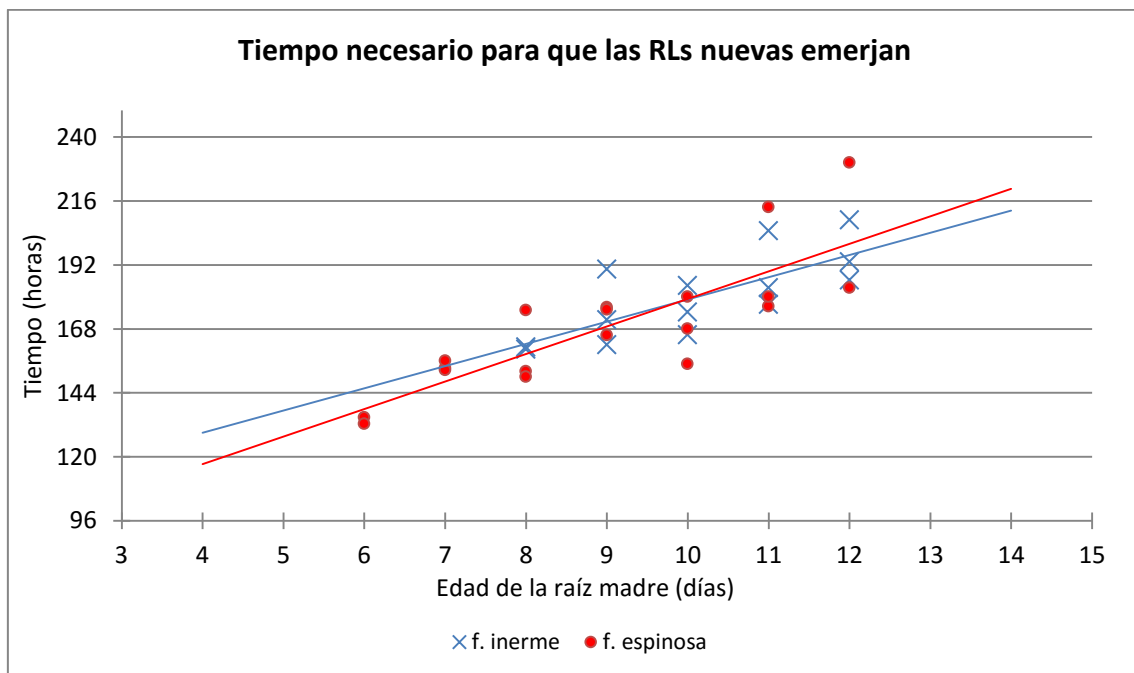


Figura 88. Tiempo que necesita una raíz lateral para emerger (desde el momento en que se forma la región de la raíz madre en la que se encuentra dicha RL), en función de la edad total de la raíz madre.

### **Formación de raíces laterales: histología de la iniciación y desarrollo**

Desde un punto de vista histológico, la iniciación de las raíces laterales comienza cuando las células fundadoras del periciclo de la raíz madre comienzan un camino más o menos estereotipado de divisiones celulares con diversas orientaciones (Casero *et al.*, 1995). Dichas divisiones, conducen a la formación de un PRL que va a crecer perpendicularmente al eje de la raíz madre hasta emerger al exterior perforando su epidermis. A partir de este momento, puede considerarse que ya se ha completado el proceso de formación de la joven RL.

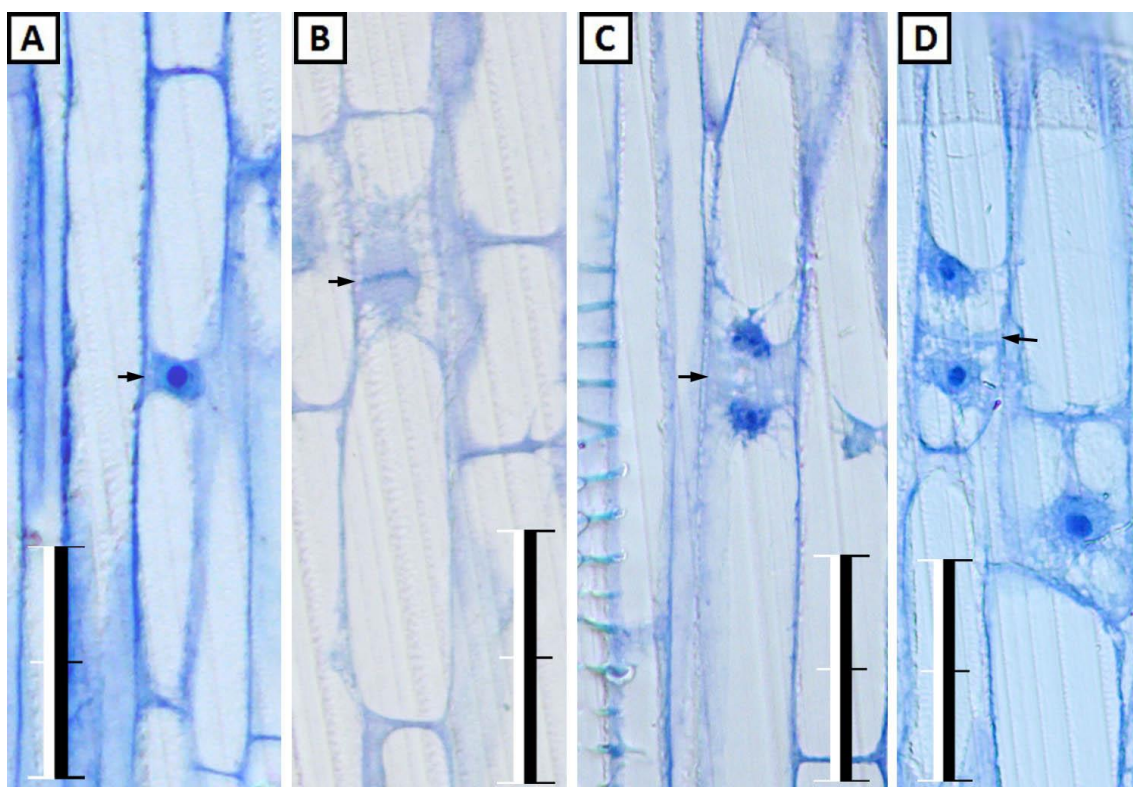


Figura 89. Células del periciclo de la región de un día de una raíz de *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*, en vista longitudinal. [A] Célula del periciclo. [B] División asimétrica, metafase. [C] División asimétrica, telofase. [D] Telofase en estado muy avanzado. / Las barras de escala equivalen a 50  $\mu$ m.

La histología de la iniciación de las RLs se analiza muy bien estudiando secciones longitudinales de la raíz madre que contengan el periciclo. En las dos formas de *O. ficus-indica*, el periciclo está formado por células de aspecto parenquimático, alargadas en sentido paralelo al eje mayor de la raíz madre, muy vacuoladas y con el núcleo en posición central (Figura 89A). Cuando se va a formar un nuevo PRL, lo primero que se suele observar es que los núcleos de dos células vecinas de la misma columna se acercan a la pared de separación entre ellas. Acto seguido, se produce la división transversal y asimétrica (Figura 89B, C y D), casi simultánea de dichas células para formar un grupo de cuatro células con las dos más largas en los extremos y las dos más cortas en el centro (Figura 90A). Tras nuevas divisiones transversales, la cantidad de células cortas se va incrementando (Figura 90B y C). En estos momentos, todas las

células del primordio aún forman parte de la misma columna. No obstante, en columnas vecinas se puede repetir el proceso, con lo que el PRL se va extendiendo paulatinamente hasta alcanzar el tamaño y la forma necesaria para entrar en su siguiente fase de desarrollo.

Al mismo tiempo que se producen las primeras divisiones transversales de iniciación, las células del centro del primordio comienzan a crecer en dirección radial. Este fenómeno representa un cambio en la polaridad del crecimiento de las células del periciclo, que pasa de longitudinal a transversal. En relación con este cambio, también se produce un cambio en la orientación de las divisiones celulares en el periciclo del área de iniciación, que pasan a ser periclinales (Figura 90D). Con ello, el PRL pasa a estar constituido por varias capas de células y se dan los primeros pasos para organizar el meristemo apical de la nueva RL.

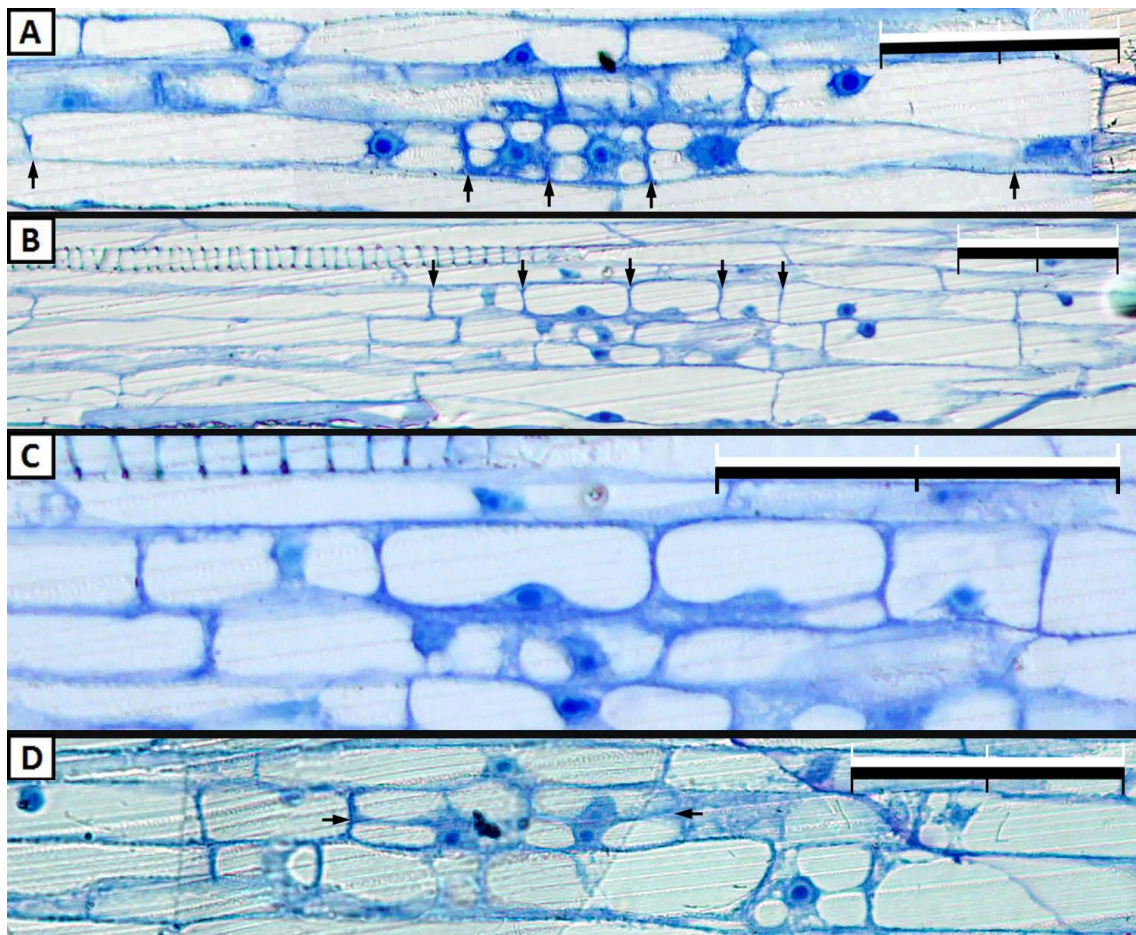


Figura 90. Patrón de iniciación de primordios de raíces laterales. Raíces de *O. ficus-indica f. inermis* en sección longitudinal. Regiones de entre 1 y 2 días. [A] Primeras divisiones, las flechas marcan las paredes que delimitan las 4 células resultantes, 2 cortas flanqueadas por otras 2 alargadas. [B] Las divisiones continúan en la columna de periciclo, formándose más células cortas. 4 de ellas (flanqueadas por células más alargadas) están delimitadas por las paredes que marcan las flechas. [C] Células cortas observadas en "B", a mayores aumentos. [D] Siguiendo etapa de la formación del PRL, en el que las células cortas formadas previamente, comienzan a sufrir divisiones periclinales (flechas). / Las barras de escala equivalen a 100 µm.

El crecimiento del PRL pasa por una serie de fases que han sido muy bien caracterizadas en *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Malamy y Benfey, 1997; Casimiro *et al.*, 2001). Básicamente lo que ocurre es que las células del primordio crecen en dirección radial y se organizan en un meristemo apical de raíz más o menos rudimentario recubierto en su parte frontal por una especie de cofia. Las RLs de *O. ficus-indica* parecen seguir un patrón de desarrollo similar al que se produce en *A. thaliana* haciendo la salvedad de que el periciclo que inicia los PRLs ya puede constar de varias capas de células.

Las células de la de la raíz madre localizadas frente al PRL van a ver invadido su territorio conforme éste vaya creciendo y aumentando el número de sus células. La presión primero llega a la endodermis, después a la corteza y finalmente a la epidermis (Swarup *et al.*, 2008). La respuesta final de estos tejidos localizados frente al PRL en desarrollo es variable, la endodermis parece acomodarse al crecimiento del PRL, mientras que las células de la corteza mueren aplastadas por la presión (Figura 91B), y la epidermis se rompe. Resultados recientes indican que las células de la corteza y la endodermis de la raíz madre pueden jugar un papel en el desarrollo del PRL que no es meramente pasivo. Las células de la endodermis y la corteza de la raíz madre interactúan con el periciclo y regulan su desarrollo (Péret *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013; Vermeer *et al.*, 2014).

En *O. ficus-indica*, el PRL se origina inicialmente en células del periciclo adyacentes a un polo de xilema de la raíz madre (Figura 90B y C, Figura 91). Cuando crece y se van reclutando nuevas columnas de células para el proceso de iniciación, la oleada de activación de las células del periciclo se produce de tal modo que el primordio siempre está centrado en torno a un polo de xilema, aunque se extiende lateralmente hasta abarcar por su base otro polo de xilema por cada lado, más los polos de floema intermedios (Figura 91C). Comparativamente con las descripciones en otras especies (Casero *et al.*, 1995; Malamy y Benfey, 1997), algunos PRLs de *O. ficus-indica* parecen ser más estrechos y estilizados. Wang *et al.* (2013) han reportado que LRP de *A. thaliana* con una morfogénesis alterada tienen grandes dificultades para emerger. Esto, en unión a la disminución drástica de la proliferación celular, podría ser una explicación para la detención del desarrollo de algunos de los PRLs en la raíz adventicia de la chumbera.

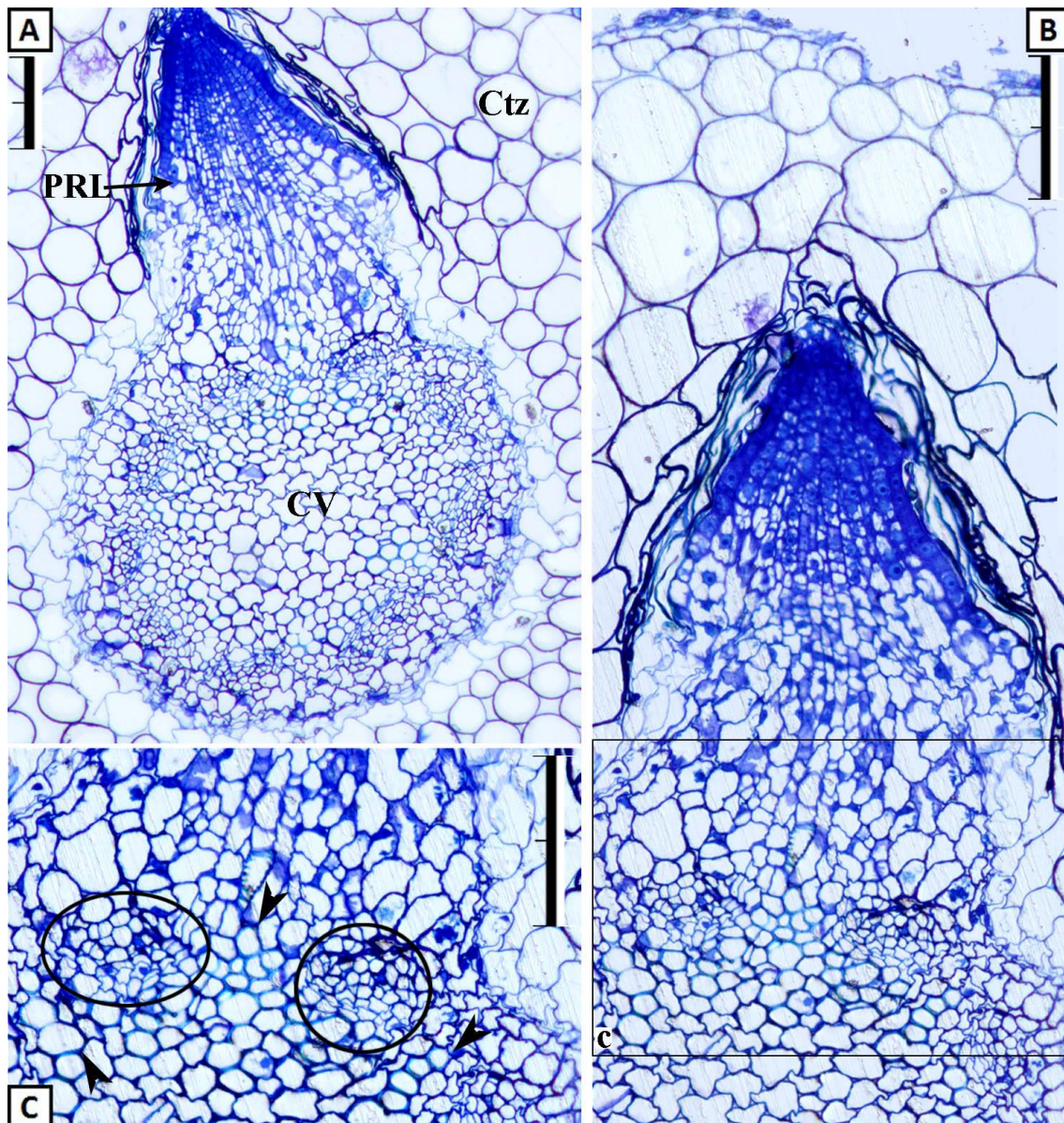


Figura 91. Sección transversal de una raíz de *O. ficus-indica* f. *espinosa*, vista a diferentes aumentos. Región de 9 días de edad. En ella se puede observar el cilindro vascular (CV), y sobre él, un primordio de raíz lateral (PRL) aún no emergido, atravesando los tejidos más externos. La corteza (ctz) dispuesta en el camino del PRL, muere aplastada ante el aumento de presión provocado por este. En la figura C, se observa que el centro del PRL coincide con un polo de xilema (punta de flecha), y se extiende hasta abarcar los 2 polos de xilema adyacentes, abarcando por tanto los polos de floema (región señalada por círculos) intercalados entre estos. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu$ m.

## El brote floral, la flor y el fruto

Como se ha comentado previamente, el brote floral es un pequeño tallo (denominado pericarpelo), que contiene las piezas florales. Por tanto, su histología ya está revisada en el apartado del tallo. En el estudio del fruto nos hemos centrado en otros aspectos.



El desarrollo del fruto en ambas formas es similar. El brote floral comienza siendo un pequeño brote rechoncho, con hojitas bien visibles (Figura 92A). Según va creciendo se va estirando, y al cabo de 5 a 10 semanas (dependiendo de las condiciones ambientales y del fruto), florece (Figura 92B). La mayor parte de las hojitas han desaparecido en el momento de la floración, y las que se mantienen duran poco más. Tras un par de días, las piezas florales externas se secan y desprenden, y la depresión donde se encontraban cicatriza (Figura 97A). De tal modo, el brote adopta una forma cónica, ya que la base resulta menos ancha que el ápice (Figura 92C). A partir de ese momento el fruto comienza a madurar (Figura 92D), ensanchándose y cambiando su coloración.

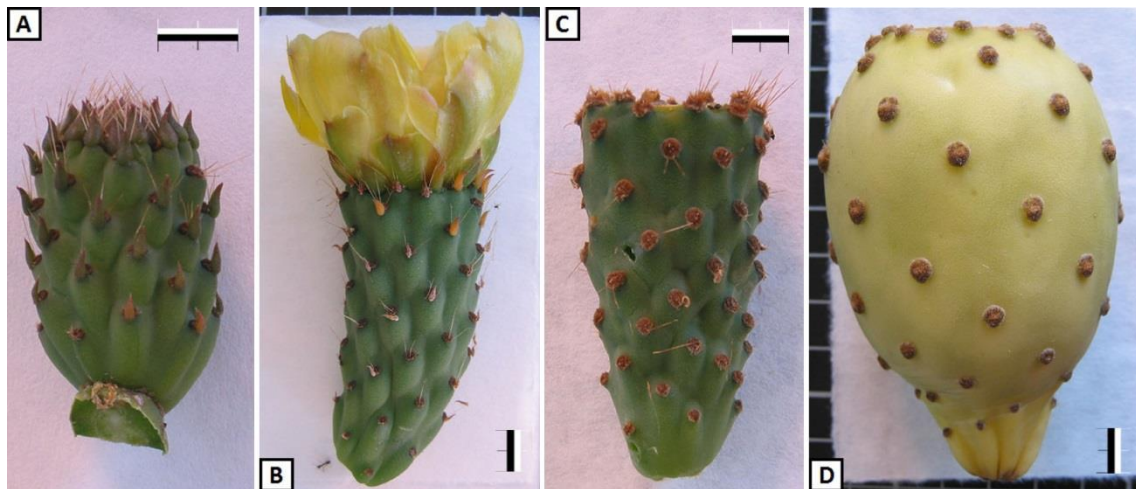


Figura 92. Desarrollo del fruto de *O. ficus-indica*. [A] *F. ficus-indica*. Brote de 20 días de edad. [B] *F. ficus-indica*. Brote de 7 semanas de edad, en flor. [C] *F. amyclaea*. Brote floral de 8 semanas de edad, tras la antesis. [D] *F. amyclaea*. Fruto maduro. / Las barras de escala corresponden a 1 cm.

### La flor

Las flores de ambas formas son similares, en forma, tamaño y color (Figura 93A y B). Los pétalos son de color amarillo, aunque en ocasiones toma una ligera tonalidad rojiza. Los sépalos son de un tamaño algo superior a las hojitas (con las cuales guarda bastante parecido), pero mucho menor que los pétalos. Son verdes y no muy abundantes. En ambas formas las flores son hermafroditas, y tampoco existen diferencias entre sus órganos sexuales (Figura 94A y B). El androceo consiste en numerosos estambres (Figura 95), situados alrededor del gineceo, rodeándolo por completo. El gineceo tiene un estilo relativamente alargado (Figura 96B) que permite al estigma sobresalir sobre las anteras circundantes (Figura 96A).

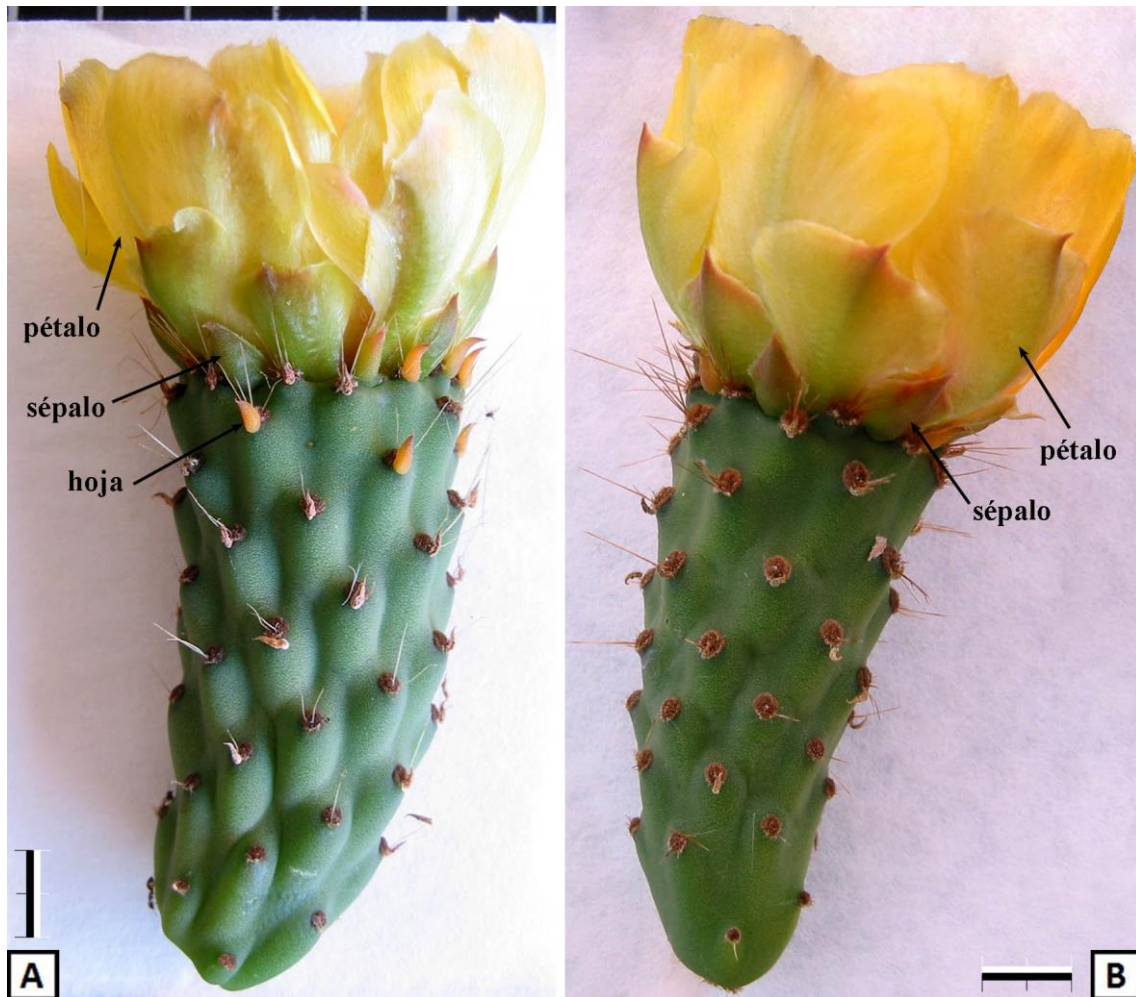


Figura 93. Flores de *O. ficus-indica*, en vista lateral. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 1 cm.

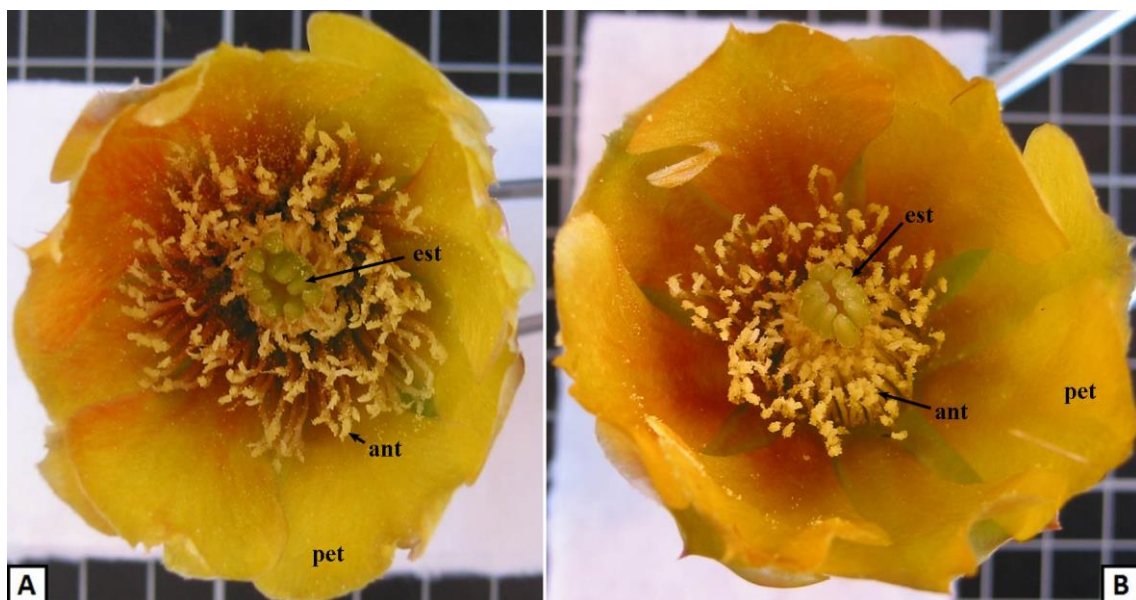


Figura 94. Flores de *O. ficus-indica* vistas desde arriba. De más externo a más interno, se observan: pétalos (pet), anteras (ant), y estigma (est). [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*.

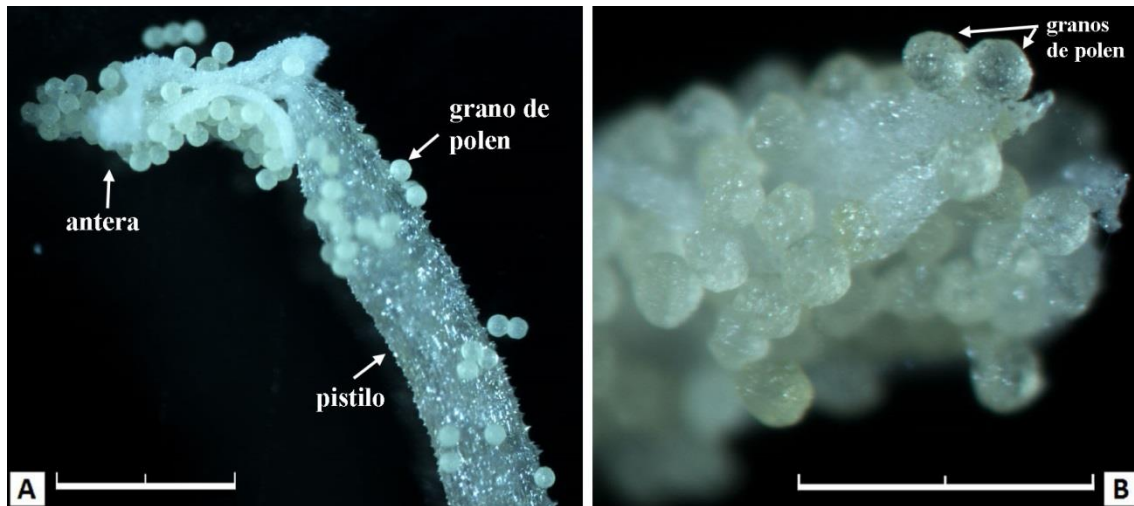


Figura 95. Órganos sexuales masculinos de la flor de *O. ficus-indica*. [A] *F. inermis*. Zona apical del estambre. [B] *F. espinosa*. Zona apical de la antera. Granos de polen en detalle. / Las barras de escala corresponden a 1 mm en A, y a 0,5 mm en B.

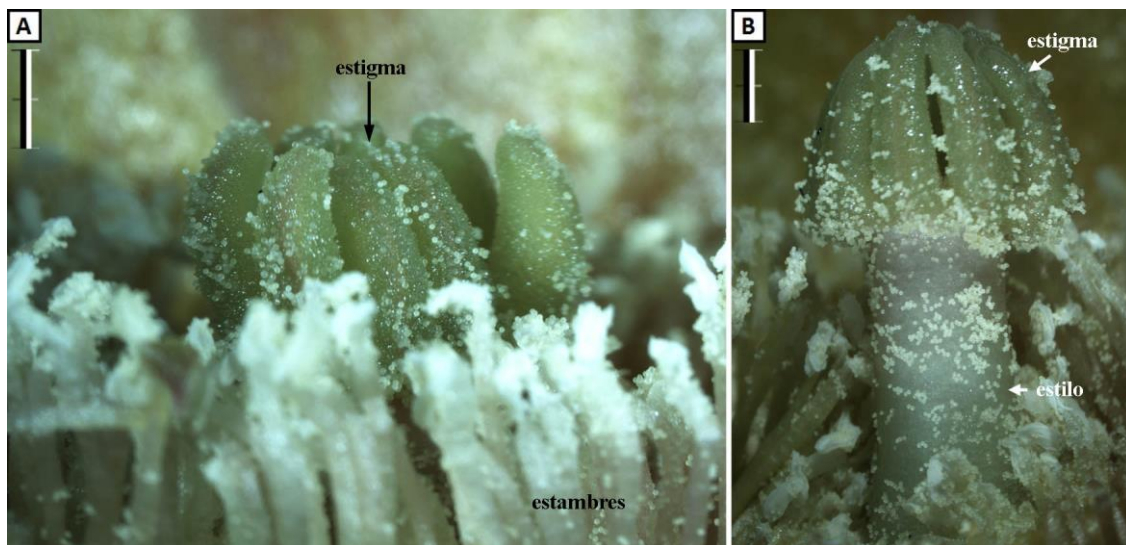


Figura 96. Órganos sexuales femeninos de la flor de *O. ficus-indica*. [A] *F. inermis*. Estigma emergiendo entre los estambres. [B] *F. espinosa*. Se han retirado los estambres de alrededor para observar el alargado estilo, que permite al estigma sobresalir por encima de los estambres. / Las barras de escala equivalen a 2 mm.

### El fruto

Los frutos en ambas formas son prácticamente iguales, con diferencias muy sutiles. La forma inermis da frutos ligeramente más estilizados (Tabla 37), al ser levemente más largos (85 mm de media, frente a los 80 mm de la forma espinosa), y sutilmente más estrechos (45 mm frente a 48 mm). El peso de los frutos ha sido bastante parecido, difiriendo escasamente: 99,98 gr por fruto de la forma inermis frente a 98,18 gr de la forma espinosa.

Entre la pulpa del fruto se han observado una gran cantidad de semillas, de color pajizo, pequeño tamaño (3-6 mm) y forma lenticular. No se han encontrado diferencias de relevancia entre las semillas de ambas formas.

Por otra parte, la coloración de los frutos estudiados de ambas formas son amarillentos, aunque los frutos de la forma inerme según maduran van adquiriendo una tonalidad cada vez más rojiza, fenómeno que no sucede en la forma espinosa (Figura 97A y B). Por lo general, en todas las chumberas concuerda el color externo del fruto con el interno, el de la pulpa.

Sin embargo, la coloración del fruto es un criterio taxonómico poco fiable para este género. Probablemente, en relación con la alta hibridación de *Opuntia* en el medio natural (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), existen una buena variedad de coloraciones posibles. Dentro de una misma especie, es frecuente la existencia de más de una coloración posible para sus frutos. Así sucede en *O. ficus-indica* L., del que existen cultivares de colores rojo y amarillo (Abdel-Hameed *et al.*, 2014). Las tonalidades en el rango del amarillo al rojo, y el verde, son relativamente frecuentes entre buena parte de las especies del género, por lo que sería un rasgo muy poco exclusivo como para ayudar a determinar la especie. No obstante, unas pocas especies dentro del género tienen colores menos comunes, como el púrpura o el bermellón (como sucede con *O. dillenii*). En esos casos, el color sí que puede ser de utilidad a la hora de diferenciar estas especies.

Forma	<i>ficus-indica</i>	<i>amyclaea</i>
Longitud (mm)	84,9 ± 8,7	79,9 ± 9,0
Grosor (mm)	45,5 ± 6,1	48,5 ± 5,7
Peso (gr)	100,0 ± 15,3	98,1 ± 14,8

Tabla 37. Dimensiones y peso medio de frutos de *O. ficus-indica* en su estado de máximo desarrollo. El tamaño de la muestra ha sido de 50 frutos de diversos cladodios y años (n=50).

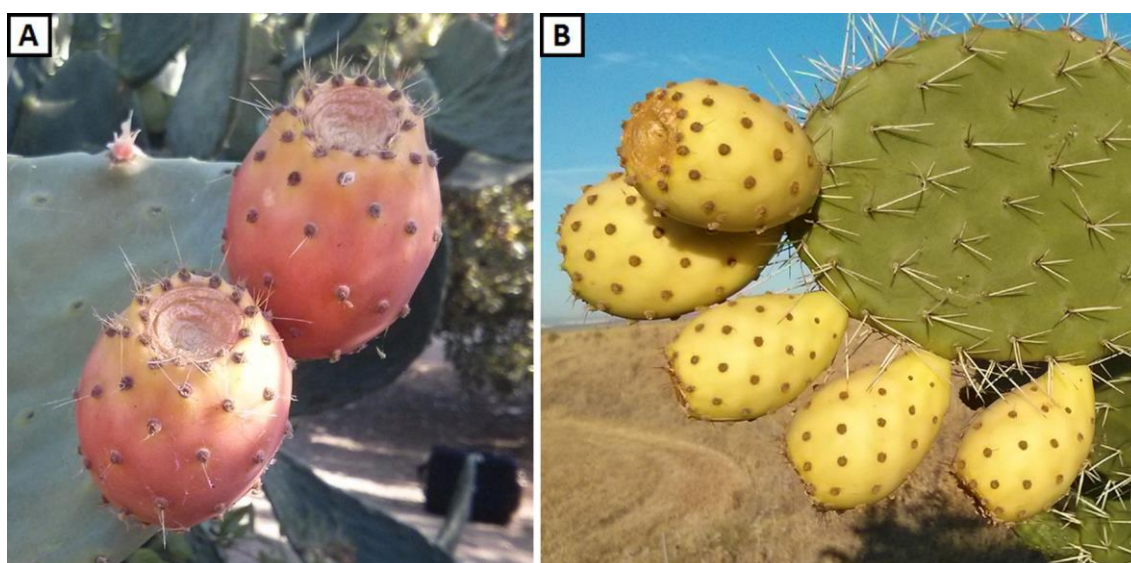


Figura 97. Frutos maduros, de la misma edad. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*.

### Areolas: espinas y gloquidios

Las espinas (Figura 98) del fruto son considerablemente más finas que las del cladodio, en ambas formas. En la forma espinosa, las espinas del fruto son más cortas que las del cladodio, mientras que en la forma inerme generalmente sucede lo contrario. Visto mediante SEM, las espinas de ambas formas son muy parecidas. Ambas tienen barbas en la zona apical, y células en mosaico en las zonas centrales.

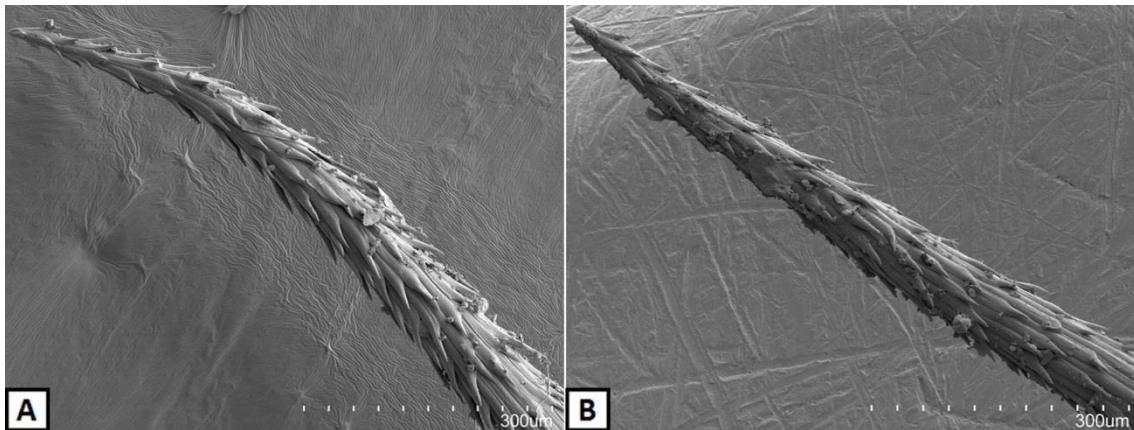


Figura 98. Zona apical de espinas de frutos de *O. ficus-indica*. Imágenes obtenidas mediante SEM. Las células están solapadas unas con otras, formando barbas. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 300  $\mu$ m.

Las areolas apicales del fruto son semejantes en ambas formas. Contienen la mayor parte de las espinas del fruto. Éstas aparecen en grupos (entre 4 y 6), y son rectas y largas. El resto de areolas del fruto, al igual que sucede en los cladodios (aunque de una manera menos evidente), tienen características diferentes en función de la forma (espinosa o inerme).

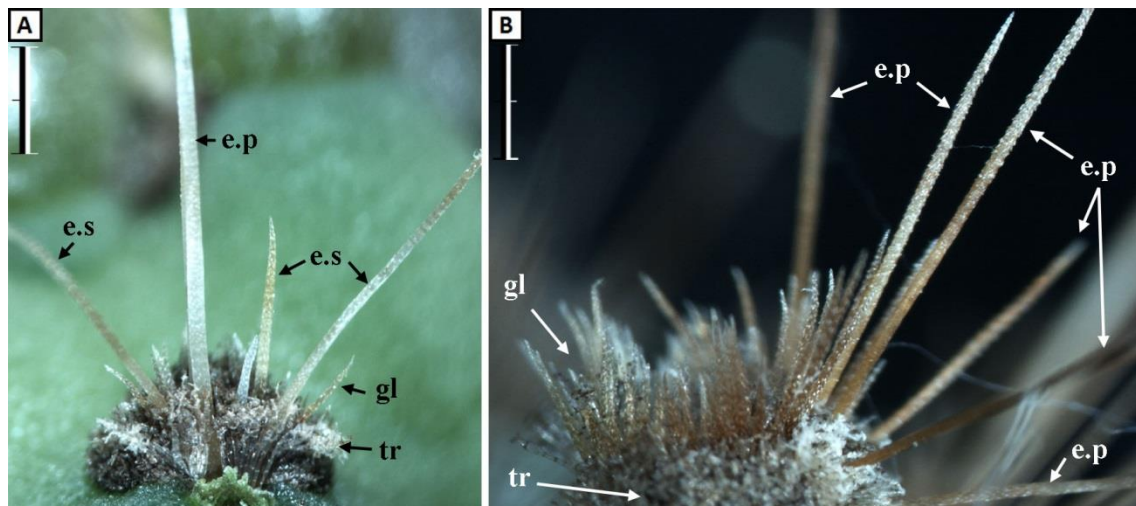


Figura 99. Areolas de frutos de *O. ficus-indica*. [A] *F. inerme*. Consiste en una espina principal (e.p) recta y larga, y varias espinas secundarias (e.s) más cortas, finas y curvas. Aparecen algunos gloquidios (gl) desordenados. La base de la areola está compuesta por una masa de tricomas (tr). [B] *F. espinosa*. Consiste en varias espinas principales (e.p), rectas y de longitudes variables. Los gloquidios (gl) están dispuestos en forma de media luna, y bajo ellos, una masa de tricomas (tr). / Las barras de escala corresponden a 1 mm.

En la forma inerme, las areolas de los frutos jóvenes tienen pocas espinas. Una de mayor tamaño y más recta, y de una a tres espinas más finas y normalmente curvadas de forma irregular (Figura 99A). A veces la punta de la espina central es también curvada. Cuando el fruto ha madurado por completo, es frecuente ver areolas que han perdido sus espinas.

En la forma espinosa, las areolas contienen de dos a seis espinas, de longitudes variables, pero similares entre ellas (Figura 99B). Son rectas, generalmente finas y en ocasiones bastante largas. Se han observado espinas de hasta 1,5 centímetros. Estas características las hace muy frágiles y afiladas a la vez. Cuando el fruto madura, raramente la areola mantiene más de dos espinas, siendo frecuente que no mantenga ninguna.

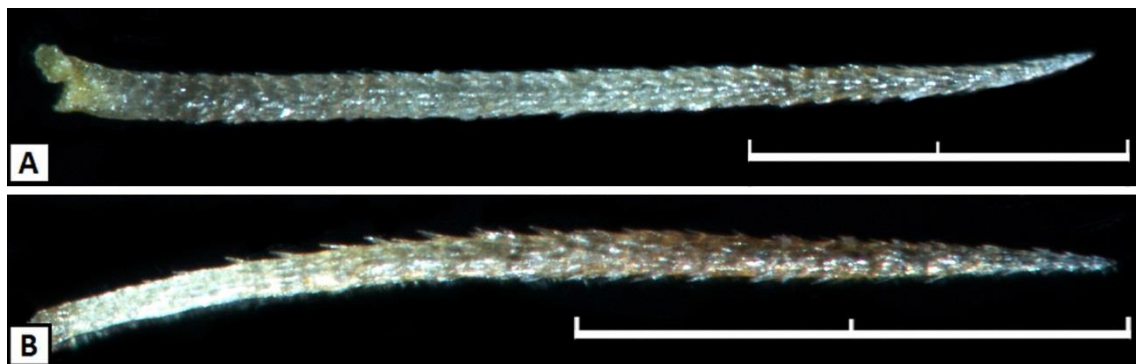


Figura 100. Gloquidios de frutos de *O. ficus-indica*, vistos mediante estereomicroscopía. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 1 mm.

Además de las espinas, las areolas de los frutos albergan una gran cantidad de gloquidios. Este tipo de espinas de menor tamaño tiene un color verde, irregular a lo largo de su extensión (Figura 100). En ocasiones son translúcidos debido a su delgadez. Los gloquidios de la forma espinosa por lo general son de un color ligeramente más oscuro que los de la forma inerme.

Vistos mediante microscopía electrónica de barrido, los gloquidios de los frutos y tallos son similares en su estructura. Sin embargo, los gloquidios del fruto son mucho más abundantes, y sus dimensiones generalmente son superiores. La longitud de los gloquidios oscila entre los 500  $\mu\text{m}$  y los 900  $\mu\text{m}$ , aunque pueden superar los 2 mm.

En la forma inerme, las areolas de los frutos tienen grupos de entre 10 y 20 gloquidios, situados en la zona opuesta a la hoja, y aparentemente, dispuestos sin ordenación (Figura 101A). Los gloquidios se desprenden de la areola con gran facilidad, por lo que una ligera brisa puede provocar su separación del fruto. Por ello, pocos gloquidios se mantienen en el fruto maduro, salvo en las areolas más apicales.

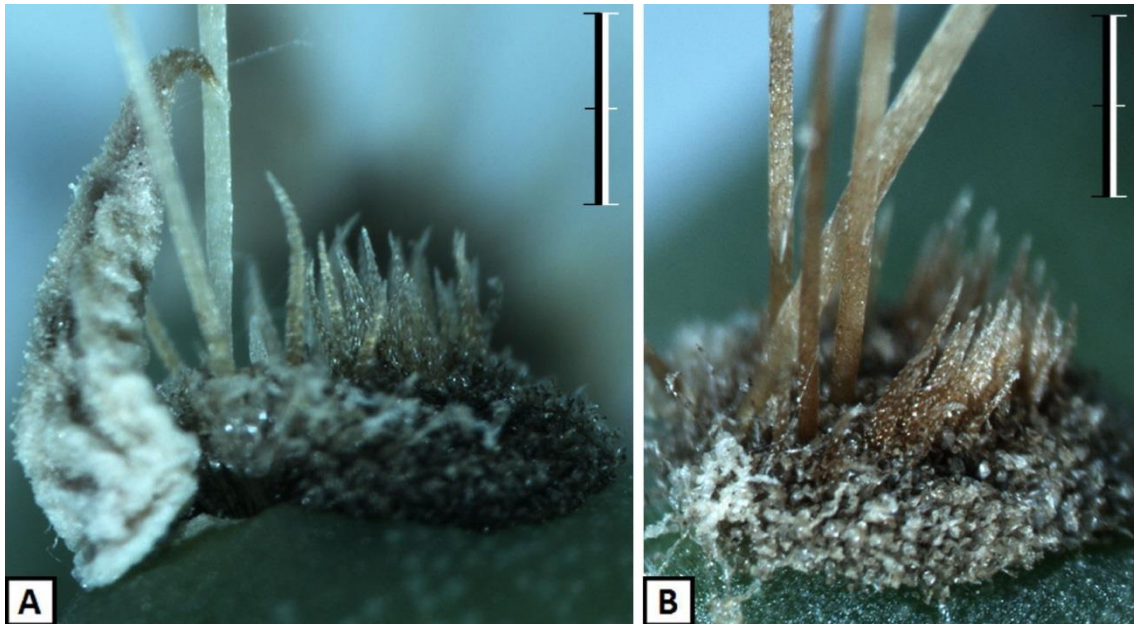


Figura 101. Areolas de frutos de *O. ficus-indica*, vistos mediante estereomicroscopía. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 1 mm.

Las areolas de los frutos de la forma espinosa tienen grandes cantidades de gloquidios (más que en la forma inerme), dispuestos en forma de media luna en una o varias hileras (Figura 101B). La apertura de la media luna se sitúa en la zona de la areola correspondiente a la hoja. Comparativamente, los gloquidios de la forma espinosa parecen desprenderse con mayor dificultad, y los frutos maduros de esta forma mantienen un mayor número de gloquidios.

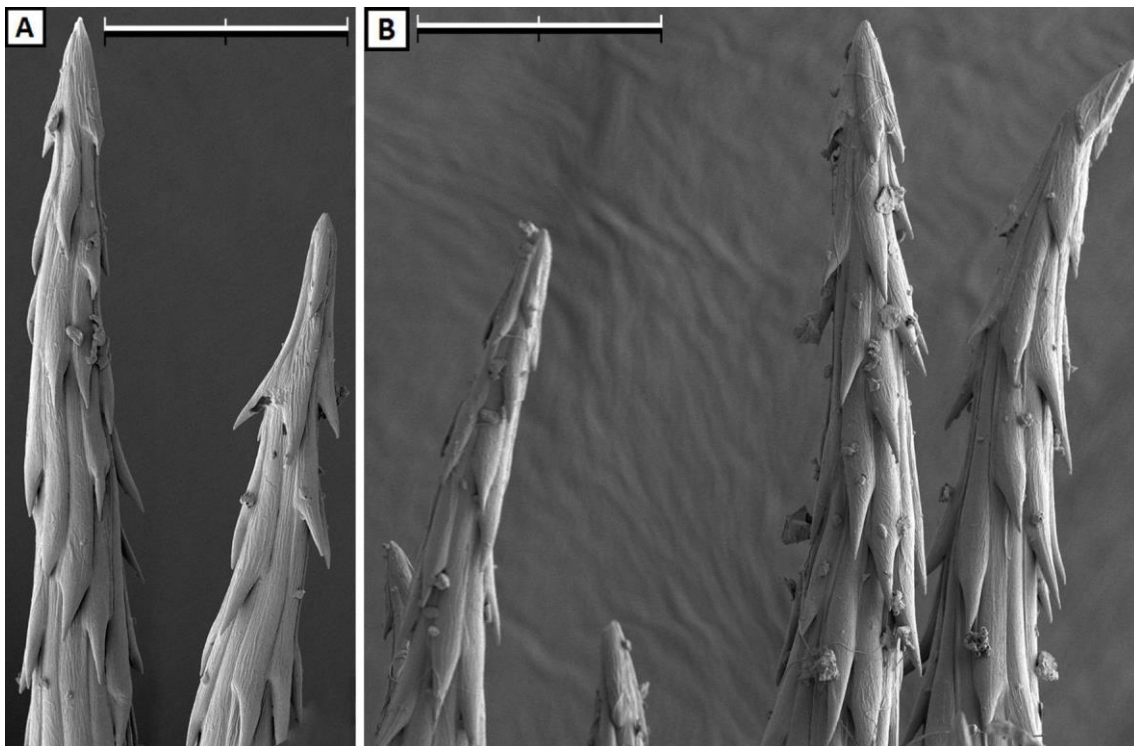


Figura 102. Ápices de gloquidios de frutos, vistos mediante SEM. *O. ficus-indica*. [A] *F. inerme*. [B] *F. espinosa*. / Las barras de escala corresponden a 100 µm.

Morfológicamente, los gloquidios de ambas formas son muy similares (Figura 102A y B). La única diferencia encontrada es que las barbas de la forma inerme son más largas y pronunciadas que las de la forma espinosa. La longitud media calculada de las barbas (medida como la línea recta entre el punto donde se separa del gloquidio hasta la punta de la barba) ha sido:  $31,1 \pm 8,2 \mu\text{m}$  en la forma inerme frente a  $20,7 \pm 4,5 \mu\text{m}$  en la espinosa.

## Consideraciones finales

Para finalizar, parece necesario dedicar un pequeño espacio en el que se agrupen los resultados de los análisis anteriores, con el fin de tener una visión global que nos ayude a discernir el grado de similitud entre ambas formas.

Sin embargo, en vista a que los resultados obtenidos son muy abundantes (y ya se han expuesto en los anteriores apartados), en este apartado se ha optado por simplificarlos para facilitar la observación de sus semejanzas y diferencias, y también evitar caer en la redundancia. De este modo evitamos juntar en una misma tabla una gran cantidad de números y unidades distintas, lo cual provocaría más confusión.

De tal modo que nuestro resumen se ha llevado a cabo mediante la tabulación de los distintos aspectos estudiados en el tallo (Tabla 38), hojas (Tabla 39), frutos (Tabla 40) y raíces (Tabla 41), contrastando sus semejanzas y diferencias, y el grado en que difieren tales aspectos. Por las mismas razones que las discutidas anteriormente, esta última columna, "grado", se ha simplificado y se han evaluado las diferencias en 4 grupos: grado pequeño, medio, grande y muy grande.

En alusión a los resultados, hay varios aspectos a discutir. Primeramente, es importante resaltar que todos los tejidos y estructuras que han aparecido en una forma, lo han hecho también en la otra, y en las mismas posiciones. Las diferencias encontradas se han limitado a tamaños y cantidades, siendo además muchas más las semejanzas que las diferencias.



Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Dimensiones, color y forma del tallo	Epidermis (grosor)	Pequeño
Cutícula (grosor)	Estomas (densidad)	Medio
Estomas (morfología)	Colénquima (grosor)	Grande
Cámaras subestomáticas (morfología y distribución)	Corteza externa (tamaño celular)	Grande
Drusas (tamaño y frecuencia)	Espinas (tamaño y cantidad)	Grande
Corteza interna y médula <sup>3</sup>		
Tejidos vasculares (distribución y dimensiones)		
Areolas (cantidad y densidad)		
Espinas y Gloquidios (morfología superficial)		

Tabla 38. Semejanzas y diferencias entre los cladodios de las formas inerme y espinosa de la chumbera común. Las diferencias se catalogan en pequeñas, medias, grandes o muy grandes.

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Forma de la hoja	Tamaño de la hoja	Muy pequeño
Papilas foliares (cantidad y dimensiones)	Estomas (densidad)	Muy pequeño
Mesófilo (dimensiones celulares)	Células de mucílago (cantidad)	Medio
Tejidos vasculares (distribución y dimensiones)		

Tabla 39. Semejanzas y diferencias entre las hojas de las formas inerme y espinosa de la chumbera común. Las diferencias se catalogan en pequeñas, medias, grandes o muy grandes.

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Flor (dimensiones, color)	Espinas y gloquidios (cantidad)	Pequeño
Órganos sexuales (dimensiones y características)		
Fruto (dimensiones, peso, color)		
Areolas apicales		
Espinas y gloquidios (morfología)		

Tabla 40. Semejanzas y diferencias entre los brotes florales, flores y frutos de las formas inerme y espinosa de la chumbera común. Las diferencias se catalogan en pequeñas, medias, grandes o muy grandes.

<sup>3</sup> La naturaleza de ambos tejidos es irregular (células de tamaños y formas heterogéneas), de modo que se encuentran en esta columna más por ausencia de diferencias que por semejanzas entre sí.

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Dimensiones y ritmo de crecimiento de la raíz adventicia	Corteza (tamaño celular)	Medio
Desarrollo interno de la raíz (estructuras, procesos, tiempos)		
Epidermis (grosor)		
Tejidos vasculares (distribución y dimensiones)		
RLs (densidad y cantidad)		
RLs (tiempo para emerger)		
Patrón de iniciación del PRL		

Tabla 41. Semejanzas y diferencias entre las raíces de las formas inerme y espinosa de la chumbera común. Las diferencias se catalogan en pequeñas, medias, grandes o muy grandes.

La principal diferencia ha tenido lugar en las areolas, más concretamente en las estructuras defensivas: espinas y gloquidios. Sin embargo, esta gran diferencia, observable a simple vista, y que de hecho da nombre a ambas formas (inerme y espinosa), no es un rasgo totalmente fiable a la hora de diferenciar entre especies. Diversos autores desaconsejan el uso de las espinas como diferencia morfológica entre dos taxones (Britton y Rose, 1919; Nobel, 1983; Kiesling, 1998; Labra *et al.*, 2003). Nobel (1983) se apoya en que las espinas son fuertemente dependientes de los factores ambientales, mientras que Kiesling (1998), afirma que las formas o variedades sin espinas derivan de la selección artificial de especies espinosas, con el fin de facilitar su cultivo.

Estas razones apoyan la hipótesis de que ambas plantas estudiadas pueden ser dos formas de una misma especie. Además, existe otro aspecto que concuerda con lo anterior, el hecho de que frecuentemente en plantas jóvenes existan cladodios tanto con espinas como sin ellas. Por tanto, todo parece indicar a que la forma inerme tiene su origen en la domesticación a partir de otra planta espinosa. Por su parte, la forma espinosa consistiría en una forma asilvestrada de ésta.

En cuanto al resto de diferencias, hemos podido comprobar que en las raíces y los frutos, son prácticamente inexistentes.

Las hojas, que por otra parte son efímeras, han diferido en tres factores: en el tamaño de la hoja, ligeramente superior en la forma inerme; en la proporción de las células de mucílago, mayor en la forma espinosa; y en la densidad estomática. Sin embargo, esta última diferencia, como se ha comentado previamente, además de pequeña, es poco fiable, ya que la plasticidad respecto a este aspecto es enorme (y así lo han confirmado los amplios intervalos en los que se han movido los resultados).

Las principales diferencias al margen de las ya comentadas de las espinas y gloquidios, se han observado en el tallo, concretamente en sus zonas más externas. Grosor de la epidermis, cantidad de estomas, grosor del colénquima, y tamaño celular del parénquima externo, han variado en mayor o menor medida. Sin embargo el resto de tejidos (generalmente los más internos), son semejantes. A nuestros ojos, en una planta con tal plasticidad, el que sean exclusivamente los tejidos más externos los que difieran, generalmente en grosor, debe obedecer a la adaptación de estas plantas al ambiente, más que a la pertenencia en especies distintas.

Por lo tanto, en vista de que las diferencias existentes son escasas y de pequeño calado (a excepción de las espinas y gloquidios, que hemos visto que no es un rasgo muy fiable a la hora de diferenciar chumberas), creemos que está más que justificado el considerar a ambas plantas como formas distintas de una misma especie. De tal modo, las formas inerme y espinosa, serían las formas domesticada y asilvestrada de *O. ficus-indica*.



## Bibliografía

**Abadía-Fenoll F., Casero P.J., Lloret P.G. y Vidal M.R. (1986).** "Development of lateral primordia in decapitated adventitious roots of *Allium cepa*". *Annals of Botany*, **58** (1). 103-07.

**Abdel-Hameed E.S., Nagaty M.A., Salman M.S. y Bazaid S.A. (2014).** "Phytochemicals, nutritional and antioxidant properties of two prickly pear cactus cultivars (*Opuntia ficus indica* Mill.) growing in Taif, KSA". *Food Chemistry*, **160**. 31-38.

**Adela Lira-Vargas A., Corrales-García J.J.E., Valle-Guadarrama S., Beatriz Pena-Valdivia C. y Andrea Trejo-Marquez M. (2014).** "Biopolymeric films based on cactus (*Opuntia ficus-indica*) mucilage incorporated with gelatin and beeswax". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **16**. 51-70.

**Alarcón-Sánchez M.V. (2007).** "Interacción auxina-etileno en el desarrollo de la raíz primaria de maíz (*Zea mays*, L.). Proliferación celular del periciclo". Tesis doctoral, Universidad de Extremadura.

**Atzmon N., Reuveni O. y Riov J. (1994).** "Lateral root formation in pine seedlings. II. The role of assimilates". *Trees - Structure and Function*, **8** (6). 273-77.

**Avci N. y Aygun A. (2014).** "Determination of stomatal density and distribution on leaves of turkish hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars". *Tarim Bilimleri Dergisi-Journal of Agricultural Sciences*, **20** (4). 454-59.

**Bañuelos G.S., Stushnoff C., Walse S.S., Zuber T., Yang S.I., Pickering I.J. y Freeman J.L. (2012).** "Biofortified, selenium enriched, fruit and cladode from three *Opuntia* Cactus pear cultivars grown on agricultural drainage sediment for use in nutraceutical foods". *Food Chemistry*, **135** (1). 9-16.

**Baranova M. (1992).** "Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants". *Botanical Review*, **58** (1). 49-99.

**Baum S.F., Karanastasis L. y Rost T.L. (1998).** "Morphogenetic effect of the herbicide cinch on *Arabidopsis thaliana* root development". *Journal of Plant Growth Regulation*, **17** (2). 107-14.

**Ben Salem-Fnayou A., Zemni H., Nefzaoui A. y Ghorbel A. (2014).** "Micromorphology of cactus-pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill) cladodes based on scanning microscopies". *Micron*, **56**. 68-72.

**Bernardino-Nicanor A., Noemi Hinojosa-Hernandez E., Simitrio Juárez-Goiz J.M., Luis Montanez-Soto J., Eugenia Ramirez-Ortiz M. y Gonzalez-Cruz L. (2015).** "Quality of *Opuntia robusta* and its use in development of mayonnaise-like product". *Journal of Food Science and Technology-Mysore*, **52** (1). 343-50.

**Berthet P. (1990).** "*Opuntia* Mill." (62-70). En: "*Flora Ibérica*", 2. Castroviejo S. et al. (Eds.). Real Jardín Botánico, CSIC.

**Blakely L.M. y Blakely R. (1987).** "*Late-formers in IAA-induced lateral root initiation*". *Plant Physiology*, **83** (4). 145.

**Bouatay F. y Mhenni F. (2014).** "*Use of the cactus cladodes mucilage (Opuntia ficus-indica) as an eco-friendly flocculants: Process development and optimization using stastical analysis*". *International Journal of Environmental Research*, **8** (4). 1295-308.

**Bravo-Hollis H. (1978).** "*Las cactáceas de México*", 1. Britton N.L. y Rose J.N. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México.

**Britton N.L. y Rose J.N. (1919).** "*The Cactaceae*", Descriptions and illustrations of plants of the cactus family 1. Corporation C. (Ed.). Carnegie Institute. Washington, EE.UU.

**Brundrett M.C., Enstone D.E. y Peterson C.A. (1988).** "*A berberine - aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue*". *Protoplasma*, **146**. 133-42.

**Casero P.J., Casimiro I. y Lloret P.G. (1995).** "*Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: Raphanus sativus, Helianthus annuus, Zea mays, and Daucus carota*". *Protoplasma*, **188** (1-2). 49-58.

**Casimiro I., Marchant A., Bhalerao R.P., Beeckman T., Dhooge S., Swarup R., Graham N., Inzé D., Sandberg G., Casero P.J. y Bennett M. (2001).** "*Auxin transport promotes Arabidopsis lateral root initiation*". *The Plant Cell*, **13** (4). 843-52.

**Celenza J.L., Grisafi P.L. y Fink G.R. (1995).** "*A pathway for lateral root formation in Arabidopsis thaliana*". *Genes & Development*, **9** (17). 2131-42.

**Cerezal P. y Duarte G. (2005).** "*Algunas características de tunas (Opuntia ficus-indica (L.) Miller) cosechadas en el altiplano andino de la 2da región de Chile*". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **7**. 34-60.

**Clarkson D.T. y Robards A.W. (1975).** "*The endodermis, its structural development and physiological role*" (415-37). En: "*The development and functions of roots*". Torrey J.G. y Clarkson D.T. (Eds.). Academic Press.

**Cockell C.S., Berry J., Southern A., Herrera A. y Yackulic C. (2004).** "*Protection from uv radiation in the economic crop, Opuntia SPP*". *Economic Botany*, **58** (1). S88-S100.

**Conn H.J., Darrow M.A. y Emmel V.M. (1960).** "*Staining procedures*". Williams and Wilkins Co. Baltimore, EE.UU.

**Contreras-Padilla M., Perez-Torrero E., Hernandez-Urbiola M.I., Hernandez-Quevedo G., del Real A., Rivera-Munoz E.M. y Rodriguez-Garcia M.E. (2011).** "*Evaluation of oxalates and calcium in nopal pads (Opuntia ficus-indica var. redonda) at different maturity stages*". *Journal of Food Composition and Analysis*, **24** (1). 38-43.

**Cortés F. (1980).** "*Histología vegetal básica*", Blume H. (Ed.). Madrid, España.

**Charlton W.A. (1975).** "Distribution of lateral roots and pattern of lateral initiation in *Pontederia cordata* L". Botanical Gazette, **136** (3). 225-35.

**da Silva M.G.S., Dubeux J.C.B., Assis L.C.S.L.C., Mota D.L., da Silva L.L.S., dos Santos M.V.F. y dos Santos D.C. (2010).** "Anatomy of different forage cacti with contrasting insect resistance". Journal of Arid Environments, **74** (6). 718-22.

**Deldicque L., Van Proeyen K., Ramaekers M., Pischel I., Sievers H. y Hespel P. (2013).** "Additive insulinogenic action of *Opuntia ficus-indica* cladode and fruit skin extract and leucine after exercise in healthy males". Journal of the International Society of Sports Nutrition, **10** (45).

**Drennan P.M. y Nobel P.S. (1998).** "Root growth dependence on soil temperature for *Opuntia ficus-indica*: influences of air temperature and a doubled CO<sub>2</sub> concentration". Functional Ecology, **12** (6). 959-64.

**Dubrovsky J.G. (1997a).** "Determinate primary-root growth in seedlings of Sonoran Desert Cactaceae; its organization, cellular basis, and ecological significance". Planta, **203**. 85-92.

**Dubrovsky J.G. (1997b).** "Determinate primary root growth in *Stenocereus gummosus* (Cactaceae), its organization and role in lateral root development" (13-20). En: "Biology of Root Formation and Development". Altman A. y Waisel Y. (Eds.). Plenum Publishing Corporation.

**Dubrovsky J.G., North G.B. y Nobel P.S. (1998).** "Root growth, developmental changes in the apex, and hydraulic conductivity for *Opuntia ficus-indica* during drought". New Phytologist, **138** (1). 75-82.

**Dubrovsky J.G. y North G.B. (2002).** "Root structure and function" (41-56). En: "Cacti biology and uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Dubrovsky J.G., Gambetta G.A., Hernández-Barrera A., Shishkova S. y González I. (2006).** "Lateral root initiation in *Arabidopsis*: Developmental window, spatial patterning, density and predictability". Annals of Botany, **97** (5). 903-15.

**Dubrovsky J.G. y Rost T.L. (2012).** "Percycle". En: "Encyclopedia of Life Sciences". Sons J.W. (Ed.).

**Erre P., Chessa I., Nieddu G. y Jones P.G. (2009).** "Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin". Journal of Arid Environments, **73** (12). 1058-66.

**Fabrizi A., Cicala A. y Tamburino A. (1996).** "Anatomy of adventitious root formation in *Opuntia ficus-indica* cladodes". Journal of Horticultural Science, **71** (2). 235-42.

**Fahn A. (1974).** "Anatomía vegetal". Ediciones Blume. Madrid.

**Felker P. y Inglese P. (2003).** "Short-term and long-term research needs for *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. utilization in arid areas". Journal of Professional Association for Cactus Development, **7**. 131-52.

**Felker P., Paterson A. y Jenderek M.M. (2006).** "Forage potential of *Opuntia* clones maintained by the USDA, national plant germplasm system (NPGS) collection". Crop Science, **46** (5). 2161-68.

**Fernandez-Lopez J.A., Angosto J.M. y Aviles M.D. (2014).** "Biosorption of hexavalent chromium from aqueous medium with *Opuntia* biomass". The Scientific World Journal, **2014** (670249).

**Fox D.I., Pichler T., Yeh D.H. y Alcantar N.A. (2012).** "Removing heavy metals in water: the interaction of cactus mucilage and arsenate (As (V))". Environmental Science & Technology, **46** (8). 4553-59.

**Franceschi V.R. y Nakata P.A. (2005).** "Calcium oxalate in plants: formation and function". Annu Rev Plant Biol, **56**. 41-71.

**Frausto-Reyes C., Loza-Cornejo S., Terrazas T., de la Luz Miranda-Beltran M., Aparicio-Fernandez X., Lopez-Macias B.M., Morales-Martinez S.E. y Ortiz-Morales M. (2014).** "Raman spectroscopy study of calcium oxalate extracted from cacti stems". Applied spectroscopy, **68** (11). 1260-65.

**Freeman T.P. (1969).** "The Developmental Anatomy of *Opuntia basilaris*. I. Embryo, Root, and Transition Zone". American Journal of Botany, **56** (9). 1067-74.

**Fusaro L., Gerosa G., Salvatori E., Marzuoli R., Monga R., Kuzminsky E., Angelaccio C., Quarato D. y Fares S. (2016).** "Early and late adjustments of the photosynthetic traits and stomatal density in *Quercus ilex* L. grown in an ozone-enriched environment". Plant Biology, **18**. 13-21.

**Gibson A.C. y Horak K.E. (1978).** "Systematic Anatomy and Phylogeny of Mexican Columnar Cacti". Annals of the Missouri Botanical Garden, **65** (4). 999-1057.

**Gibson A.C. y Nobel P.S. (1990).** "The Cactus Primer". Harvard University Press.

**Goycoolea F.M. (2003).** "Pectins from *Opuntia* spp.: A short review". Journal of Professional Association for Cactus Development, **5**. 17-29.

**Gupta A., Singh M. y Laxmi A. (2015).** "Interaction between glucose and brassinosteroid during the regulation of lateral root development in *Arabidopsis*". Plant Physiology, **168** (1). 307-20.

**Hepworth C., Doheny-Adams T., Hunt L., Cameron D.D. y Gray J.E. (2015).** "Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake". New Phytologist, **208** (2). 336-41.



**Herrera-Martinez V., Rios-Hernandez L., Garciduenas-Pina C., Lara-Ibarra A., Adabache-Ortiz A., Elena Soria-Guerra R., Perez-Molphe-Balch E. y Francisco Morales-Dominguez J. (2015).** "Effect of culture conditions on stomatal density and stomatal index in four cactus species". *Haseltonia*, **20**. 43-50.

**Hummon M.R. (1962).** "The effects of tritiated thymidine incorporation on secondary root production by *Pisum sativum*". *American Journal of Botany*, **49**. 1038-46.

**Inglese P., Barbera G. y Carimi F. (1994).** "The effect of different amounts of cladode removal on reflowering of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller)". *Journal of Horticultural Science*, **69** (1). 61-65.

**Inglese P., Barbera G. y Lamantia T. (1995).** "Research strategies for the improvement of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) fruit quality and production". *Journal of Arid Environments*, **29** (4). 455-68.

**Kiesling R. (1998).** "Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **3**. 50-59.

**Labra A., Grassi F., Bardini M., Imazia S., Guiggi A., Citterso S., Banfia E. y Scorbati S. (2003).** "Relationships in *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker". *International Journal of Plant Sciences*, **165**. 1129-36.

**Laskowski M.J., Williams M.E., Nusbaum H.C. y Sussex I.M. (1995).** "Formation of lateral root meristems is a two-stage process". *Development*, **121** (10). 3303-10.

**Lloret P.G., Casero P.J., Navascués J. y Pulgarín A. (1988).** "The effects of removal of the root tip on lateral root distribution in adventitious roots of onion". *New Phytologist*, **110** (2). 143-49.

**Lloret P.G. y Pulgarín A. (1992).** "Effect of naphthaleneacetic acid on the formation of lateral roots in the adventitious root of *Allium cepa*: number and arrangement of laterals along the parent root". *Canadian Journal of Botany*, **70** (9). 1891-96.

**Lloret P.G. y Casero P.J. (2002).** "Lateral root initiation" (127-55). **En:** "Plant Roots: The Hidden Half". Waisel Y. et al. (Eds.). Marcel Dekker, Inc.

**Maclsaac S.A., Sawhney V.K. y Pohorecky Y. (1989).** "Regulation of lateral root formation in lettuce (*Lactuca sativa*) seedling roots: Interacting effects of  $\alpha$ -naphthaleneacetic acid and kinetin". *Physiolgia Plantarum*, **77**. 287-93.

**MacLeod R.D. (1976).** "An analysis of cell proliferation in the apical meristem of lateral roots of *Vicia faba* L.". *Annals of Botany*, **40** (4). 865-75.

**MacLeod R.D. (1990).** "Lateral root primordium inception in *Zea mays* L.". *Environmental and Experimental Botany*, **30** (2). 225-34.

**Madrigal-Santillan E., Garcia-Melo F., Morales-Gonzalez J.A., Vazquez-Alvarado P., Munoz-Juarez S., Zuniga-Perez C., Sumaya-Martinez M.T., Madrigal-Bujaidar E. y Hernandez-Ceruelos A. (2013).** "Antioxidant and anticlastogenic capacity of prickly pear juice". *Nutrients*, **5** (10). 4145-58.

**Majure L.C. y Ervin G.N. (2007).** "Microstructural morphology of *Opuntia* (Cactaceae) species based on scanning electron microscopy". International Cactoblastis cactorum Conference. Phoenix, EE.UU.

**Malainine M.E., Dufresne A., Dupeyre D., Vignon M.R. y Mahrouz M. (2003).** "First evidence for the presence of weddellite crystallites in *Opuntia ficus indica* parenchyma". *Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences*, **58** (11-12). 812-16.

**Malamy J.E. y Benfey P.N. (1997).** "Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*". *Development*, **124** (1). 33-44.

**Mallory T.E., Chiang S.H., Cutter E.G. y Gifford E.M., Jr. (1970).** "Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species". *American Journal of Botany*, **57** (7). 800-09.

**Mauseth D.J. (1999).** "Anatomical Adaptations to Xeric Conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a Relictual, Leaf-Bearing Cactus". *Journal of Plant Research*, **112** (3). 307-15.

**Mauseth J. (1989).** "Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae)". *Bradleya*, **7**. 1-12.

**Mauseth J.D. (1993).** "Medullary bundles and the evolution of cacti". *American Journal of Botany*. 928-32.

**Mauseth J.D. (2006).** "Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae". *Annals of Botany*, **98** (5). 901-26.

**Morales M., Saenz C. y Robert P. (2009).** "Bioactive compounds in toppings from colored cactus pear cultivated in Chile" (127-30). En: "VI International Congress on Cactus Pear and Cochineal", *Acta Horticulturae* 811. Campos F.A.P. et al. (Eds.). International Society for Horticultural Science.

**Nassar O. y Lev-Yadun S. (2009).** "How prickly is a prickly pear?". *Israel Journal of Plant Sciences*, **57** (1-2). 117-24.

**Nerd A., Mesika R. y Mizrahi Y. (1993).** "Effect of N fertilizer on autumn floral flush and cladode N in prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.)". *Journal of Horticultural Science*, **68** (3). 337-42.

**Nerd A. y Mizrahi Y. (1995).** "Reproductive biology" (49-58). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", *FAO Plant Production and Protection Paper* 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Nobel P.S. (1983).** "Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti". *Plant, Cell & Environment*, **6** (2). 153-59.

**Nobel P.S., Garcia-Moya E. y Quero E. (1992).** "High annual productivity of certain agaves and cacti under cultivation". *Plant Cell and Environment*, **15** (3). 329-35.

**Nobel P.S. (2001).** "Ecophysiology of *Opuntia ficus-indica*" (13-20). En: "Cactus (*Opuntia* spp.) as forage", FAO Plant Production and Protection Paper 169. Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. (Eds.). FAO.

**Nobel P.S. (2002).** "Cacti biology and uses", Nobel P.S. (Ed.). University of California Press, Ltd. Los Angeles, EE.UU.

**Nobel P.S. (2003).** "Environmental biology of agaves and cacti". Cambridge University Press.

**North G.B., Huang B. y Nobel P.S. (1993).** "Changes in structure and hydraulic conductivity for root junctions of desert succulents as soil water status varies.". *Botanica Acta*, **106**. 126-35.

**Owen N.A. y Griffiths H. (2014).** "Marginal land bioethanol yield potential of four crassulacean acid metabolism candidates (*Agave fourcroydes*, *Agave salmiana*, *Agave tequilana* and *Opuntia ficus-indica*) in Australia". *Global Change Biology Bioenergy*, **6** (6). 687-703.

**Patel S. (2013).** "Reviewing the prospects of *Opuntia* pears as low cost functional foods". *Reviews in Environmental Science and Bio-Technology*, **12** (3). 223-34.

**Pelaez-Cid A.A., Velazquez-Ugalde I., Herrera-Gonzalez A.M. y Garcia-Serrano J. (2013).** "Textile dyes removal from aqueous solution using *Opuntia ficus-indica* fruit waste as adsorbent and its characterization". *Journal of Environmental Management*, **130**. 90-97.

**Pellerin S. y Tabourel F. (1995).** "Length of the apical unbranched zone of maize axile roots. Its relationship to root elongation rate". *Environmental and Experimental Botany*, **35** (2). 193-200.

**Peña-Valdivia C.B., Luna-Cavazos M., Carranza-Sabas J.A., Reyes-Agüero J.A. y Flores A. (2008).** "Morphological characterization of *Opuntia* spp.: A multivariate analysis". *Journal of the Professional Association For Cactus Development*, **10**. 1-21.

**Peña J.R.A. (2011).** "Manual de histología vegetal". Mundi-Prensa. Madrid.

**Péret B., Li G.W., Zhao J., Band L.R., Voss U., Postaire O., Luu D.T., Da Ines O., Casimiro I., Lucas M., Wells D.M., Lazzerini L., Nacry P., King J.R., Jensen O.E., Schäffner A.R., Maurel C. y Bennett M.J. (2012).** "Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence". *Nature Cell Biology*, **14** (10). 991-98.

**Pimienta E. y Engleman E.M. (1985).** "Desarrollo de la pulpa y proporción, en volumen, de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* [L.] Miller)". *Agrociencia*, **62**. 51-56.

**Piovan A., Caniato R., Filippini R., Chiesura F. y Dalla Vecchia F. (2015).** "Morphological and phytochemical aspects of three alien *Opuntia* species on Euganean Hills in North-Eastern Italy". *Plant Biosystems*, **149** (4). 788-96.

**Postma J.A., Dathe A. y Lynch J.P. (2014).** "The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability". *Plant Physiology*, **166** (2). 590-602.

**Prabhakar M. (2004).** "Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata". *Acta Botanica Sinica*, **46** (2). 242-52.

**Quan W., Liu X., Wang H. y Chan Z. (2016).** "Comparative physiological and transcriptional analyses of two contrasting drought tolerant alfalfa varieties". *Frontiers in Plant Science*, **6**.

**Ramos-Suarez J.L., Martinez A. y Carreras N. (2014).** "Optimization of the digestion process of *Scenedesmus* sp and *Opuntia maxima* for biogas production". *Energy Conversion and Management*, **88**. 1263-70.

**Rebman J.P. y Pinkava D.J. (2001).** "Opuntia cacti of North America - An overview". *Florida Entomologist*, **84** (4). 474-83.

**Reyes-Agüero J.A., Aguirre J.R. y Valiente-Banuet A. (2006).** "Reproductive biology of *Opuntia*: A review". *Journal of Arid Environments*, **64** (4). 549-85.

**Sáenz C., Berger H., Corrales-García J., Galletti L., García de Cortázar V., Higuera I., Mondragón C., Rodríguez-Félix A., Sepúlveda E. y Varnero M.T. (2006).** "Utilización agroindustrial del nopal", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO. Roma, Italia.

**Saibo N.J.M., Vriezen W.H., Beemster G.T.S. y Van Der Straeten D. (2003).** "Growth and stomata development of *Arabidopsis hypocotyls* are controlled by gibberellins and modulated by ethylene and auxins". *Plant Journal*, **33**. 989-1000.

**Scheinvar L. (1995).** "Taxonomy of utilized opuntias" (1-12). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Serra A.T., Poejo J., Matias A.A., Bronze M.R. y Duarte C.M.M. (2013).** "Evaluation of *Opuntia* spp. derived products as antiproliferative agents in human colon cancer cell line (HT29)". *Food Research International*, **54** (1). 892-901.

**Silva H., Acevedo E. y Silva P. (2001).** "Anatomía del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural*, **74** (2). 341-51.

**Snyman H.A. (2004).** "Effect of various water application strategies on root development of *Opuntia ficus-indica* and *Opuntia robusta* under greenhouse growth conditions". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **6**. 35-61.

**Snyman H.A. (2005).** "A case study on in situ rooting profiles and water-use efficiency of cactus pears, *Opuntia ficus-indica* and *O-robusta*". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **7**. 1-21.

**Snyman H.A. (2006a).** "Root distribution with changes in distance and depth of two-year-old cactus pears *Opuntia ficus-indica* and *O robusta* plants". South African Journal of Botany, **72** (3). 434-41.

**Snyman H.A. (2006b).** "A greenhouse study on root dynamics of cactus pears, *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta*". Journal of Arid Environments, **65** (4). 529-42.

**Snyman H.A. (2007).** "Root studies on cactus pears *Opuntia ficus-indica* and *O robusta* along a soil-water gradient". Haseltonia, **13**. 64-75.

**Swarup K., Benková E., Swarup R., Casimiro I., Péret B., Yang Y., Parry G., Nielsen E., De Smet I., Vanneste S., Levesque M.P., Carrier D., James N., Calvo V., Ljung K., Kramer E., Roberts R., Graham N., Marillonnet S., Patel K., Jones J.D.G., Taylor C.G., Schachtman D.P., May S., Sandberg G., Benfey P., Friml J., Kerr I., Beeckman T., Laplaze L. y Bennett M.J. (2008).** "The auxin influx carrier *LAX3* promotes lateral root emergence". Nature Cell Biology, **10** (8). 946-54.

**Terrazas T. y Mauseth J.D. (2002).** "Shoot anatomy and morfology" (23-40). En: "Cacti biology and uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Valdez-Cepeda R.D., Blanco-Macías F., Magallanes-Quintanar R., Vázquez-Alvarado R. y Méndez-Gallegos S.J. (2013).** "Fruit weight and number of fruits per cladode depend on fruiting cladode fresh and dry weight in *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller variety 'Rojo pelon'". Scientia Horticulturae, **161**. 165-69.

**Van Staden J. y Ntingane B.M. (1996).** "The effect of a combination of decapitation treatments, zeatin and benzyladenine on the initiation and emergence of lateral roots in *Pisum sativum*". South African Journal of Botany, **62** (1). 11-16.

**Vazquez-Vazquez C., Zuniga-Tarango R., Orona-Castillo I., Murillo-Amador B., Salazar-Sosa E., Vazquez-Alvarado R., Luis Garcia-Hernandez J. y Troyo-Diequez E. (2007).** "Root growth rate analysis in four *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. varieties". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **9**. 82-90.

**Vermeer J.E.M., von Wangenheim D., Barberon M., Lee Y., Stelzer E.H.K., Maizel A. y Geldner N. (2014).** "A spatial accommodation by neighboring cells is required for organ initiation in *Arabidopsis*". Science, **343** (6167). 178-83.

**Villabona Ortiz Á., Paz Astudillo I.C. y Martínez García J. (2013).** "Caracterización de la *Opuntia ficus-indica* para su uso como coagulante natural coagulant". Revista Colombiana de Biotecnología, **15** (1). 137-44.

**Wallace R.S. y Gibson A.C. (2002).** "Evolution and systematics" (1-22). En: "Cacti biology and uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Wang W.-S., Zhu J. y Lu Y.-T. (2013).** "*Overexpression of AtbHLH112 suppresses lateral root emergence in Arabidopsis*". *Functional Plant Biology*, **41** (4). 342-52.

**Yang K., Jiang M. y Le J. (2014).** "*A new loss-of-function allele 28y reveals a role of ARGONAUTE1 in limiting asymmetric division of stomatal lineage ground cell*". *Journal of Integrative Plant Biology*, **56**. 539-49.

**Zarinkamar F. (2007).** "*Stomatal observations in dicotyledons*". *Pakistan journal of biological sciences*, **10** (2). 199-219.

**Zhang N.G. y Hasenstein K.H. (1999).** "*Initiation and elongation of lateral roots in Lactuca sativa*". *International Journal of Plant Sciences*, **160** (3). 511-19.

**Zhao W., Sun Y., Kjelgren R. y Liu X. (2015).** "*Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit*". *Acta Physiologiae Plantarum*, **37** (1).

## Capítulo 3:

---

La chumbera brava  
(*Opuntia dillenii*)





## Introducción

Otra especie del género *Opuntia* que se encuentra ampliamente distribuida por la geografía española es *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw. 1819, conocida como chumbera brava o chumbera costera (Böhm, 2008). Concretamente se encuentra ocupando grandes extensiones en las Islas Canarias, y en la costa andaluza, especialmente en la zona occidental. Además se pueden encontrar poblaciones dispersas en la zona de Levante.

Esta especie es originaria de la zona comprendida entre el sudeste de EE.UU., y el norte de Sudamérica, pasando por la costa este de México y las Indias Occidentales (Britton y Rose, 1919), lugares donde siguen existiendo poblaciones. Además, a partir del descubrimiento de América, se ha extendido por muchas otras regiones del planeta en Europa, África, Asia y Oceanía (Böhm, 2008).

*O. dillenii* tiene un gran potencial invasor, y de hecho aunque en algunas de las regiones por las que se ha extendido se ha naturalizado sin generar problemas, en muchas otras ha provocado invasiones descontroladas (Ellenberg, 1989; Hosking *et al.*, 1994; Hoffmann *et al.*, 1998; Hoffmann *et al.*, 1999). En Australia, *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. 1812, que como veremos se considera frecuentemente la misma especie que *O. dillenii*, provocó una catástrofe ambiental al expandirse incontroladamente (Freeman, 1992). Dicha invasión sólo pudo ser parada finalmente mediante técnicas de control biológico, con la introducción de determinados parásitos como la palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*) y la cochinilla silvestre (*Dactylopius opuntiae*) (Hosking *et al.*, 1994). Por fortuna, en la Península Ibérica no ha dado problemas de gravedad hasta el momento. Sin embargo, en las Islas Canarias sin embargo, ya se considera que existe una invasión (Padrón *et al.*, 2011; Arévalo *et al.*, 2014).

Debido a estos aspectos, no se conocen plantaciones en la cuenca del Mediterráneo. De hecho, tampoco se conocen casos de cultivos de esta planta en otras partes del mundo, ni siquiera en México (Pimienta-Barrios, 1994; Scheinvar, 1995), principal productor de *Opuntia* a nivel mundial (Inglese *et al.*, 2002), y una de las regiones originales de esta planta (Britton y Rose, 1919). Por tanto, su aprovechamiento económico es escaso, limitándose a la extracción puntual de frutos y de cladodios jóvenes de las poblaciones silvestres. A pesar de ello, se le conocen muchos usos potenciales, tales como alimentación humana y de ganado (Böhm, 2008), medicinal (Kumar *et al.*, 2014; Ratnaweera *et al.*, 2015) y para producción de bebidas (Shi *et al.*, 2004), entre muchos otros.

Su existencia en el terreno nacional y su naturaleza invasora, nos han incitado a estudiar a mayor profundidad esta planta y posible amenaza.

Haciendo un inciso sobre la nomenclatura empleada, es importante reseñar que *O. dillenii* y *O. stricta* son consideradas sinónimos por muchos autores (Böhm, 2008), consideración que seguimos en el presente trabajo. Otros catalogan la primera como una variedad de la segunda (Benson, 1969). Sin embargo, las opiniones no son unánimes y también hay autores que consideran ambas plantas como especies diferentes (Padrón *et al.*, 2011; El Kharrassi *et al.*, 2015). Como muestra, según la “Flora Ibérica” (Berthet, 1990), *O. stricta* es una chumbera muy semejante a *O. ficus-indica* (L.) Mill. f. *ficus-indica* (que en dicho documento se denomina *O. máxima*), algo no aceptado por el resto de autores.

## Ecología y anatomía



Figura 103. Planta de chumbera brava (*Opuntia dillenii*).

Las plantas de *O. dillenii* (Figura 103) son erectas y tienen alturas comprendidas entre el medio metro y los dos metros, aunque en ocasiones se pueden encontrar en forma de plantas de escasa altura y gran dispersión por el suelo. Los tallos o cladodios son aplanados, elípticos (con la zona apical ligeramente más ancha que la basal) y relativamente angulosos. Cada cladodio mide de 20 a 25 cm de longitud, de 10 a 15 cm

de anchura, y de 1 a 2 cm de grosor (Böhm, 2008). Su color es verde claro, pudiendo tomar tonos ligeramente amarillentos. Al igual que en las demás chumberas estudiadas, tiene un crecimiento simpódico y determinado.

Las areolas, relativamente escasas en esta especie, tienen en torno a 8 mm de diámetro en pencas jóvenes y 1 cm en adultas (Berthet, 1990). Sobresalen ligeramente sobre el nivel de la penca y están cubiertas de una maraña de tricomas o pelos lanosos grises.

Cada areola alberga entre 5 y 10 espinas de color variable (generalmente amarillas, en ocasiones marrones), dispuestas de forma divergente y generalmente arqueadas hacia fuera. Generalmente grandes y duras, dichas espinas tienen una longitud variable entre los 1,5 y 6 cm, y un grosor aproximado de 2 mm en la base. En las areolas aparecen también llamativos penachos de gloquidios, de 5 a 8 mm de longitud y de colores similares a las espinas a las que acompañan. En las pencas jóvenes cada areola además tiene una pequeña hoja de aproximadamente 3 mm de longitud, cónica y efímera.

Las flores tienen un diámetro de entre 6 y 8 cm de color amarillo limón, aunque a inicios de su desarrollo pueden ser rojizas. Los frutos son de color rojo carmín purpúreo, algo más pálido en la base, y adoptan una forma de pera. Miden entre 4 y 7 cm de longitud y en torno a 3 cm de diámetro. La aparición de espinas en los frutos es incierta, sin embargo los gloquidios aparecen siempre. Las semillas son lenticulares y tienen 4 mm de diámetro (Berthet, 1990).

Las raíces son generalmente menos especializadas en morfología que las partes aéreas de la planta. Tienen una distribución superficial (Böhm, 2008) y gran cantidad de pelos radiculares, lo que les permiten captar el agua tan limitada de las escasas lluvias de los ambientes en los que vive. La asociación con otros microorganismos puede mejorar la captura de nutrientes (Dubrovsky y North, 2002).

A pesar de su capacidad de adaptarse a condiciones ambientales muy variadas, existen determinados aspectos ambientales que son de interés comentar.

Aunque se puedan encontrar en diversos tipos de suelos, la chumbera brava se siente más cómoda en suelos más bien arenosos, por lo que es frecuente que se establezcan en zonas costeras. Además, les convienen suelos con un pH 5 o algo mayor (Böhm, 2008).

A temperaturas medias entre 20 y 30° C necesitan al menos entre 150 y 250 mm de precipitación anual, aunque también toleran temperaturas menores (de 10 a 20°C) combinadas con lluvias copiosas (en torno a 1.000 mm anuales). Se muestran muy sensible a las heladas (Böhm, 2008).

Aunque la sombra por algún árbol disperso no les afecta en demasía, encontrarse bajo una sombra densa le provoca la pérdida del florecimiento y por tanto de la fructificación, y su posterior degradación (Díaz Medina *et al.*, 2007).

## **Materiales y Métodos**

El material vegetal estudiado se ha obtenido de poblaciones de chumbera brava (*O. dillenii*) del Término Municipal de Isla Cristina (Huelva). A excepción de que las plantas de las que se han recogido las muestras han sido de otra especie, los materiales y los métodos empleados para la elaboración de este capítulo son los mismos que los del capítulo anterior. Por ello, no incidiremos en la metodología en aras a una mayor brevedad y evitando caer en la redundancia (véase “Materiales y Métodos” del capítulo 2).

También destacamos que a medida que se realiza la descriptiva de *O. dillenii*, se irá discutiendo sus semejanzas y diferencias con la otra especie estudiada en sus dos formas (inerte y espinosa).



## Resultados y Discusión

En las líneas sucesivas, estableceremos un análisis de los rasgos más sobresalientes de la morfología y anatomía microscópica de *O. dillenii*. Debido a que ésta especie, por cercanía a *O. ficus-indica*, va a tener numerosas semejanzas a nivel anatómico, morfológico e histológico, aspectos ya analizados anteriormente, éste capítulo va a tener una naturaleza más concisa, en pos de facilitar su lectura y evitar caer en repeticiones, dentro de lo posible. Así, nos centraremos en los resultados y discutiremos aspectos que conciernen específicamente a *O. dillenii*.

Es preciso comentar que de esta especie existe una cantidad de literatura sorprendentemente escasa. Salvo estudios relacionados con su carácter invasor, como son los estudios ecológicos realizados en zonas invadidas y los que tratan sobre los posibles tratamientos para su eliminación, hay muy pocas investigaciones que se centren en otros aspectos. Se han podido encontrar algunos escasos estudios a nivel químico y de composición, aunque insuficientes (Böhm, 2008), y ninguno en cuanto a su histología, algo que en nuestra opinión resulta incomprensible, tratándose de una especie que ha provocado invasiones, y que por tanto debería ser mejor comprendida con el fin de tratar con ella. Explorar este territorio apenas conocido por la ciencia es una de las razones por las que se ha investigado la estructura interna de esta planta, lo que creemos que le da un mayor valor al presente estudio.

### El tallo

El tallo de *O. dillenii*, al igual que en el resto de Opuntias, consiste en palas aplanadas. El tamaño de los cladodios adultos se sitúa alrededor de los 20-25 cm de longitud y los 15 cm de anchura. Son, por tanto, de un tamaño considerablemente menor a los de *O. ficus-indica* en sus dos formas. Su color es verde claro, y las areolas se pronuncian hacia el exterior, provocando que el tallo sea algo anguloso. Se caracteriza por tener unas espinas largas, gruesas y de color amarillo.

Desde hace bastantes años, hay algunos estudios que establecieron con propiedad la naturaleza morfológica de estructuras externas del tallo en los cactus, tales como espinas, gloquidios, areolas y flores epiginas (Boke, 1944, 1951, 1963, 1964, 1966). Sin embargo, algunos aspectos de tejidos presentes en el interior del mismo aún están en debate.



Figura 104. Cladodio de *O. dillenii*. Cada cuadrícula corresponde a 1 cm.

### Epidermis

La capa celular más externa del tallo lo conforman las células de la epidermis, que a su vez están recubiertas externamente por una capa cérea, la cutícula (Figura 105). Esta última ejerce una función protectora, haciendo de barrera para microorganismos indeseados. Además ayuda a controlar el balance hídrico y energético, al reducir la exposición a la atmósfera y aumentar la reflectancia (Silva *et al.*, 2001), respectivamente.

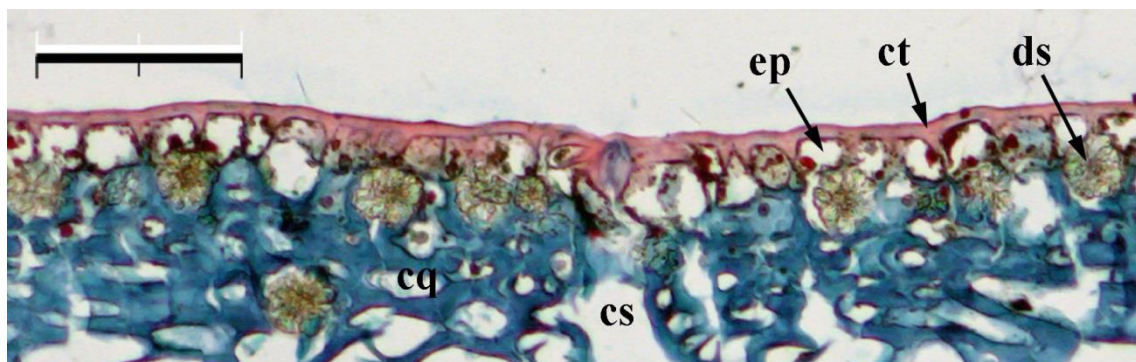


Figura 105. Cortes transversales de la región epidérmica de un tallo de *O. dillenii*. La cutícula (ct, teñida de rojo), forma una capa sobre las células epidérmicas (ep). Inmediatamente por debajo, se encuentra el colénquima (cq). En su primera fila de células aparecen abundantes drusas (ds) de oxalato cálcico. El colénquima en ocasiones se ve interrumpido por la irrupción de cámaras substomáticas (cs), que permiten el intercambio gaseoso en capas más internas del tallo. Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala corresponde a 100  $\mu$ m.



Se ha calculado un grosor medio de la cutícula de  $7,7 \pm 1,4 \mu\text{m}$  (Tabla 42). Este dato es muy superior al obtenido en la chumbera común:  $3,2 \pm 0,8 \mu\text{m}$ . Los valores obtenidos de grosor mínimo en *O. dillenii* son muy cercanos a los valores máximos de *O. ficus-indica*, evidenciando que la diferencia de grosor de la cutícula existe y es considerable.

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i>
Grosor medio	$7,7 \pm 1,4$	$3,2 \pm 0,8$
Grosor mínimo medido	5,1	1,6
Grosor máximo medido	10,8	6,1

Tabla 42. Grosor de la cutícula de tallos de dos especies de chumberas. Se han realizado 93 mediciones para *O. dillenii*, y 110 para *O. ficus-indica*. Unidades expresadas en  $\mu\text{m}$ .

La capa de células más externa del tallo, la epidermis, también cumple funciones de protección y control del balance hídrico. Es una capa monoestratificada de células vivas (Figura 105). La observación de la superficie de la epidermis mediante SEM y la comparativa con las células de la hoja (con menor grosor cuticular) y con otras Opuntias, nos dejan entrever que los bordes celulares son sinuosos (Figura 106B), encajando a modo de piezas de puzle. Sin embargo esto es complicado de apreciar debido al grosor de la cutícula, que homogeniza la superficie (Figura 105, Figura 106A).

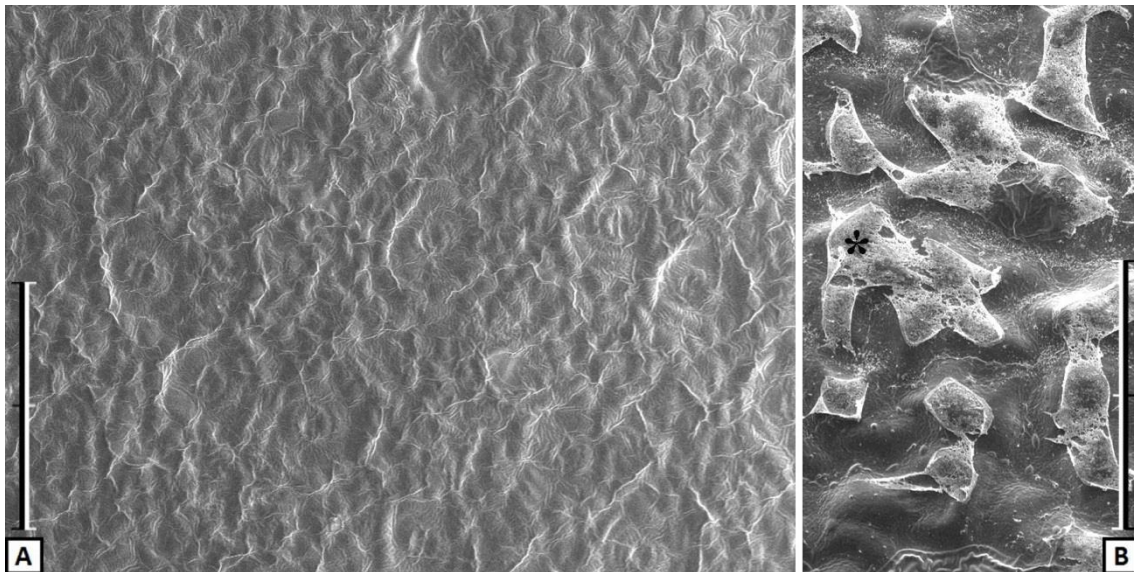


Figura 106. Superficie de un tallo de *O. dillenii* vista mediante SEM. [A] Vista lejana. Los estomas apenas sobresalen y resultan complicados de distinguir. [B] Vista en detalle. Se pueden observar las sinuosas uniones entre las células epidérmicas. En la superficie aparecen lo que parecen colonias (\*) de microorganismos, no identificados. / Las barras de escala equivalen a  $300 \mu\text{m}$  en A, y  $100 \mu\text{m}$  en B.

La epidermis pluriestratificada es tremendamente infrecuente en *O. dillenii*, y cuando aparece, consiste en una o dos células epidérmicas aisladas bajo la epidermis corriente. Este fenómeno contrasta con la chumbera común, en donde aparecen zonas mucho más extensas (parches) de epidermis pluriestratificada.

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> f. <i>amyclaea</i>
Grosor medio	21,8 ± 3,5	18,2 ± 3,8
Grosor mínimo medido	13,9	11,5
Grosor máximo medido	30,1	30,1

Tabla 43. Grosor de la epidermis (monoestratificada) de tallos de *O. dillenii* y de la forma espinosa de *O. ficus-indica*. En *O. dillenii* se han tomado 125 mediciones ( $n=125$ ) entre 7 regiones distintas de distintos cladodios. En *O. ficus-indica* f. *amyclaea*, 162 mediciones ( $n=162$ ) entre 10 regiones en distintos cladodios. Unidades expresadas en  $\mu\text{m}$ .

El grosor medio calculado de la epidermis del tallo de la chumbera brava ha sido de  $21,8 \pm 3,5 \mu\text{m}$ . Se ha realizado una comparativa entre la epidermis de regiones monoestratificadas de la chumbera brava y la común (Tabla 43). En ella se observa que si bien las medidas oscilan entre los mismos límites, el grosor medio de la epidermis de la chumbera brava es significativamente mayor ( $P < 0,05$ ) que el de la forma espinosa de la chumbera común (que a su vez era mayor que el de la forma inerme).

### Estomas

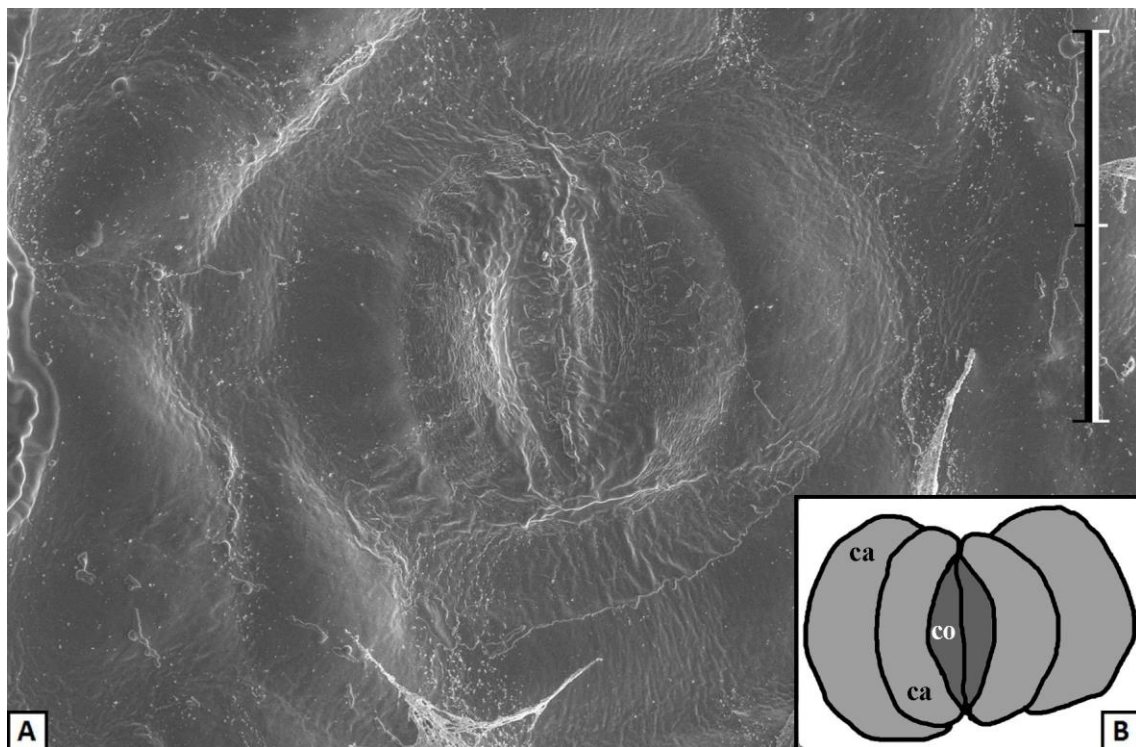


Figura 107. Estoma de un tallo de *O. dillenii*. [A] Vista de superficie, captado mediante SEM. [B] Esquema de A. En color oscuro las células oclusivas (co), en claro las células anexas (ca) o subsidiarias. / La barra de escala equivale a  $50 \mu\text{m}$ .

Los estomas en los cladodios de la chumbera brava tienen una estructura paracítica o rubiácea (Fahn, 1974; Prabhakar, 2004). Esta estructura consiste en dos células subsidiarias situadas al lado de cada célula oclusiva, con sus ejes longitudinales

paralelos (Figura 107B). Como veremos más adelante, al contrario que en *O. ficus-indica*, en *O. dilleni* los estomas de tallos y hojas sí tienen una estructura semejante.

Debido al grosor de la cutícula, que homogeniza el relieve, y a que las células estomáticas acostumbran a estar a nivel de la epidermis (Figura 108), los estomas no resultan muy prominentes, por lo que en ocasiones resultan complicados de distinguir. Apenas se diferencian en el relieve de la superficie epidérmica. Sin embargo, en ocasiones el estoma se encuentra ligeramente por debajo del nivel de la epidermis (Figura 109).

La figura 108 y la figura 109 muestran cortes transversales de estomas en tallos de *O. dilleni*. La figura 108 muestra el relieve frecuente del estoma, al mismo nivel que la epidermis, y las irregularidades ocultas bajo la cutícula. El estoma de la figura 109, situado por debajo del nivel de la epidermis, aunque menos frecuente, nos resulta de utilidad para mostrar con claridad su estructura. Cabe reseñar que en este último se forman acumulaciones de cutícula entre las células oclusivas y las anexas adyacentes, mientras que en el estoma común, esto no sucede. En ambos tipos de estomas acostumbran a aparecer una pareja de drusas bajo las células anexas, en la frontera del colénquima con la cámara subestomática.

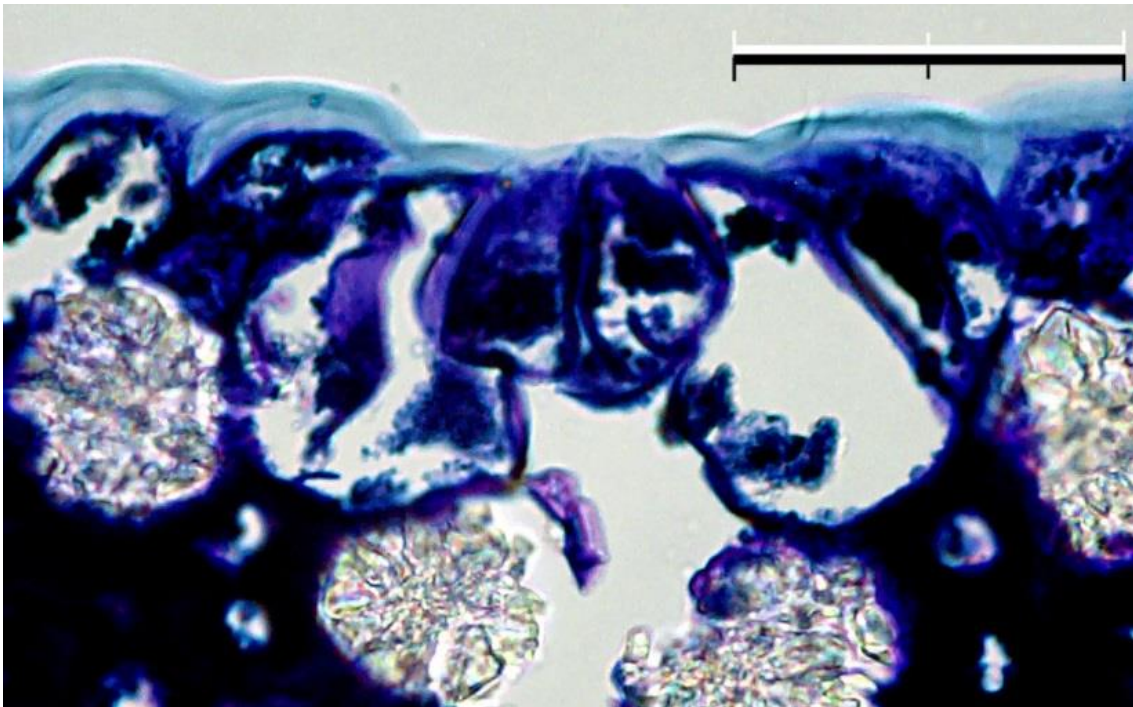


Figura 108. Corte transversal de un estoma en un tallo de *O. dilleni* teñido con azul de toluidina. El estoma apenas altera el relieve superficial, al encontrarse a nivel de la capa de la epidermis y cubierto por la cutícula. Las estructuras observables se encuentran explicadas en la figura 109. La barra de escala corresponde a 50  $\mu\text{m}$ .

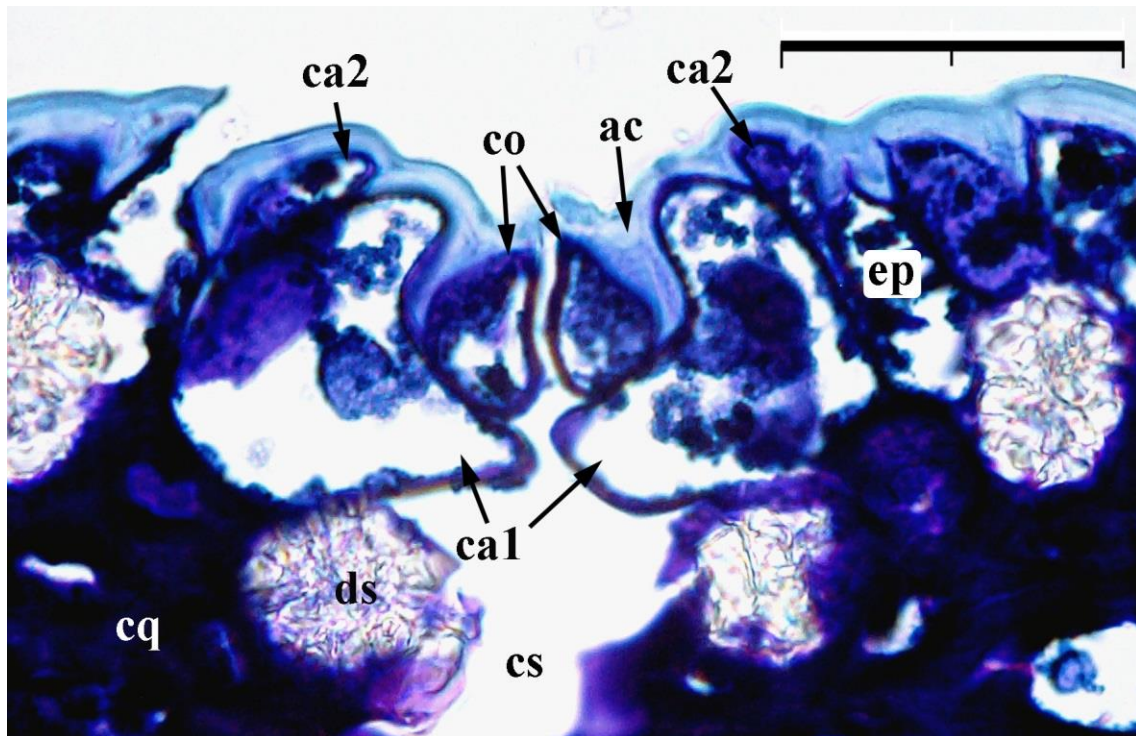


Figura 109. Corte transversal de un estoma ligeramente deprimido, de un tallo de *O. dillenii*. Tinción con azul de toluidina. Las células oclusivas (co) se encuentran rodeadas cada una por una célula anexa (ca1) de gran tamaño. En el hueco entre las cel. oclusivas y las cel. anexas, se acumula cutícula (ac). Cada cel. anexa a su vez está flanqueada por otra célula anexa (ca2) de un tamaño mucho menor. A continuación se encuentran las células comunes de la epidermis (ep). Debajo del estoma aparece una cámara subestomática (cs), que interrumpe un colénquima (cq) de paredes celulares muy gruesas. También se aprecian algunas drusas (ds) de oxalato de calcio. La barra de escala corresponde a 50  $\mu\text{m}$ .

La densidad de estomas por unidad de superficie de tallo resulta mayor a lo encontrado en la chumbera común, especialmente respecto a la forma inerme. Como se ha comentado en el anterior capítulo, pensamos necesario un estudio más exhaustivo. Teniendo en cuenta la plasticidad de esta planta, sería de interés realizar cultivos de los distintos sujetos (*O. dillenii* y las dos formas de *O. ficus-indica*), en iguales condiciones ambientales, para eliminar la influencia de ese factor en los resultados. Posteriores estudios deberían estudiar el efecto de dichos factores ambientales.

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Densidad estomática (estomas/ $\text{mm}^2$ )	26,4 $\pm$ 3,2	11,5 $\pm$ 1,7	19,5 $\pm$ 2,5

Tabla 44. Densidad media de estomas en la superficie de tallos de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. La muestra consiste en 50 mediciones ( $n=50$ ) repartidas aleatoriamente entre ambas caras del cladodio.

Bajo los estomas aparecen cámaras subestomáticas (Figura 109). Consisten en una galería de huecos que permiten el paso de los gases por el interior de los tejidos más externos del tallo, y por tanto favorece el intercambio gaseoso. Las cámaras

subestomáticas atraviesan por completo el colénquima y penetran en mayor o menor medida en la corteza.

En las distintas micrografías mostradas, los estomas aparecen cerrados. Esto es debido a que las muestras han sido recogidas y tratadas durante el día, momento en el que las plantas CAM (metabolismo ácido de crasuláceas), como las chumberas, mantienen cerrados sus estomas. Así, su índice de transpiración es menor (Winter *et al.*, 2005). Por tanto, el cierre de los estomas diurnamente, es otra adaptación a ambientes áridos, obteniendo una ventaja competitiva (Taiz y Zeiger, 1991) al reducir la pérdida de agua en comparación con los otros tipos de fotosíntesis, c3 y c4 (Cernusak *et al.*, 2007a; Cernusak *et al.*, 2007b).

### Hipodermis

El tejido subyacente a la epidermis es la hipodermis (Figura 110). Lo conforman por lo general entre cuatro y seis capas de células de colénquima, vivas y de paredes muy gruesas. Vistas en sección transversal al tallo, son células anchas y de poca altura. Su función es de sostén, y su contenido en cloroplastos es escaso o nulo.

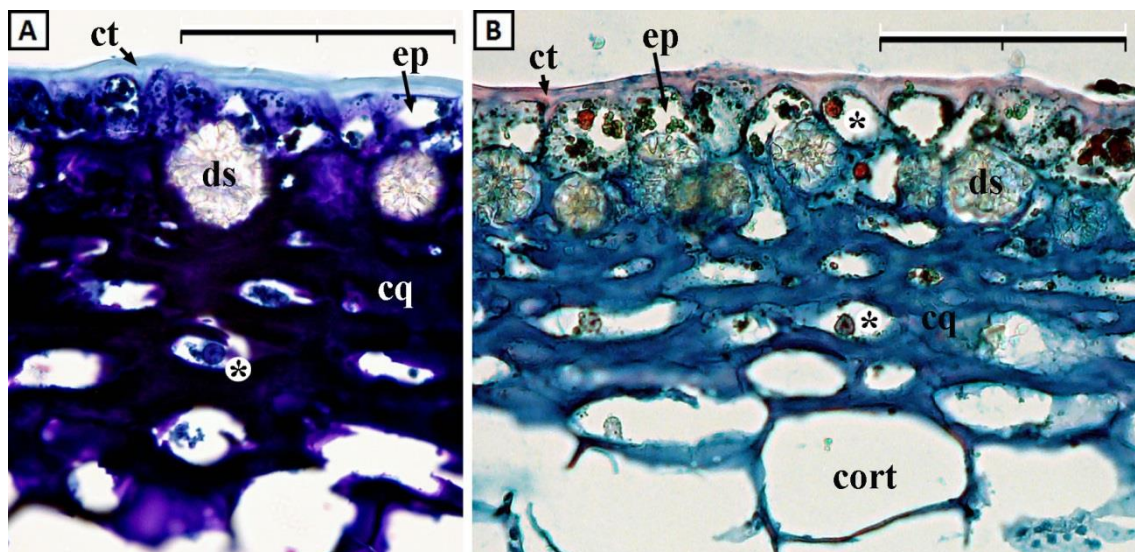


Figura 110. Corte transversal de la región de la epidermis y el colénquima de tallos de *O. dillenii*. Las muestras han sido teñidas con distintas técnicas, azul de toluidina en A, safranina-verde fijo en B. En ambas se aprecia una gruesa cutícula (ct) cubriendo una epidermis (ep) monoestratificada. Bajo esta capa aparece el colénquima (cq), de paredes celulares fuertemente engrosadas. Bajo el colénquima se encuentra la corteza (cort). Tanto la epidermis como el colénquima están formados por células vivas, nucleadas (\*). / Las barras de escala corresponden a 100 µm.

Los resultados obtenidos (Tabla 45) de las mediciones realizadas, confirman las observaciones que indican que el colénquima en *O. dillenii* tiene unas paredes celulares muy gruesas, significativamente mayores a las encontradas en ambas formas de *O. ficus-indica*. La altura media de las células del colénquima en *O. dillenii* es  $15,6 \pm 5,4$  µm, y el grosor total del colénquima oscila entre los 90 y los 140 µm. Estos datos

son relativamente semejantes (no se han encontrado diferencias significativas) a los encontrados en la forma inermis de *O. ficus-indica*.

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Espesor del colénquima	Entre 90 y 140	Entre 100 y 200	Entre 35 y 70
Altura celular media	15,6 ± 5,4	17,5 ± 3,6	12,1 ± 4,3
Grosor medio de las paredes celulares	10,1 ± 2,9	3,1 ± 0,6	6,0 ± 1,3

Tabla 45. Dimensiones del colénquima en el tallo de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. Se han tomado 10 medidas para cada uno de los 4 cladodios seleccionados (n=40) para cada forma de la chumbera común, y 12 medidas por cada uno de los 8 cladodios seleccionados (n=96) para la chumbera brava. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

Tal y como sucede en la chumbera común, en la chumbera brava también existe un gradiente por el cual las células de colénquima más internas son más grandes, altas y anchas (Figura 111).

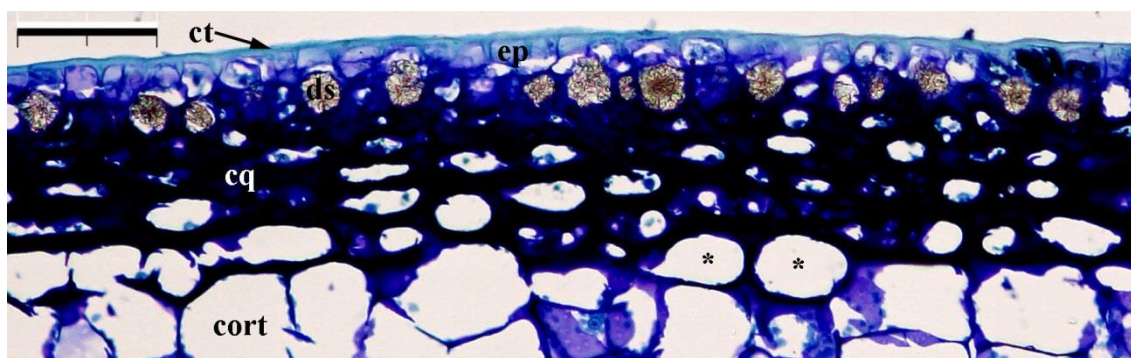


Figura 111. Corte transversal de un tallo de *O. dillenii*, teñido con azul de toluidina. Las células del colénquima (cq) aumentan en tamaño según son más internas. Algunas células (\*) del colénquima en la frontera con la corteza tienen un tamaño muy superior. Otras leyendas: Cutícula (ct), Epidermis (ep), Drusa (ds), Corteza (cort). La barra de escala corresponde a 100  $\mu\text{m}$ .

### Cristales de oxalato de calcio

Los cristales de oxalato de calcio (Figura 112), o drusas, son muy cuantiosos en el tallo. Son tremendamente abundantes en la primera capa de colénquima, bajo la epidermis. Prácticamente forman una capa continua, dejando en esta primera capa de colénquima poco espacio para sus propias células (Figura 110B, Figura 111). También son muy frecuentes las drusas bajo las células anexas de los estomas, en la zona más externa de las cámaras subestomáticas (Figura 108, Figura 109). Dentro del colénquima, se pueden encontrar en capas más internas, pero con menor frecuencia.

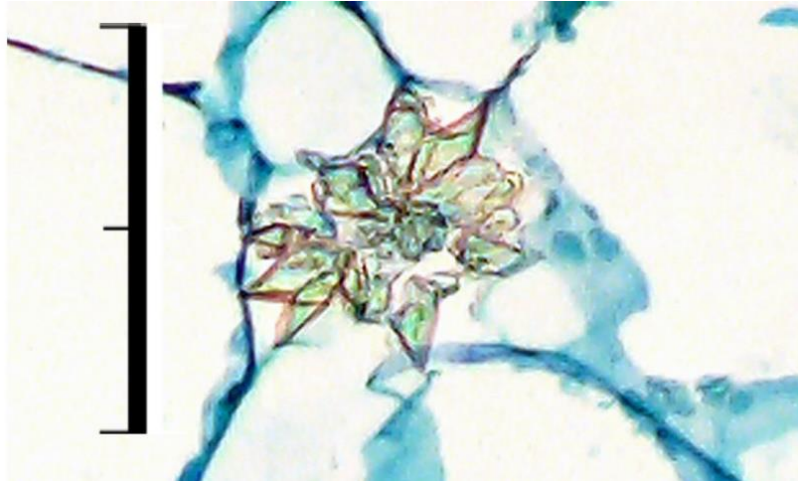


Figura 112. Cristal de oxalato de calcio en las cercanías de una célula de mucílago en un tallo de *O. dillenii*. La barra de escala corresponde a 100  $\mu\text{m}$ .

Más internamente en el tallo también se encuentran cristales de oxalato de calcio. En pequeñas cantidades los encontramos en las cercanías a las células de mucílago (Figura 113A). Más abundantes son alrededor de los tejidos vasculares, especialmente sobre el floema, pudiendo encontrarse una decena de drusas en un espacio bastante limitado (Figura 113B).

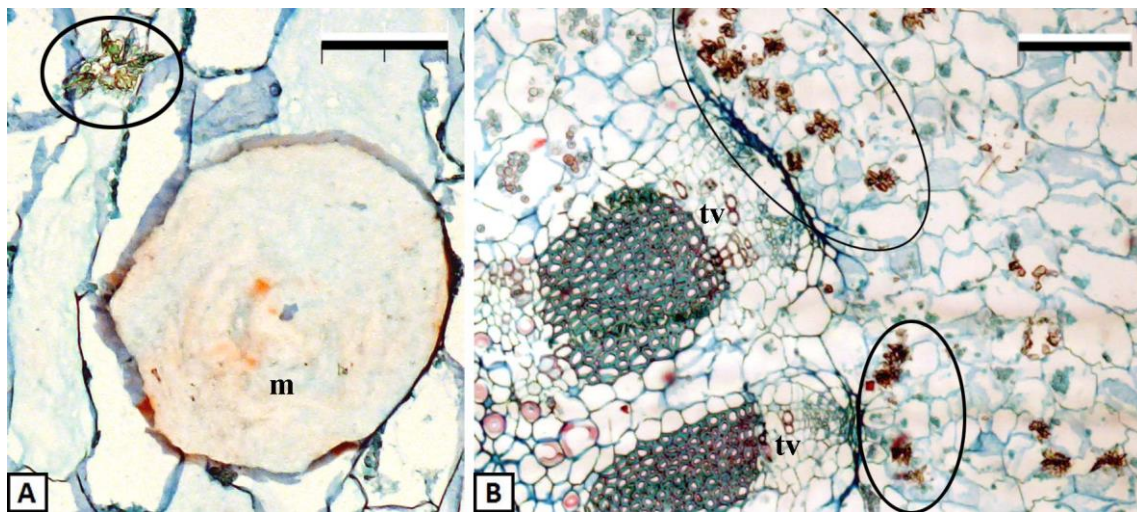


Figura 113. Drusas en un tallo de *O. dillenii*. Tinción con safranina – verde fijo. [A] En las cercanías de una célula de mucílago (m). [B] Sobre el floema de un par de cordones de tejido vascular (tv). / Las barras de escala corresponden a 100  $\mu\text{m}$  en A, y 200  $\mu\text{m}$  en B.

Es reseñable que mientras las drusas del colénquima son romas, casi esféricas (Figura 108 y Figura 109), las drusas que se encuentran en las cercanías de los tejidos vasculares y de células de mucílago, son estrelladas, con los brazos afilados (Figura 112 y Figura 113A).

Las drusas de los tallos de la chumbera brava tienen un diámetro medio de  $33,4 \pm 7,3 \mu\text{m}$ . Son semejantes en tamaño a las drusas de forma espinosa de la chumbera común, y ligeramente inferiores a las de la forma inermes (Tabla 46).

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Diámetro medio de las drusas	33,4 ± 7,3	38,8 ± 5,3	33,8 ± 5,6
Diámetro mínimo medido	18,9	21,5	19,5
Diámetro máximo medido	55,8	46,5	46,0

Tabla 46. Cristales de calcio en tallos de la chumbera brava y común. Se han medido 6 drusas por cada uno de los 5 cladodios observados (n=30) para cada forma de *O. ficus-indica*, y 10 drusas por cada uno de los 10 cladodios (n=100) para *O. dillenii*. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

### Corteza externa

Bajo el colénquima se encuentra la corteza externa. Consiste en células de parénquima, más altas que anchas (vistas en corte transversal del tallo) y ordenadas en forma de empalizada. Sin embargo esta distribución frecuentemente se desordena y queda interrumpida por las numerosas cámaras subestomáticas que atraviesan este tejido (Figura 114), de una manera muy similar a la presente en la chumbera común.

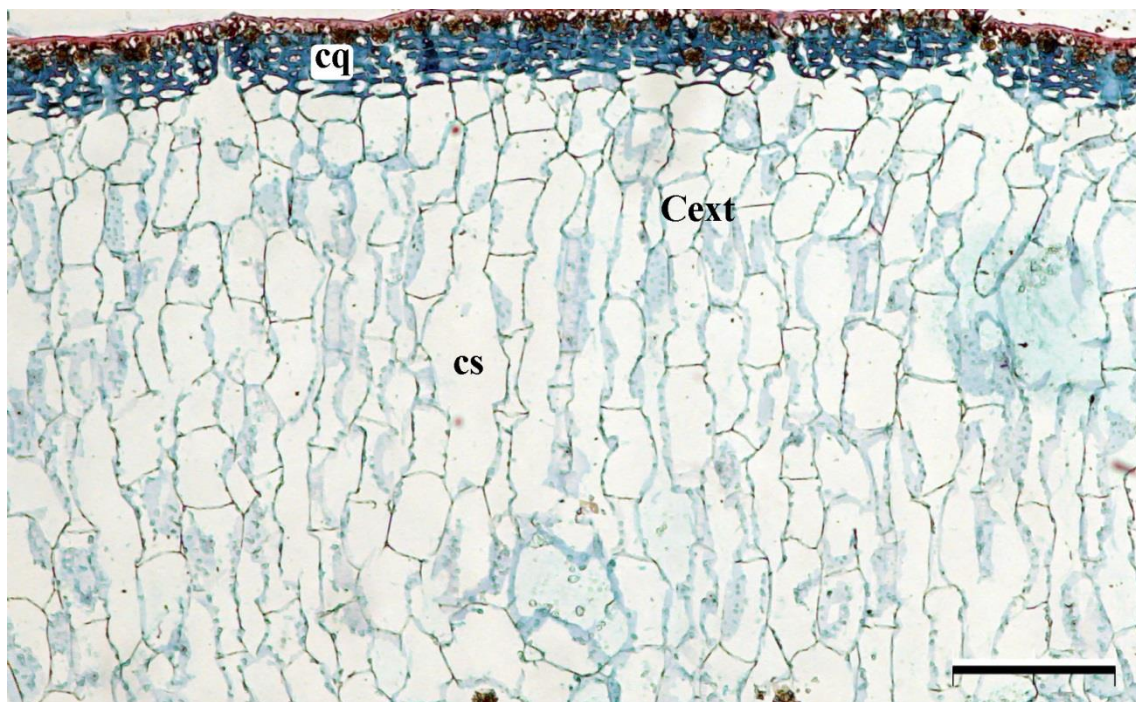


Figura 114. Corte trasversal de un tallo de *O. dillenii*. Tinción con safranina – verde fijo. La corteza externa (Cex) se encuentra atravesada por una gran cantidad de cámaras subestomáticas (cs), que desordenan la distribución en empalizada de este tejido. Otras leyendas: Colénquima (cq). La barra de escala equivale a 300  $\mu\text{m}$ .

Son células vivas, con la mayor parte de su volumen ocupado por vacuolas, y una gran cantidad de cloroplastos (Figura 115B), distribuidos en la periferia celular.



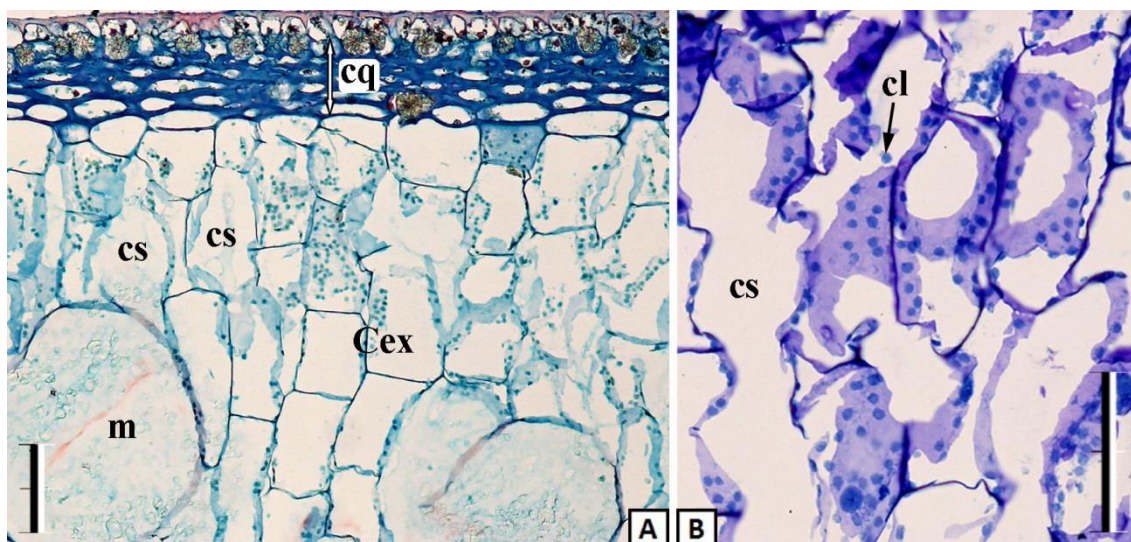


Figura 115. Cortes transversales de tallos de *O. dillenii*. [A] Las corteza externa (Cex) está formada por células de parénquima más altas que anchas (vistas desde esta perspectiva), acompañadas por células de mucílago (m), y los huecos formados por las cámaras subestomáticas (cs). [B] Detalle de los numerosos cloroplastos (cl) que se hallan en la corteza externa. Una cámara subestomática (cs) atraviesa el tejido. / Las barras de escala equivalen a 100  $\mu$ m.

Las dimensiones celulares medias son  $147,5 \pm 34 \mu\text{m}$  de altura y  $84,3 \pm 14,7 \mu\text{m}$  de anchura, es decir, casi el doble de altura que de anchura. Comparando estadísticamente con las dos formas estudiadas de la chumbera común, encontramos que no hay diferencias significativas entre las dimensiones celulares de *O. dillenii* y la forma espinosa ( $P > 0,05$ ). Sin embargo, sí existen diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) con la forma inerme, teniendo esta última unas células parenquimáticas de menor tamaño (Tabla 47).

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Altura celular	$147,5 \pm 34,0$	$80,1 \pm 26,6$	$140,7 \pm 33,7$
Anchura celular	$84,3 \pm 14,7$	$43,2 \pm 12,6$	$71,3 \pm 14,6$

Tabla 47. Dimensiones celulares medias en la corteza externa de tallos de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. Se han medido 20 células por cada uno de los 5 cladodios observados ( $n=100$ ). Resultados expresados en  $\mu$ m.

### Células y canales de mucílago

Las células de mucílago (Figura 113A, Figura 115A y Figura 116) son células que se encuentran insertas entre el parénquima de la corteza y la médula, pero que difieren en gran medida de éste. Tienen un tamaño muy superior, con un volumen medio seis veces más grande que las células parenquimáticas. No contienen cloroplastos en su interior, tan sólo cantidades ingentes de material mucilaginoso.

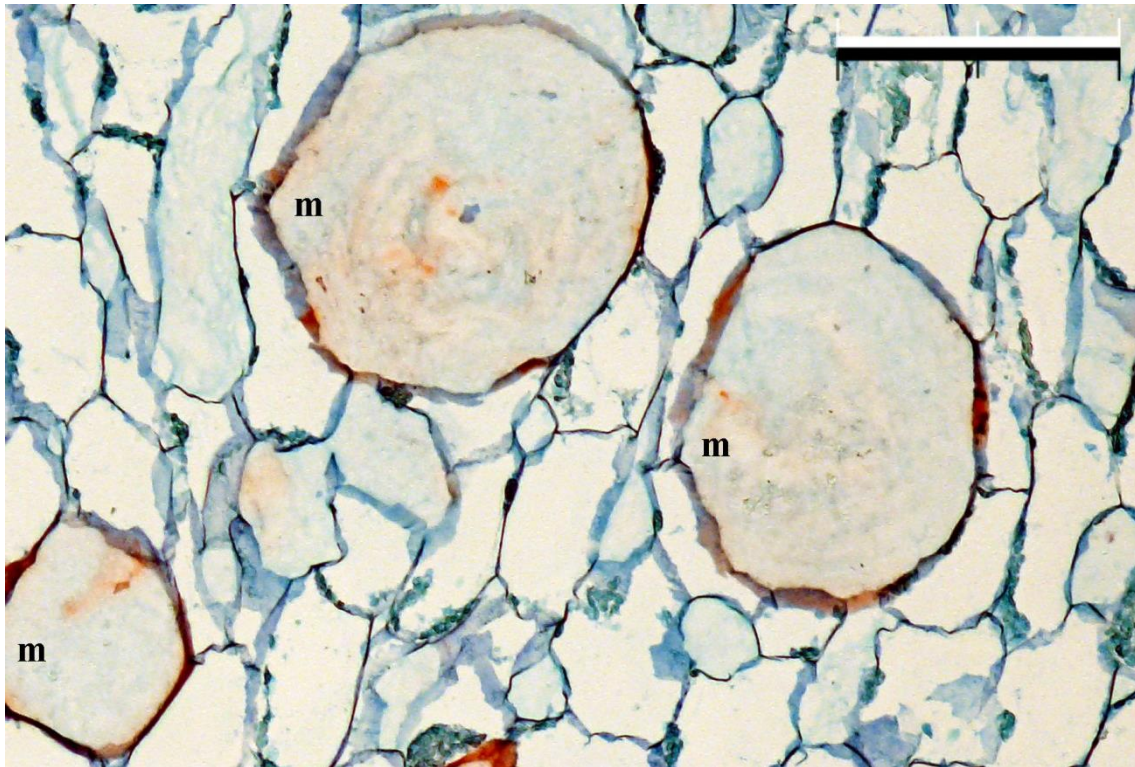


Figura 116. Células de mucílago (m) en la corteza de un tallo de *O. dillenii*. Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala equivale a 200  $\mu\text{m}$ .

No se han encontrado diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) en las dimensiones de estas células entre las formas y especies de chumbera estudiadas (Tabla 48). Por otro lado, las células de mucílago son tremendamente abundantes en la chumbera brava, mucho más que en las dos formas de chumbera común.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Diámetro mínimo medido	124,6	118,8	137,2
Diámetro máximo medido	347,5	256,9	389,6
Diámetro medio	225,3 $\pm$ 51,3	198,2 $\pm$ 48,2	225,3 $\pm$ 59,2

Tabla 48. Diámetros medios de células del mucílago en cladodios de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. El tamaño de la muestra ha sido 8 células (en 7 cladodios distintos) para la forma inerme, 17 células (en 9 cladodios) para la forma espinosa, y 49 células (en 15 cladodios) para *O. dillenii*. Resultados en  $\mu\text{m}$ .

Como se comentó en el capítulo anterior, en *Opuntia*, existen unos canales de mucílago (Mauseth, 2006) situados en el exterior del floema. Son anchos (660 x 3600  $\mu\text{m}$ ) y llenos de mucílago extracelular, en donde flotan libremente células de mucílago. Los canales crecen en anchura según las células del epitelio que los reviste se separan y flotan en el lumen. Estos canales, al contrario que en la chumbera común, son muy frecuentes y fáciles de encontrar en los tallos de la chumbera brava (Figura 117A y B, Figura 118A y B).

Aunque no existan estudios concretos sobre el tema, es previsible que la formación de estos canales comience con la muerte celular y disolución de células de mucílago y de parénquima preexistentes en la región.

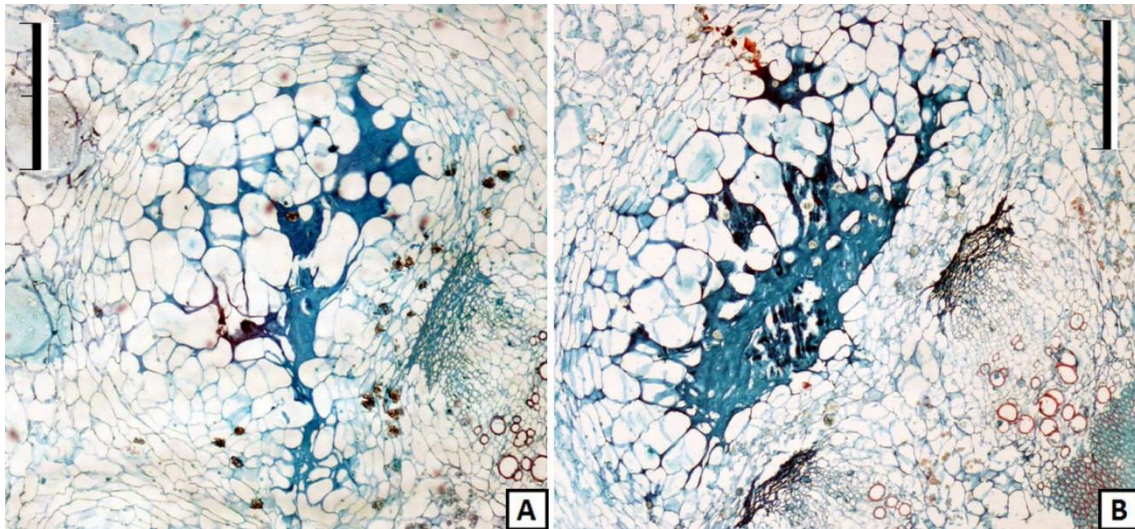


Figura 117. Cortes transversales de canales de mucílago en la zona exterior al floema en un tallo de *O. dillenii*. En la parte central del canal se encuentra el mucílago, en donde flotan algunas células. En [A] el canal se sitúa en el exterior de un único cordón de tejido vascular, mientras que en [B] ocupa toda la anchura de dos cordones. Esto podría significar tanto que el canal va creciendo hasta fusionarse con los canales adyacentes, como que el tejido vascular bajo el canal se ha bifurcado formando dos cordones. Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala equivalen a 400 µm.

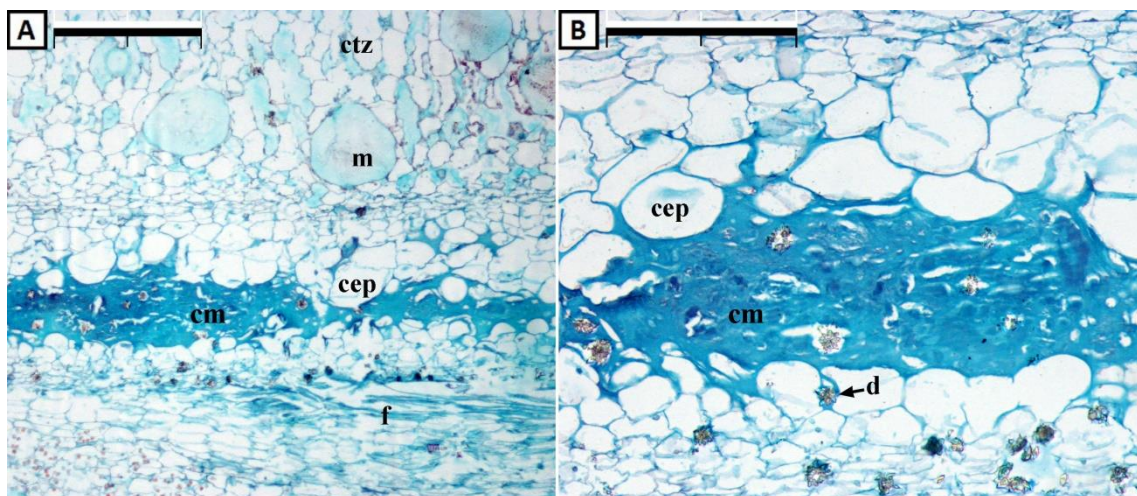


Figura 118. Canales de mucílago en un cladodio de *O. dillenii* vistos en sección longitudinal. [A] El canal de mucílago (cm), delimitado por células epiteliales (cep), se sitúa paralelo sobre los elementos de los tubos cribosos del floema (f). Sobre el canal, se encuentra la corteza (ctz), en la que se pueden observar células de mucílago también. [B] Canal de mucílago a mayores aumentos, se aprecia una gran cantidad de drusas (d) tanto en su interior como bajo este (entre el canal y el floema). Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala equivalen a 500 µm en A, y 250 µm en B.

### Corteza interna

Más interna dentro del tallo, la corteza va perdiendo su ordenación en empalizada, las células adquieren una forma menos alargada y más irregular. El tamaño de las células también es más variable. No existe una división clara entre la

corteza externa e interna, la transición de una a otra es progresiva. La profundidad a la que aparece la corteza interna no es fija, por lo que a la misma profundidad de un mismo tallo podemos encontrar zonas con características de la corteza externa (no han perdido su disposición en empalizada) y de la corteza interna (desordenadas) (Figura 119).

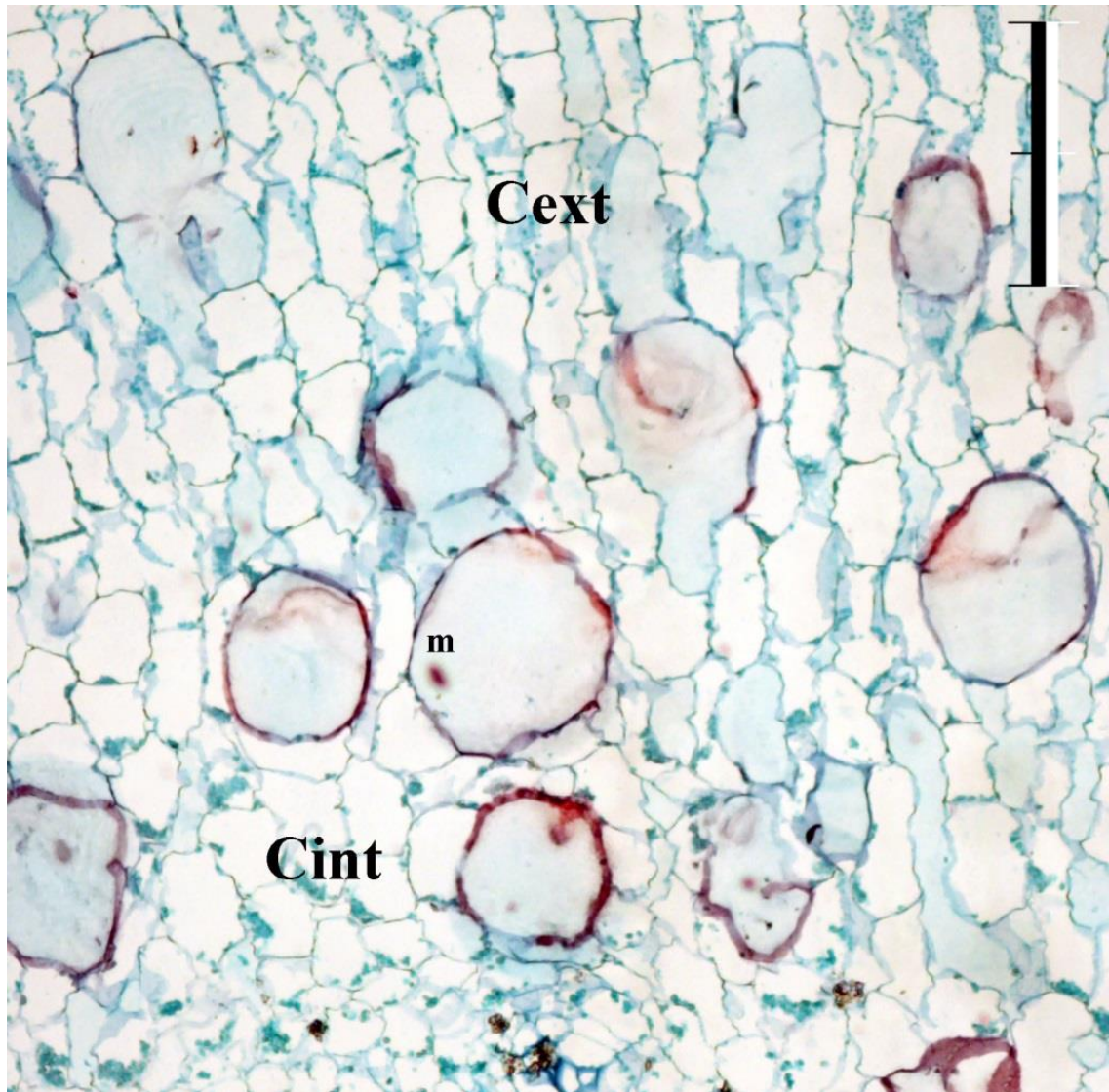


Figura 119. Corte transversal de un tallo de *O. dillenii*, teñido con safranina – verde fijo. En la parte superior las células de la corteza externa (Cext) son más altas que anchas y mantienen un orden. En la parte inferior izquierda las células de la corteza interna (Cint) son irregulares y están desordenadas. Entre medias hay numerosas células de mucílago (m). La barra de escala equivale a 400  $\mu\text{m}$ .

El contenido en cloroplastos es menor que en la corteza interna. En las zonas más internas de la corteza interna, comienzan a aparecer grandes cantidades de gránulos de almidón (Figura 120).

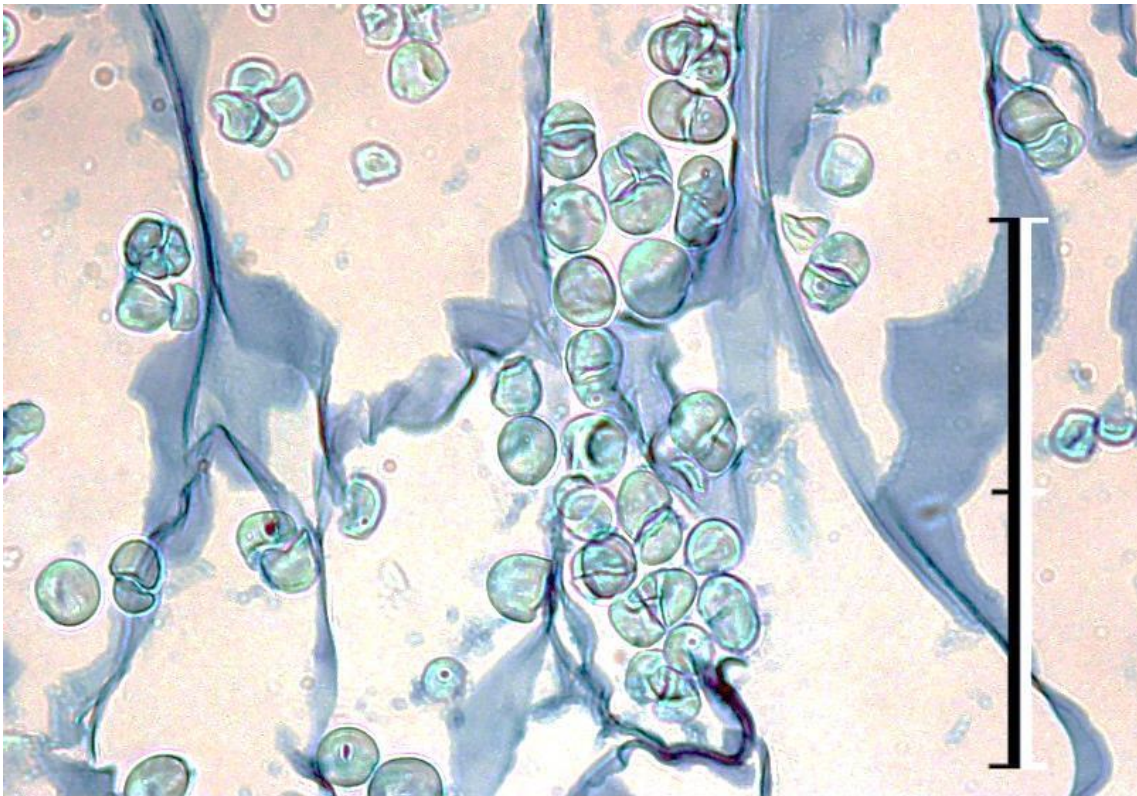


Figura 120. Gránulos de almidón en la corteza de un tallo de *O. dillenii*. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .

### Tejidos conductores y Esclerénquima

Como se ha comentado previamente, existen aún tejidos en los tallos de los cactus, cuyo origen, constitución y distribución son cuestiones aún en debate. Ejemplo de ello es el sistema vascular.

La estela tiene una disposición de tipo eustela. Esto quiere decir que los tejidos vasculares se disponen alrededor de la médula del tallo. Los cordones de tejidos vasculares son independientes entre sí y están separados por células de parénquima de la estela, o parénquima radiomedular.

Las formas y tamaño de los cordones de tejido vascular maduros son variables (Figura 121A y B). Entre los estudiados, se encontraron grosores aproximados entre 65 y 500  $\mu\text{m}$ , y alturas entre los 640 y los 1.350  $\mu\text{m}$  (Tabla 49). Esos datos corresponden a cordones vasculares comunes. Sin embargo, a lo largo del tallo se encuentran algunos de menor tamaño y sin fibras, a los que hemos denominado cordones secundarios de tejido vascular (Figura 121B), que van desde los cordones principales a las areolas. Sus dimensiones oscilan entre aproximadamente los 140 y 190  $\mu\text{m}$  de grosor, y entre los 250 y 290  $\mu\text{m}$  de altura (Tabla 49).

En general, los cordones vasculares de la chumbera brava son de un tamaño superior a los de la especie común, principalmente debido a la presencia de una región

de esclerénquima inserta dentro del cordón de xilema, lo cual aumenta considerablemente el volumen ocupado por este.

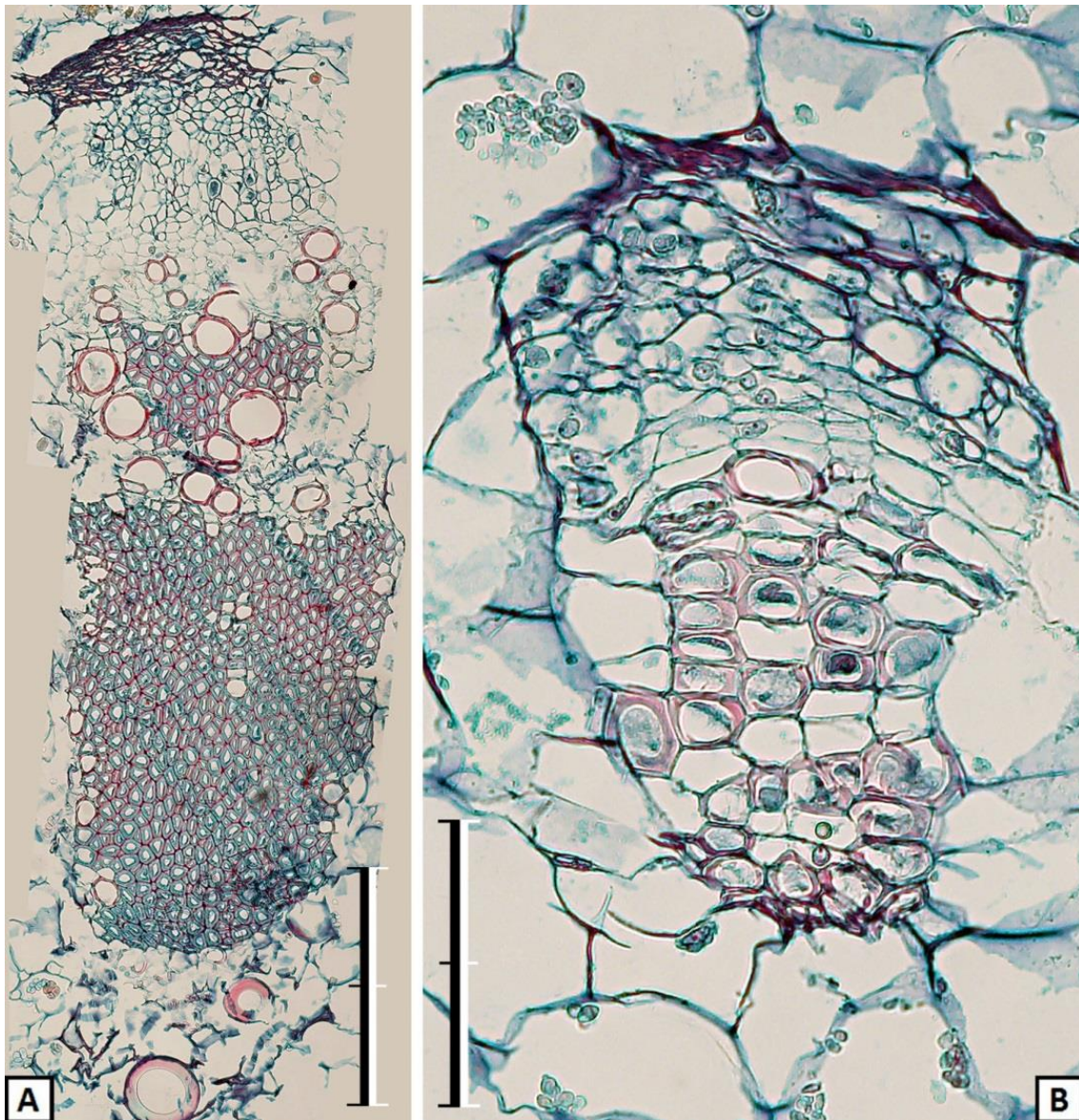


Figura 121. Cordones de tejido vascular de un tallo de *O. dillenii*, vistos en sección transversal. Tinción con safranina – verde fijo. **[A]** Cordón vascular principal. Tiene una altura considerable y un grosor medio, y alberga una gran cantidad de fibras xilares. **[B]** Cordón secundario de tejido vascular, que va desde el cordón principal de tejidos vasculares a una areola. Tiene una corta altura y grosor. La mayor parte del xilema está formado por tráqueas, y carece de fibras xilares. / Las barras de escala equivalen a 300  $\mu\text{m}$  en A y a 100  $\mu\text{m}$  en B.

	Cordones principales	Cordones secundarios
Altura	640,5 – 1.349,3	263,3 – 285,1
Grosor	66,9 – 497,8	147,7 – 186,9

Tabla 49. Dimensiones mínimas y máximas medidas en cordones de tejidos vasculares de cladodios de *O. dillenii*. Para ello se han medido 20 cordones principales y 20 secundarios ( $n=20$ ) en 2 cladodios distintos. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

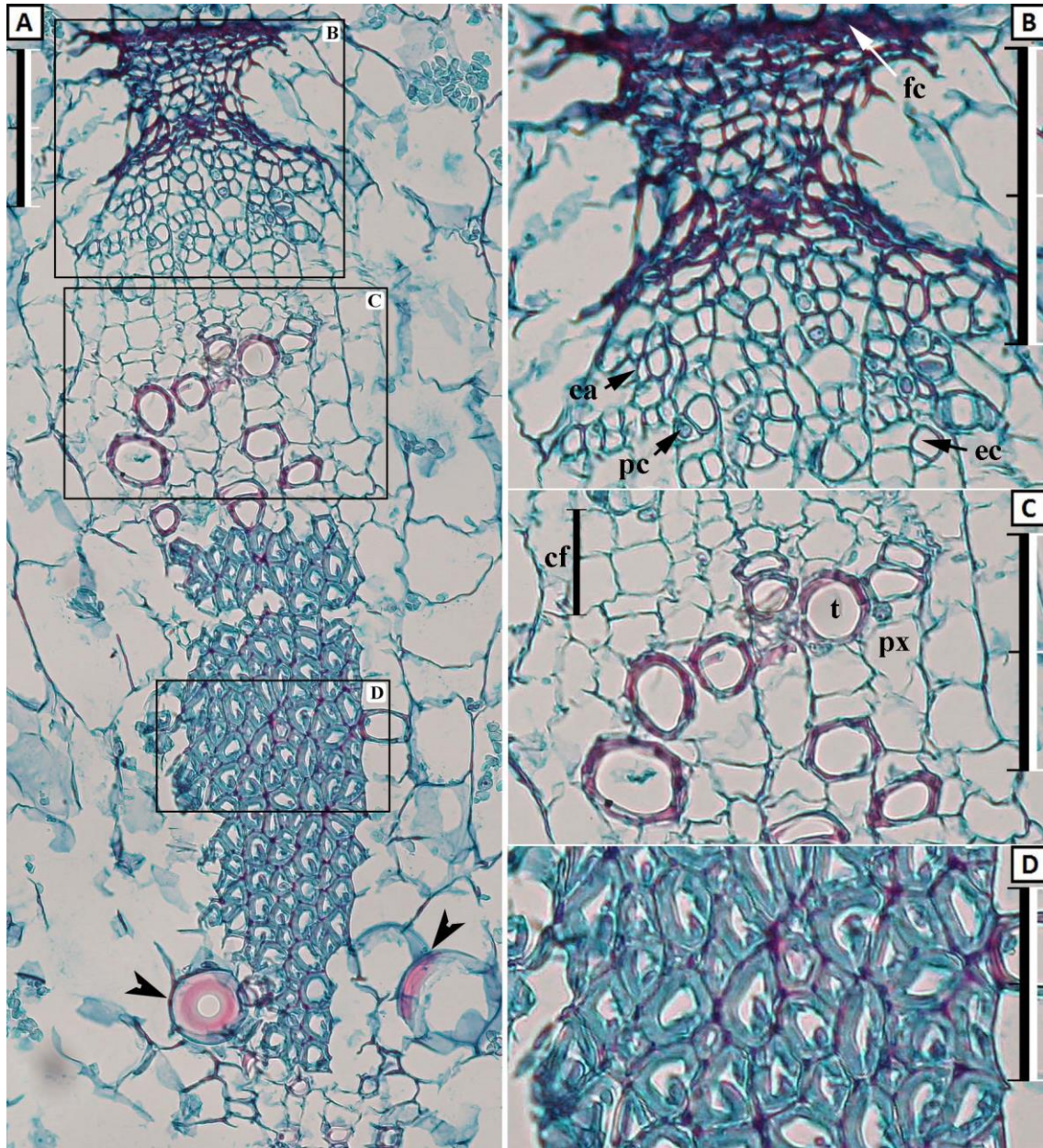


Figura 122. **[A]** Corte transversal de un cordón de tejidos vasculares de un tallo de *O. dillenii*. En la región más interna se observan varias traqueidas de banda ancha (punta de flechas). **[B]** Ampliación de A. Zona de floema. En la parte superior hay una zona teñida con más intensidad, que corresponde a floema colapsado. El floema contiene elementos de los tubos cribosos (ec), células acompañantes (ca) de estos, y placas cribosas (pc) en la unión entre elementos. **[C]** Ampliación de A en la zona del xilema. Se compone de algunas tráqueas (t), rodeadas de parénquima del xilema (px). Entre la zona del xilema y del floema se encuentran entre 2 y 3 filas de células que componen el cambium fascicular (cf). **[D]** Fibras xilares. / Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$  en A, B y C; y a 50  $\mu\text{m}$  en D.

Desde una perspectiva transversal, los cordones de tejido vascular del tallo de *O. dillenii* (Figura 122A) generalmente se pueden dividir en 5 regiones bien delimitadas.

En la parte del cordón más alejada del centro del tallo, encontramos una masa muy compacta (Figura 122B), formada por floema colapsado, empujado por el floema de nueva formación del crecimiento secundario.

La siguiente región avanzando hacia el interior es la propia del floema, sin compactar (Figura 122B, Figura 123). Está formada por elementos de los tubos cribosos, que son células vivas sin núcleo, con perforaciones en los laterales y placas cribosas en sus extremos. Las perforaciones y placas permiten a los elementos de los tubos cribosos ejercer una función de transporte de la savia elaborada. Junto a los elementos de los tubos cribosos aparecen las células acompañantes, de menor tamaño, vivas y nucleadas. Además pueden existir células de parénquima del floema, que sin embargo son de difícil identificación por su parecido con los elementos de los tubos cribosos.

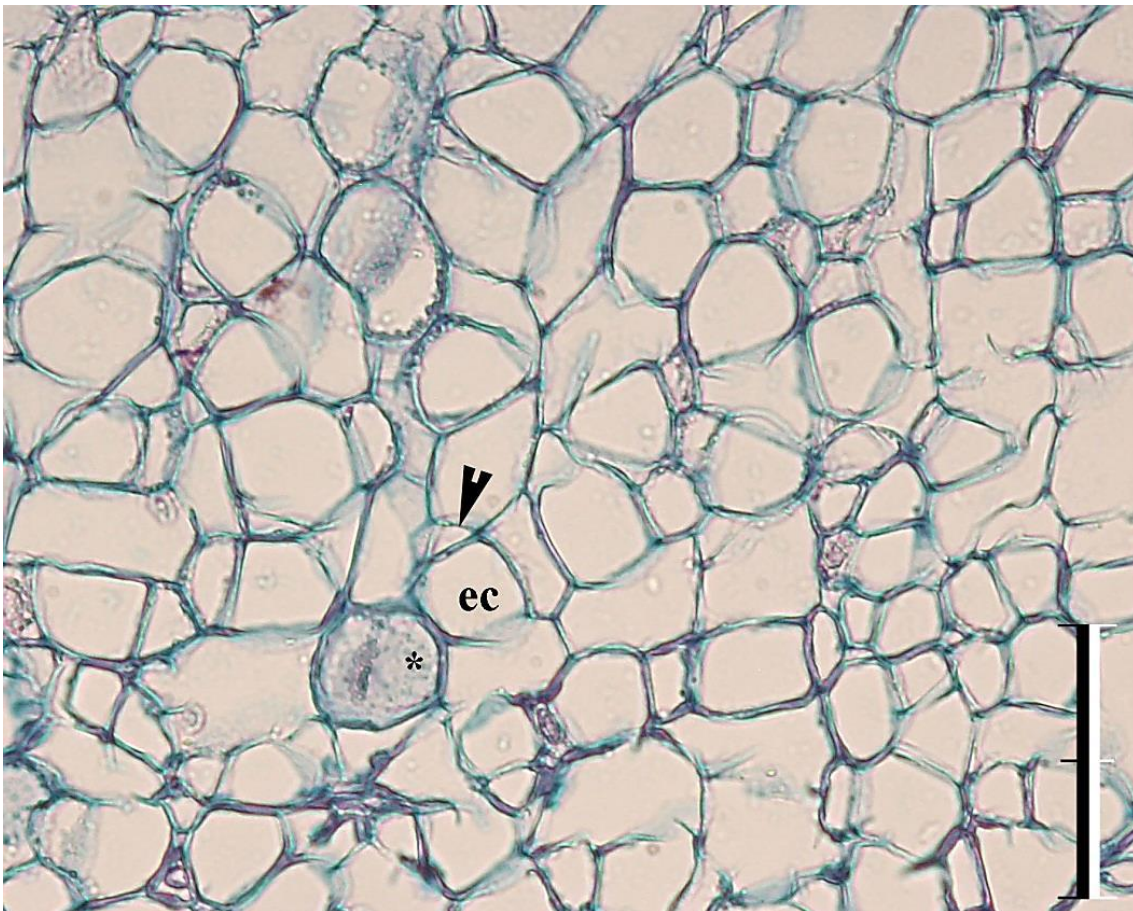


Figura 123. Región del floema de un haz vascular de un tallo de *O. dillenii*. En la fotografía se distinguen elementos de los tubos cribosos (ec), células acompañantes (punta de flecha), y placas cribosas (\*). La barra de escala equivale a 50  $\mu$ m.

La siguiente región más interna es el cambium fascicular (Figura 122C). Consiste por lo general en tres filas de células de paredes celulares finas, situadas entre el floema y el xilema. Son células meristemáticas encargadas de generar floema y xilema durante el crecimiento secundario.

La región del xilema (Figura 122C) se encuentra por debajo del cambium fascicular. Está formada por células de parénquima del xilema y por tráqueas o vasos, encargados de transportar la savia bruta. Las tráqueas son células muertas de lumen



amplio, que en esta planta disponen un amplio rango de engrosamientos de la pared celular. De acuerdo con las clasificaciones en función de la morfología del engrosamiento (Cortés, 1980), los engrosamientos presentes en el xilema del tallo de *O. dillenii* son anulares, helicoidales y reticulados (Figura 124). Este último tipo de engrosamiento no ha sido observado en los cladodios de la chumbera común. En algunos fragmentos de xilema incluso parecen distinguirse dobles hélices. La proporción entre células de parénquima del xilema y tráqueas es variable, aunque generalmente la cantidad de las primeras es mayor que las segundas. Un ejemplo de la existencia de excepciones es la figura 121B, donde las tráqueas son mayoría en esa zona.

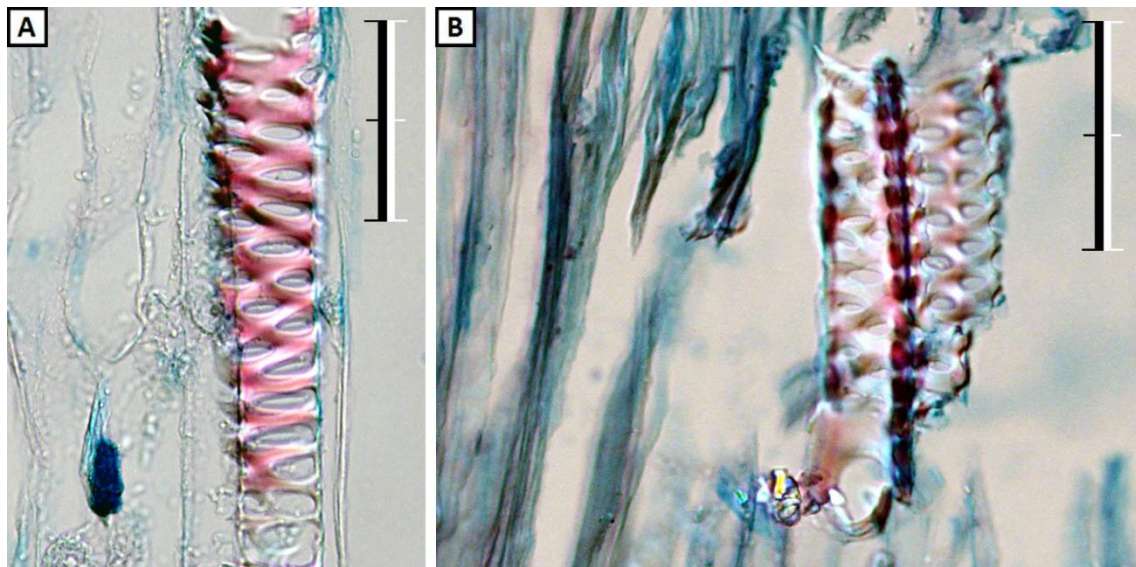


Figura 124. Engrosamientos secundarios reticulados de la pared celular de tráqueas en un cladodio de *O. dillenii*, vistos en sección longitudinal. Tinción con safranina - verde fijo. Las barras de escala equivalen a 50  $\mu\text{m}$ .

En la región del xilema también se pueden encontrar dispersas algunas traqueidas (Figura 122A, Figura 125), denominadas “de banda ancha” por Mauseth (2004). Éstas son células vasculares muertas, cortas y anchas, con unos engrosamientos impregnados de lignina muy voluminosos. Aunque no se ha detectado su aparición en todos los cordones vasculares estudiados, es un elemento bastante frecuente en los cordones de buen tamaño. A pesar de aparecer con frecuencia, lo hace en pequeños números, de modo disperso por el extremo más interno de la región.

La última región se encuentra también dentro de los límites de la anterior (xilema), y tiene funciones de sostén: el esclerénquima. Está compuesto por fibras xilares o fibras del leño (Figura 122A y D, Figura 125), células muertas de paredes fuertemente engrosadas, de entre 5 y 7  $\mu\text{m}$  de grosor. Esta región puede no aparecer, principalmente en los cordones vasculares más pequeños y los secundarios que van

hacia las areolas (Figura 121B). Sin embargo, la mayor parte de los cordones de tejido vascular contienen fibras en abundancia, generalmente agrupadas cerca de su extremo interno, aunque en ocasiones también ocupa alguna pequeña extensión adicional por la región del xilema. Comparando con la chumbera común, en la que las fibras si aparecen en pequeñas cantidades y en tallos de avanzada edad, el esclerénquima está mucho más desarrollado en la chumbera brava.

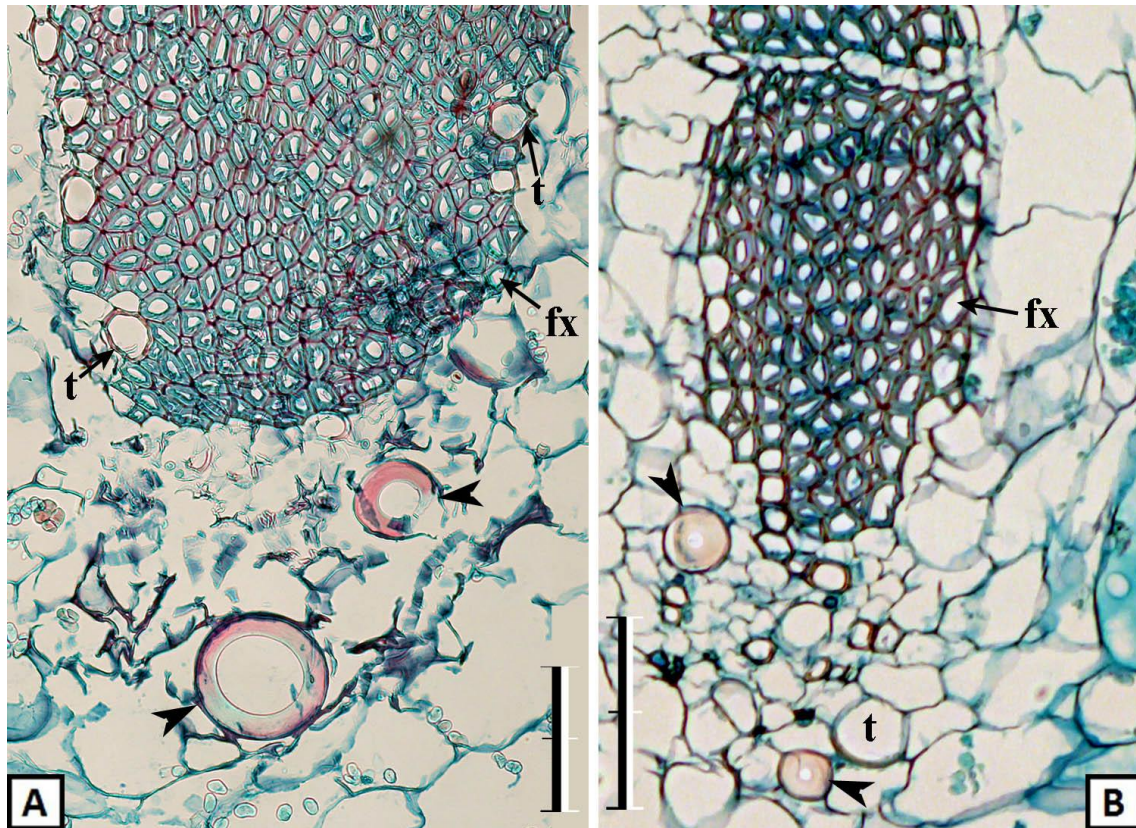


Figura 125. Región interna de dos cordones de tejido vascular en dos tallos de *O. dillenii*. En las imágenes se pueden apreciar traqueidas de banda ancha (punta de flecha), bajo la región ocupada por el esclerénquima, formado por fibras xilares (fx). También se pueden observar algunas tráqueas (t). Tinción con safranina – verde fijo. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$ .

### Médula

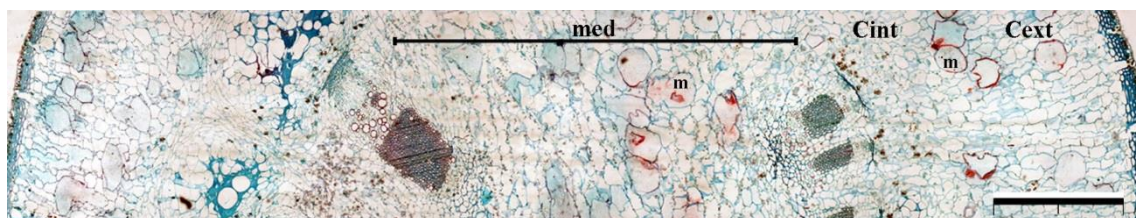


Figura 126. Sección transversal de un tallo de *O. dillenii*, en la que la barra central marca la zona ocupada por la médula (med). La proporción del volumen que ocupan médula, corteza interna (Cint) y corteza externa (Cext) en el tallo es variable. En el tallo se pueden encontrar numerosas células de mucílago (m) tanto en la corteza como en la médula. Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala equivale a 1000  $\mu\text{m}$ .

La médula está compuesta principalmente por células de parénquima muy similares a las de la corteza interna, aunque generalmente de un tamaño mayor. Al

igual que en las zonas más internas de la corteza interna, existe una gran cantidad de gránulos de almidón (Figura 120). Las células de mucílago son muy abundantes en la médula.

Areolas: espinas, gloquidios y tricomas

▪ *Areolas*

Las areolas del cladodio de la chumbera brava sobresalen varios milímetros sobre el nivel de las pencas, confiriéndoles ese aspecto anguloso característico. Son muy llamativas también por albergar grandes espinas y gloquidios, ambos de color amarillo. Existe una menor cantidad de areolas en los cladodios de *O. dillenii*, comparando con *O. ficus-indica*. Esto es así debido a que el tamaño de los cladodios es menor en *O. dillenii*, pero también se debe a que la densidad de areolas por superficie de tallo también es significativamente ( $P < 0,05$ ) inferior (Tabla 50).

Especie	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i>
Mínimo de areolas en un cladodio	26	99
Máximo de areolas en un cladodio	50	155
Media de areolas por cladodio	36,5 ± 7,8	117,1 ± 14,9
Densidad de areolas (areolas/cm <sup>2</sup> de tallo)	0,09 ± 0,02	0,12 ± 0,03

Tabla 50. Recuento de areolas y su densidad por cladodio, en *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. Se ha empleado una muestra de 10 cladodios para *O. dillenii* y 20 cladodios para *O. ficus-indica*.

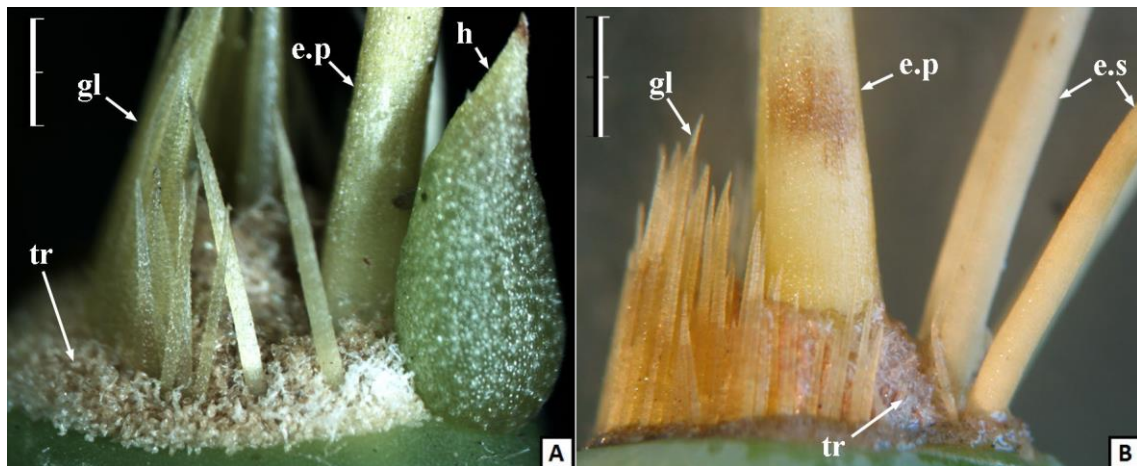


Figura 127. Areolas en tallos de *O. dillenii*. [A] Tallo joven. La areola aún conserva la hoja (h), y sólo se aprecia una espina de gran tamaño, la espina principal (e.p). Toda la base de la areola está cubierta de una capa de tricomas (tr). Los gloquidios (gl) son grandes y se disponen en media luna. [B] Tallo joven, de mayor edad que “[A]”. La areola ya ha perdido la hoja, y han crecido otras espinas, secundarias (e.s), pero aún no han crecido lo suficiente para adquirir dimensiones semejantes a la espina principal (e.p) y volverse indistinguibles. Los alrededores de la espina principal están recubiertos de tricomas (tr). Los gloquidios (gl) se disponen en media luna. / Las barras de escala equivalen a 1mm en A, y 2 mm en B.

Las areolas de los cladodios jóvenes de la chumbera brava (Figura 127A) tienen una densa capa de tricomas en la base. Rodeando la zona central de la areola se

encuentran los gloquidios, que en esta planta se pueden apreciar fácilmente a simple vista, ya que son de un tamaño considerable. Se disponen en forma de media luna, con su abertura en la zona opuesta a la hoja. La espina principal, que es la primera espina que aparece en el cladodio, se suele encontrar entre la zona central de la areola y la hoja.

Con el paso del tiempo, según el tallo madura, la areola cambia sus características. La zona situada en el exterior de la media luna de gloquidios pierde sus tricomas. También se seca y desprende la hoja. Comienzan a crecer otras espinas a las que denominamos espinas secundarias (Figura 127B). Sin embargo, muchas de estas espinas crecen hasta adquirir unas dimensiones similares a las de la espina principal.



Figura 128. Areolas de un tallo adulto de *O. dillenii*.

Por tanto, cada areola adulta (Figura 128) puede albergar entre tres y diez espinas. De acuerdo con Böhm (2008), las espinas pueden no aparecer, aunque nosotros no hemos llegado a observar tal cosa.

#### ▪ *espinas*

Las espinas son largas y gruesas, y de un color entre el amarillo y el marrón. Su zona basal generalmente se encuentra un tanto aplanada, lo que facilita que la espina en ocasiones se curve hacia el exterior.

Comparando entre las distintas chumberas hemos observado que las dimensiones de las espinas de cladodios de la chumbera brava en general son significativamente más largas que las de la chumbera común (Tabla 51). Asimismo, las espinas también son más gruesas, aunque en menor medida. De tal modo que, teniendo en cuenta que, respecto a *O. ficus-indica*, en *O. dillenii* los cladodios tienen

un menor tamaño y las espinas son más grandes, éstas últimas resaltan mucho más. Esto se acentúa por su color en ocasiones llamativo.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Longitud máxima medida	70,3	11,5	39,1
Grosor máximo medido	02,6	01,1	02,1

Tabla 51. Dimensiones medidas en espinas de tallos de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. Muestra de 50 espinas (en 10 tallos diferentes) por forma o especie. Resultados expresados en mm.

Las espinas jóvenes tienen un color blanquecino (Figura 129A). El ápice de la espina joven (Figura 129B) es verde, y ligeramente translúcida. Bajo el ápice hay una banda de color verde oscuro. De igual manera existen bandas de color verde oscuro en el centro de la espina y en su base. Muy tempranamente el color blanquecino de la espina da paso a una coloración amarilla (Figura 129C), de tonalidades más o menos oscuras. La espina adulta pierde las bandas verdes, sin embargo, el color de la espina tampoco es homogéneo, ya que dentro de la misma espina existen distintas tonalidades de amarillo.

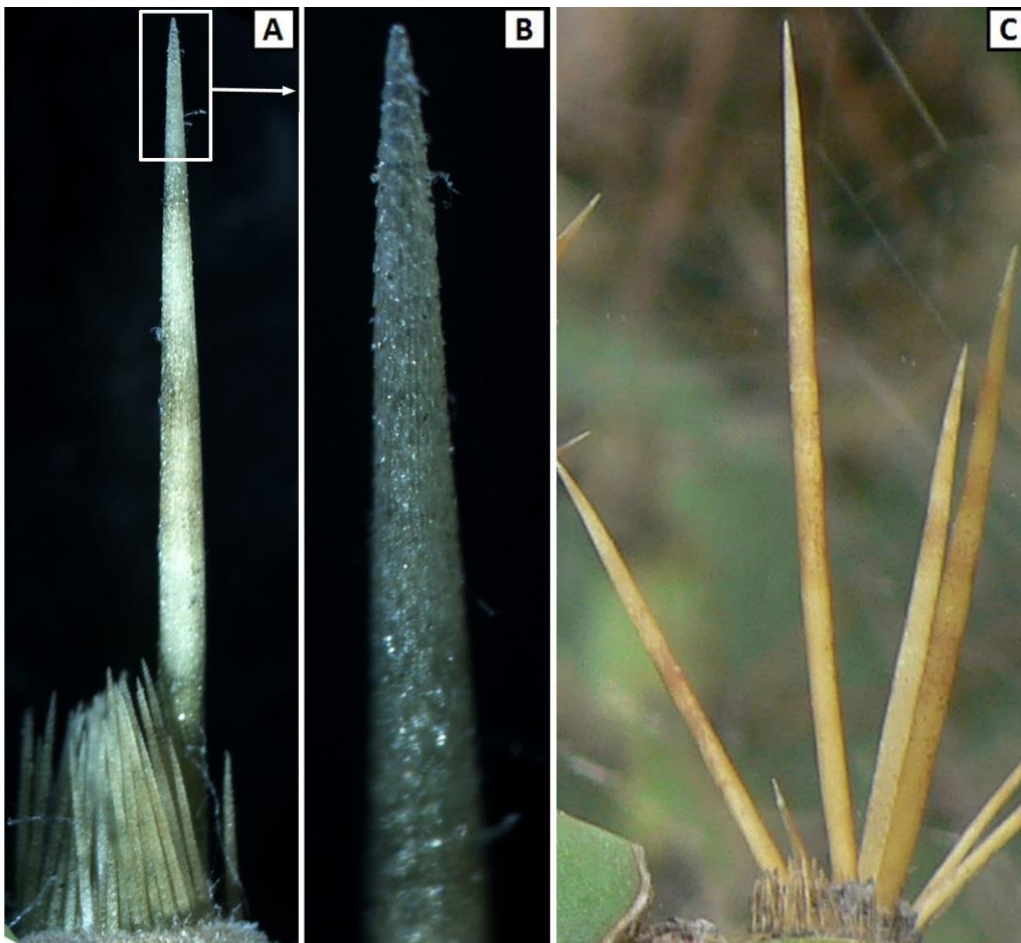


Figura 129. Espinas de tallos de *O. dillenii*. [A] Espina joven. El cuerpo de la espina alterna zonas de color blanco con anillos verdosos (base, centro e inicio del ápice). [B] Ápice de "[A]". Tiene un color verdoso y es translúcida. [C] Espinas adultas, largas y de color amarillo (más claro u oscuro).

Vista la superficie de las espinas mediante SEM, se puede observar que la zona intermedia está cubierta por células dispuestas muy ceñidas entre sí, formando un mosaico (Figura 130). El tamaño de éstas es ligeramente superior a las mismas en ambas formas de chumbera común (Tabla 52), aunque la diferencia no llega a ser significativa.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Longitud media celular	80,6 ± 20,6	71,7 ± 11,6	76,7 ± 15,5
Anchura media celular	31,3 ± 07,7	22,2 ± 06,3	17,5 ± 02,0
Superficie media celular	2.520,4	1.591,7	1.342,3

Tabla 52. Dimensiones medias de las células superficiales de las espinas de *O. ficus-indica* y *O. dillenii*. Se han medido 30 células en 3 espinas distintas (n=30) por cada grupo. Resultados expresados en  $\mu\text{m}$ .

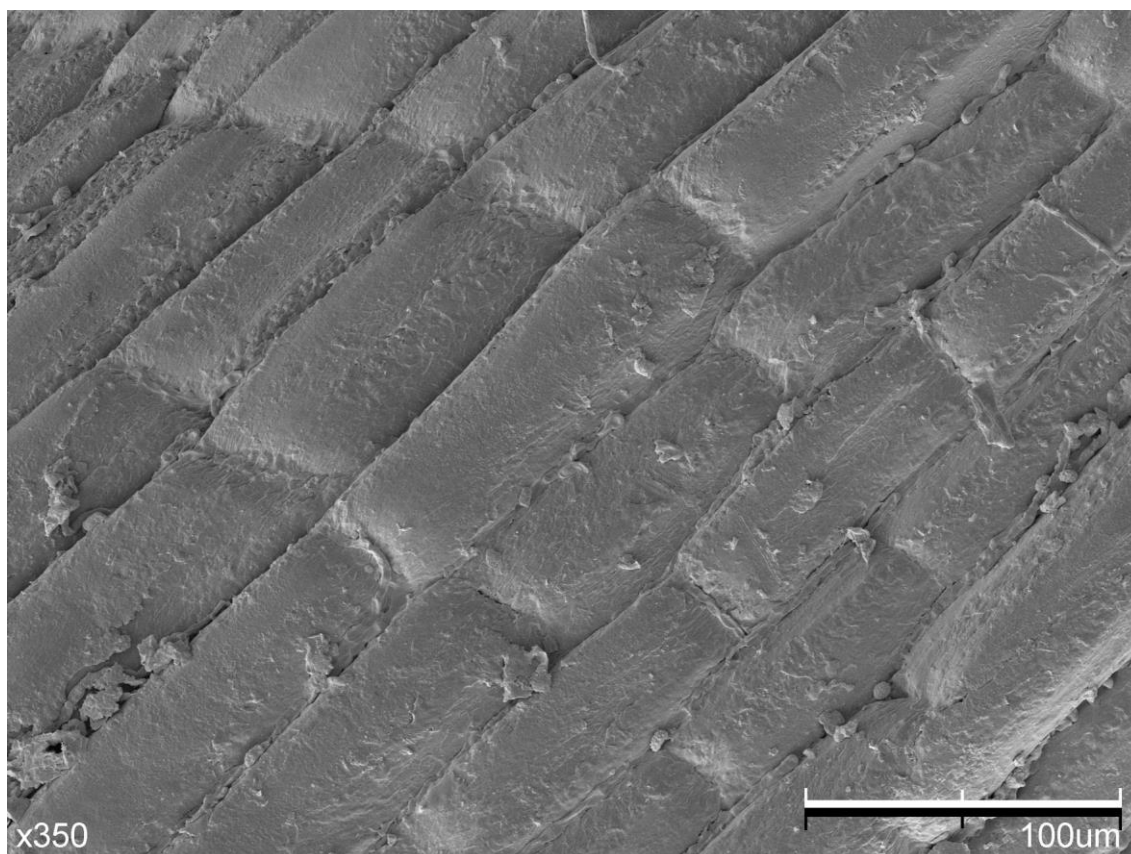


Figura 130. Vista por SEM de la superficie de una espina de un tallo de *O. dillenii*. Las células de la epidermis de la espina están dispuestas compactadas, como un mosaico. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .

Por otra parte, la zona apical de las espinas está revestida por células que no encajan completamente entre sí (Figura 131A y B), por lo que se generan salientes, o barbas, en la zona basal de la célula. La punta de la espina es afilada, aunque no tanto como sucede en los gloquidios o en las espinas de la chumbera común.

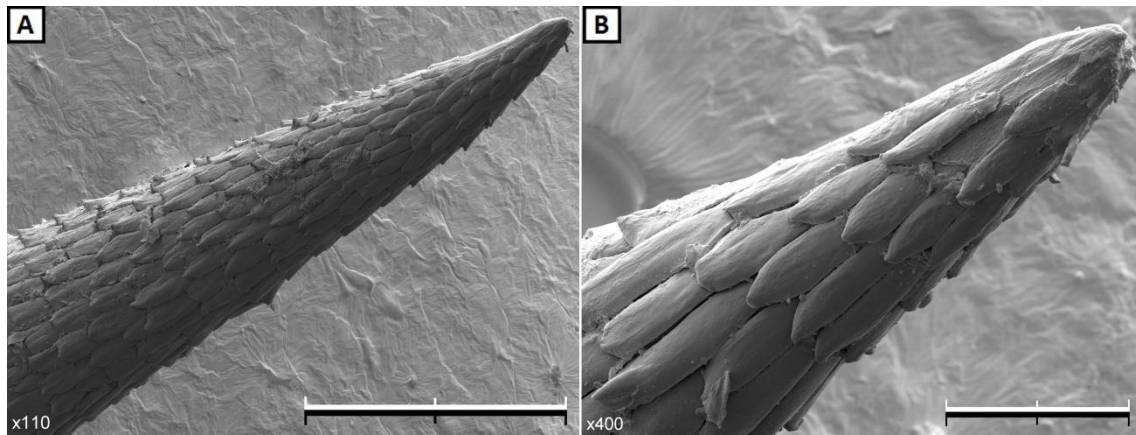


Figura 131. Zona apical de espinas del tallo de *O. dillenii*, capturadas mediante SEM. Las barras de escala corresponden a 500µm para A y a 100µm para B.

#### ▪ Gloquidios

Los gloquidios del cladodio de la chumbera brava son abundantes y de gran tamaño, llegando a tener longitudes cercanas a los 6 mm. Por tanto, al contrario de lo que sucede en los cladodios de la chumbera común, son fácilmente distinguibles. Los gloquidios jóvenes son verdosos y ligeramente translúcidos (Figura 127A), sin embargo, con el paso del tiempo, acaban adquiriendo un color amarillo similar al de las espinas (Figura 127B). Como se ha comentado con anterioridad, se disponen en una fila circular rodeando la zona central de la areola, donde se encuentran las espinas. El círculo formado por los gloquidios está incompleto, ya que tiene una abertura en la zona en la que se sitúa la hoja antes de caer.

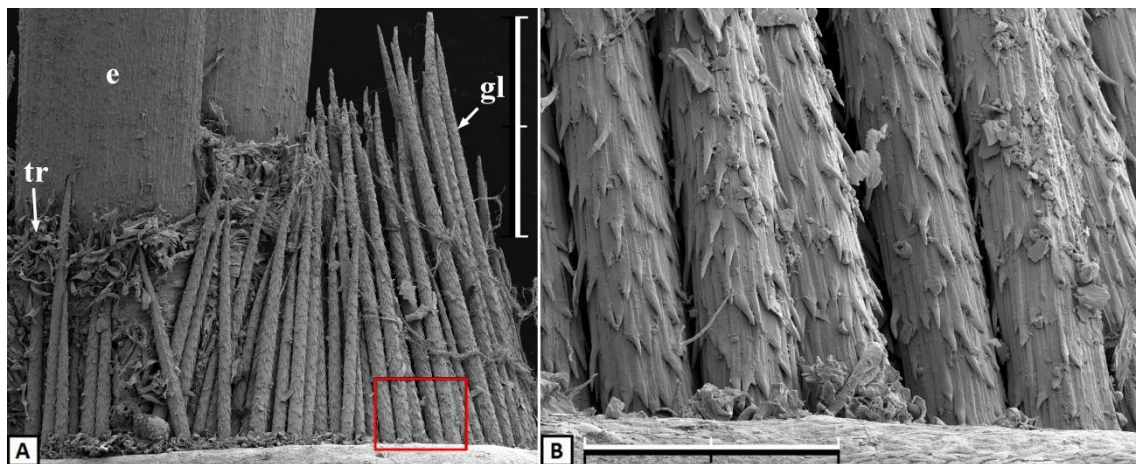


Figura 132. Gloquidios de cladodios de chumbera brava, observados mediante SEM. [A] Vista de los gloquidios (gl) en la areola, en la que también se observan espinas (e), y tricomas (tr). [B] Detalle de la base de algunos gloquidios. Se pueden observar las proyecciones de las células superficiales (barbas), muy abundantes y alargadas. / Las barras de escala equivalen a 2 mm en A y 400 µm en B.

Los gloquidios de *O. dillenii* tienen un grosor entre 150 y 190 µm. Sus barbas son alargadas (una media de  $34,2 \pm 9,2$  µm) y pueden ser retorcidas (Figura 133A). La punta de los gloquidios es menos afilada que en la chumbera común, y carece de barbas (Figura 133B), pero ello no les impide clavarse con suma facilidad.

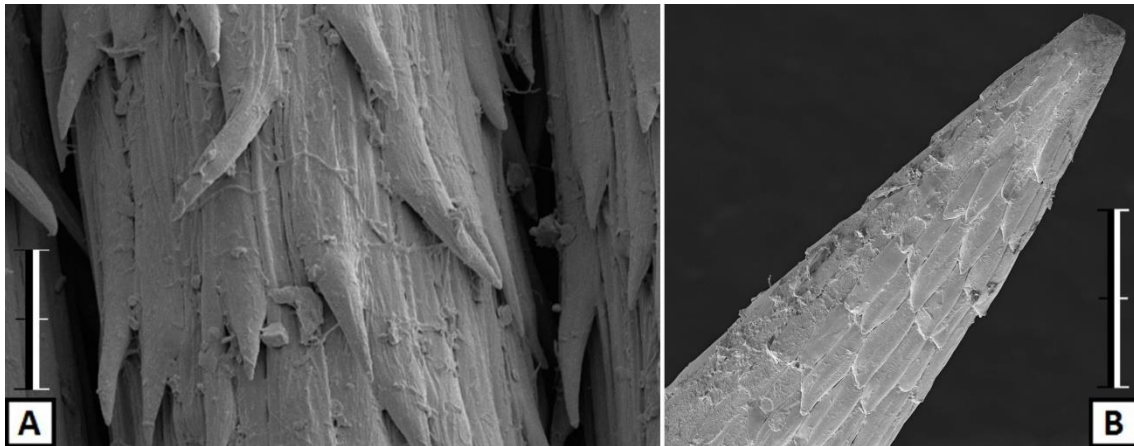


Figura 133. Gloquidios de *O. dillenii*. Capturas de microscopía electrónica. [A] Barbas en su superficie. [B] Ápice. / Las barras de escala equivalen a 50  $\mu\text{m}$  en A y 300  $\mu\text{m}$  en B.

## La hoja

Las hojas son una estructura muy efímera, ya que se secan y se desprenden poco tiempo después de formarse. Mientras se mantienen vivas, las hojas tienen una forma cónica. Su superficie es rugosa y verde, con un ligero moteado de color más claro. Generalmente la hoja es achatada (Figura 135, Figura 136) en su zona basal, y según se va acercando al ápice va adquiriendo una forma circular. La zona apical suele estar doblada, inclinada en dirección abaxial. El tamaño de las hojas de la chumbera brava es significativamente menor al de la chumbera común, teniendo la primera una longitud media de 4,2 mm (Tabla 53).

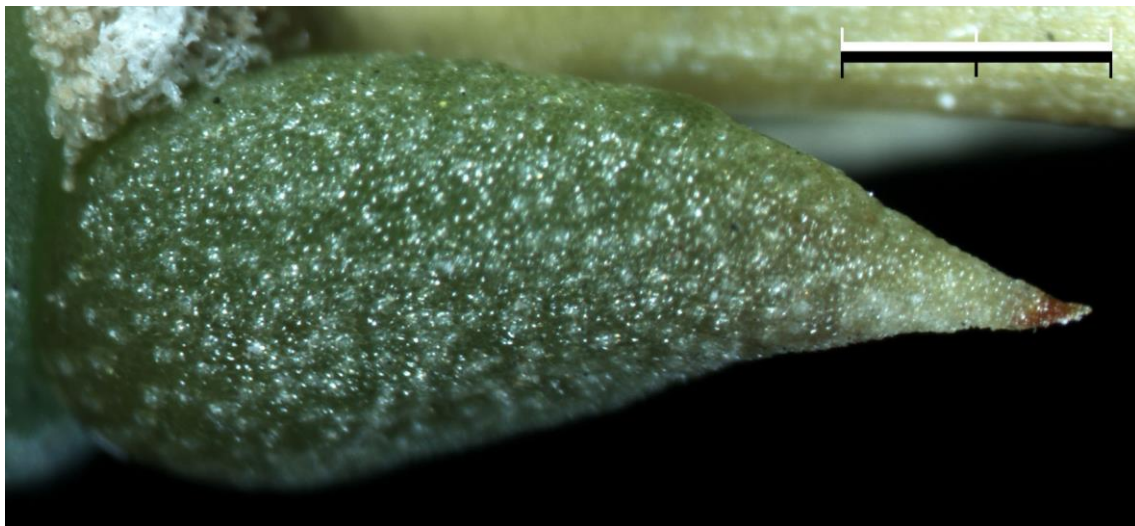


Figura 134. Hoja en una areola de un cladodio de *O. dillenii*. La barra de escala equivale a 1 mm.

La distribución interna de la hoja (Figura 135, Figura 136), es relativamente simple ya que tiene pocos tejidos. Está delimitada por la epidermis y su cutícula, bajo las cuales se sitúa el mesófilo, los tejidos conductores y las células de mucílago



	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Longitud media	4,2 ± 0,7	7,1 ± 0,5	5,9 ± 0,5
Mínimo medido	3	6	5
Máximo medido	5	8	7

Tabla 53. Longitudes foliares de la chumbera brava (*O. dillenii*) y común (*f. ficus-indica* y *f. amyclaea*). La muestra ha consistido en 30 hojas por forma o especie (n=30). Los resultados están expresados en mm.

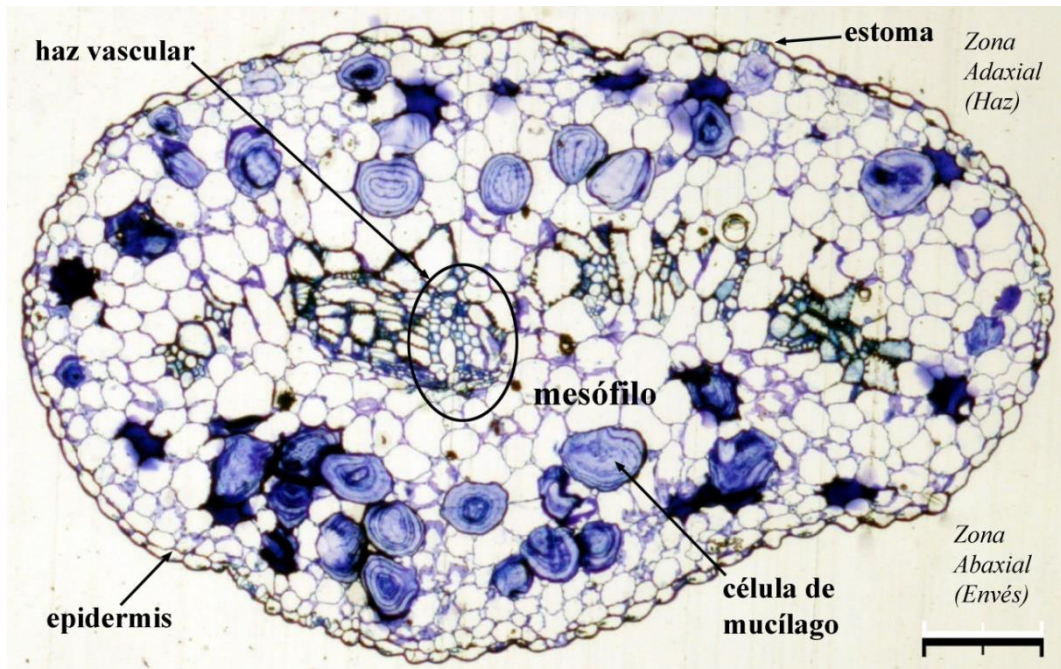


Figura 135. Corte transversal de la zona basal de hoja de un tallo de *O. dillenii*. Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 200  $\mu\text{m}$ .

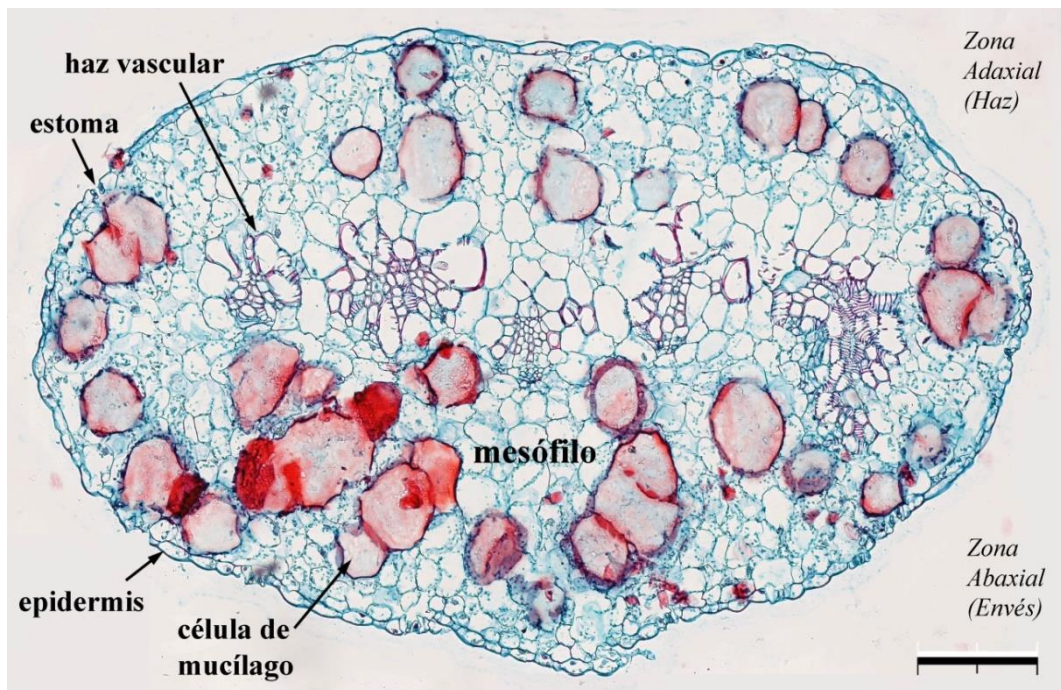


Figura 136. Corte transversal de la zona basal de hoja de un tallo de *O. dillenii*. Tinción con safranina – verde fijo. La barra de escala equivale a 200  $\mu\text{m}$ .

### Epidermis

La epidermis de la hoja de la chumbera brava está recubierta externamente por la cutícula, una capa cerosa tremendamente fina. En determinadas zonas resulta complicado detectar la existencia de esta capa, aun utilizando microscopía de luz y grandes aumentos. El grosor medio de las muestras de cutícula medidas es de  $1,8 \pm 0,6$   $\mu\text{m}$ , habiéndose obtenido valores en un intervalo entre los  $0,9$   $\mu\text{m}$  y los  $3,2$   $\mu\text{m}$ .

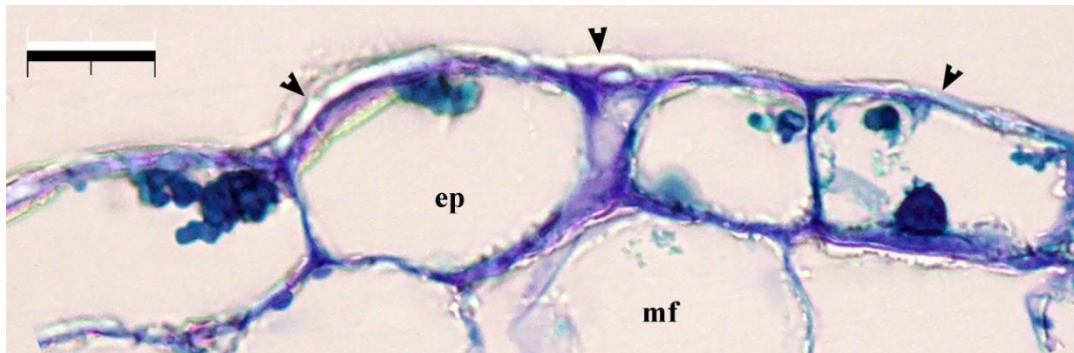


Figura 137. Cutícula (cabeza de flecha) en una hoja de *O. dillenii*. Por debajo se encuentran la epidermis (ep) y el mesófilo (mf). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a  $20\mu\text{m}$ .

La epidermis de *O. dillenii* es monoestratificada. Está formada por células más anchas que altas (vistas transversalmente a la hoja), que están unidas entre sí mediante bordes levemente deprimidos y muy serpenteantes (Figura 138, Figura 139).

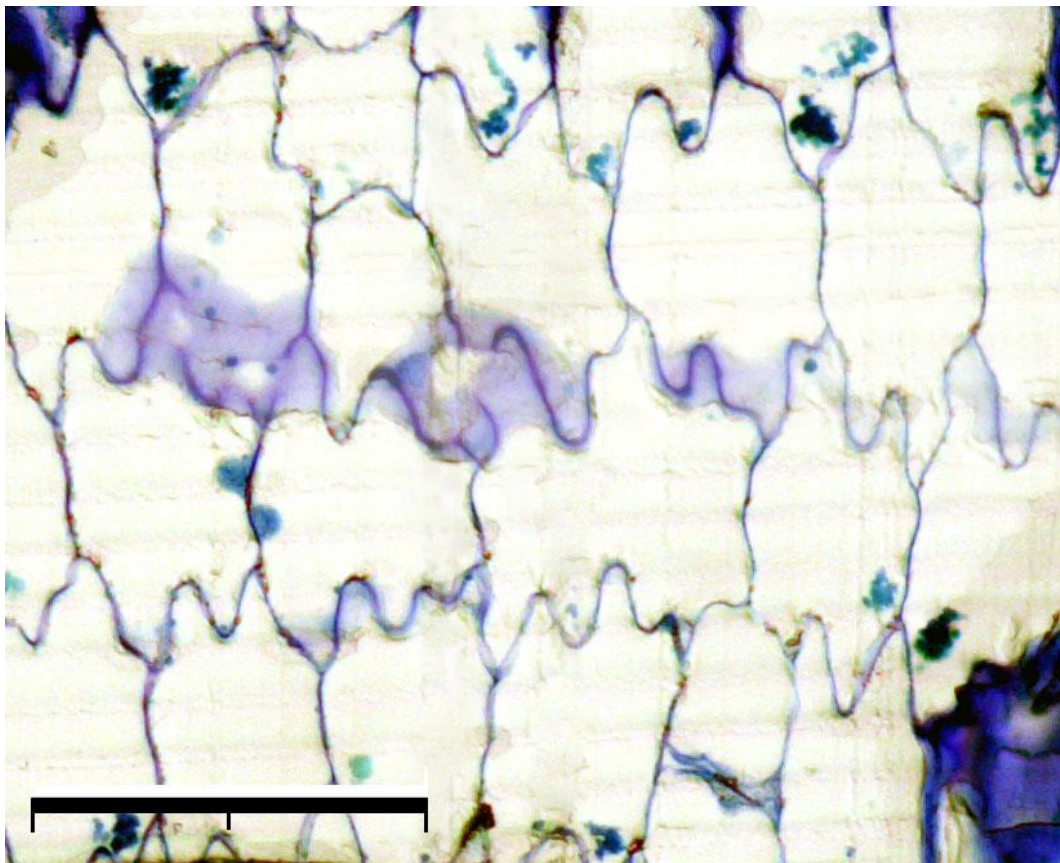


Figura 138. Corte tangencial de la superficie de una hoja de *O. dillenii*. Las células epidérmicas encajan entre sí con bordes zigzagueantes. Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a  $100\mu\text{m}$ .

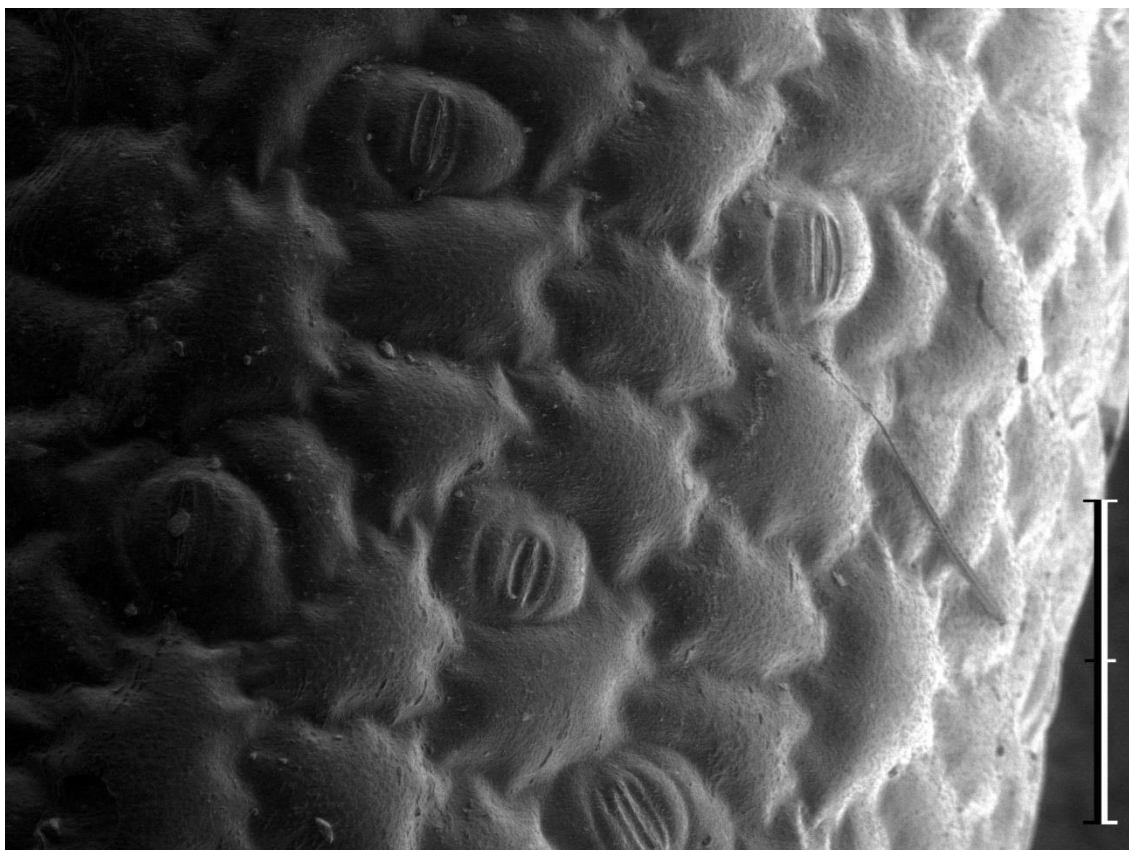


Figura 139. Imagen mediante SEM de la superficie de una hoja de *O. dillenii*, en la cual se aprecia las células de la epidermis, con uniones sinuosas, y varios estomas. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .

El grosor medio de la epidermis de la chumbera brava oscila entre los 15 y 18  $\mu\text{m}$ . Vista en sección tangencial (Figura 139) y transversal (Figura 137), se aprecia que la epidermis tiene pocos salientes y las papilas foliares son prácticamente inexistentes. Esto mismo se puede comprobar analizando los datos de la tabla 54, donde los grosores máximos medidos en *O. ficus-indica* son considerables, correspondiendo estos a papilas foliares, mientras que en *O. dillenii* esto no sucede, ya que carece de papilas foliares. De tal modo, se puede decir que *O. dillenii* tiene una epidermis más lisa y fina que *O. ficus-indica*.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Zona adaxial	17,6 $\pm$ 6,0	22,5 $\pm$ 9,4	27,7 $\pm$ 10,8
Zona abaxial	15,7 $\pm$ 6,0	27,3 $\pm$ 20,6	30,4 $\pm$ 15,6
Grosor máximo	31,6	95,7	81,6

Tabla 54. Grosor medio de la epidermis de hojas de *O. dillenii* y *O. ficus-indica*. Se han tomado 60 mediciones en 3 hojas distintas por cada especie o forma ( $n=60$ ). Los resultados están expresados en  $\mu\text{m}$ .

### Estomas

Entre las células de la epidermis de la superficie de la hoja de la chumbera brava, se localizan abundantes estomas. Los estomas se encuentran al mismo nivel que las células de la epidermis que los rodean (Figura 139, Figura 140 y Figura 142).

Como se ha puesto de manifiesto en el apartado del tallo, los estomas de las hojas y del tallo son semejantes, al contrario de lo que sucede en la chumbera común. Esto es, sus componentes tienen una disposición paracítica o rubiácea (Fahn, 1974; Prabhakar, 2004), con dos células subsidiarias flanqueando paralelamente cada célula oclusiva (Figura 141, Figura 140 y Figura 142).

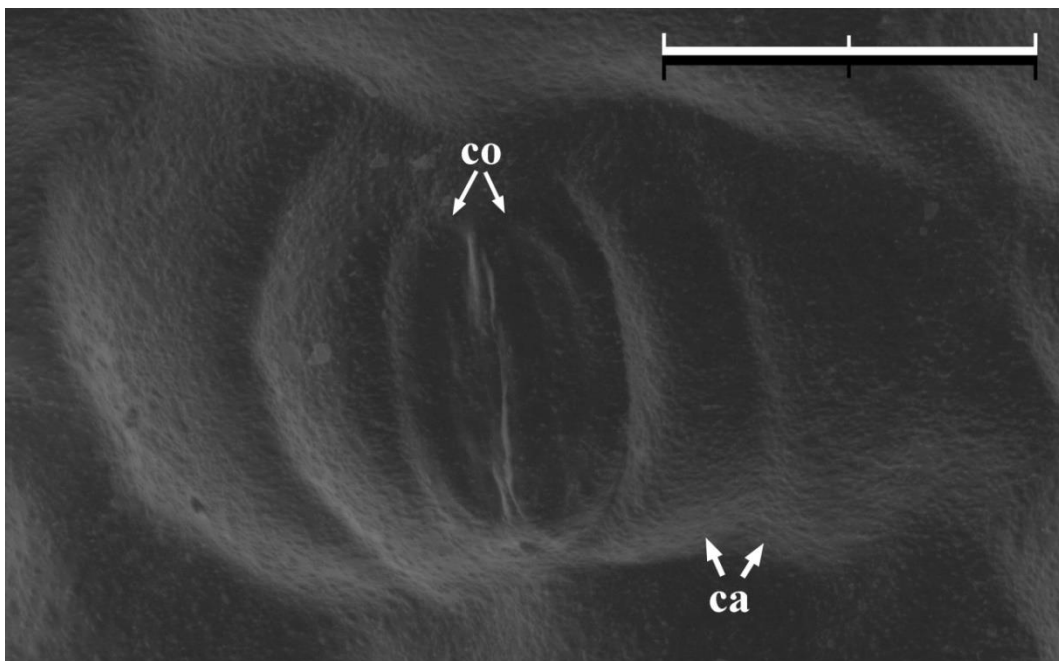


Figura 140. Estoma en una hoja de *O. dillenii*, vista superficial mediante SEM. El estoma está compuesto por 6 células: 2 células oclusivas (co) y 4 células subsidiarias (ca). La barra de escala equivale a 30  $\mu\text{m}$ .

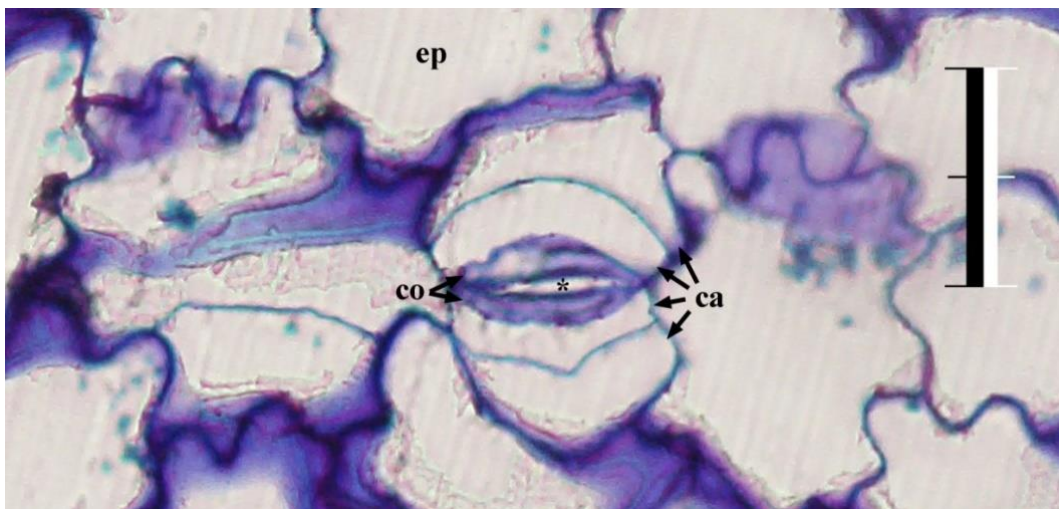


Figura 141. Estoma en una hoja de *O. dillenii*, corte tangencial a la superficie, teñido con azul de toluidina. El estoma está compuesto por 6 células: 2 células oclusivas (co) y 4 células subsidiarias (ca). Rodeando el estoma se encuentran las células de la epidermis (ep). La barra de escala equivale a 50  $\mu\text{m}$ .

Otra diferencia apreciada respecto a la chumbera común radica en la densidad de estomas en función de la zona. En la chumbera brava, al igual que en la chumbera común, la densidad de estomas es superior en el haz que en el envés (Tabla 55).

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Zona Adaxial	21,7 ± 4,8	15,2 ± 3,7	20,6 ± 6,6
Zona Abaxial	17,6 ± 3,2	12,7 ± 3,2	16,5 ± 4,3
<b>Media</b>	<b>19,5 ± 4,4</b>	<b>14,0 ± 3,6</b>	<b>18,5 ± 5,9</b>

Tabla 55. Densidad estomática (estomas/mm<sup>2</sup>) en hojas de chumbera brava y común, en función de la zona. Se han tomado 50 medidas en 5 hojas distintas (n=50) por forma o especie.

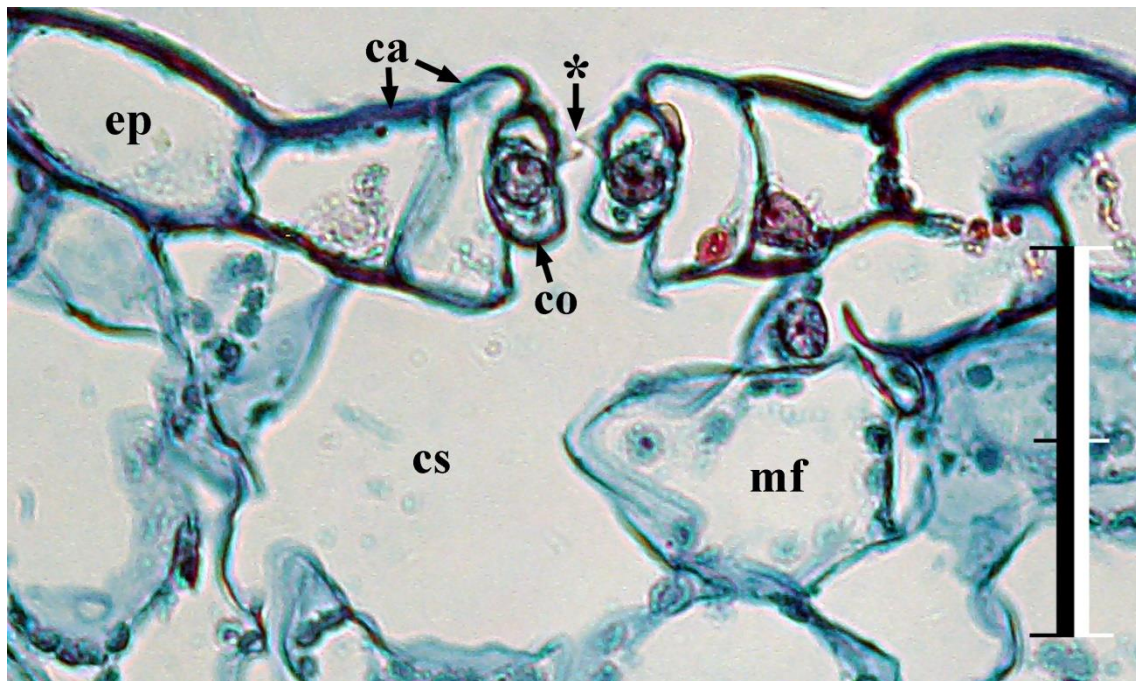


Figura 142. Estoma en una hoja de *O. dillenii*, vista transversal. Leyenda: Células oclusivas (co), Células subordinadas (ca), Epidermis (ep), Cámara subestomática (cs), Mesófilo (mf), Ostiolo (\*). La barra de escala equivale a 50 µm.

### Mesófilo

El mesófilo es un tejido compuesto por células de parénquima, con un gran contenido en cloroplastos, y una disposición desorganizada. Son células por lo general sin una forma definida, de paredes celulares finas. El tamaño de dichas células es variable, pero se puede apreciar una pequeña diferencia en el tamaño medio encontrado en las zonas adaxial y abaxial. Sin embargo, esta diferencia es pequeña y en ningún caso se acerca a las diferencias entre zonas de la hoja que se da en la chumbera común (Tabla 56).

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Área celular, zona <b>adaxial</b>	3.202 ± 889	2.986 ± 613	2.811 ± 717
Área celular, zona <b>abaxial</b>	3.790 ± 982	4.213 ± 728	3.985 ± 757

Tabla 56. Áreas medias de las células del mesófilo de la hoja, en corte transversal. Se han tomado 44 medidas en 4 hojas distintas (n=44) por cada forma o especie. Resultados expresados en  $\mu\text{m}^2$ .

Entre las células del mesófilo se pueden encontrar excepcionalmente drusas o cristales de oxalato de calcio (Figura 143).

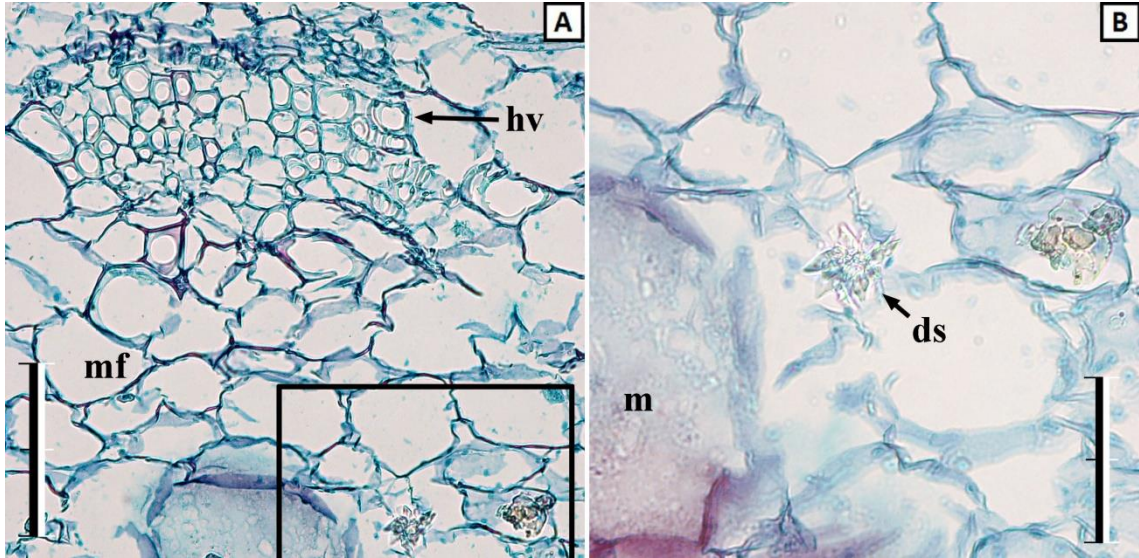


Figura 143. Cortes transversales de una hoja de *O. dillenii*. Tinción con safranina – verde fijo. [A] Zona del mesófilo (mf) cercana a un haz vascular (hv). [B] Ampliación de la zona del recuadro de "A". Se puede observar una drusa (ds), al lado de una célula de mucílago (m). / Las barras de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$  en A y a 50  $\mu\text{m}$  en B.

### Células de mucílago

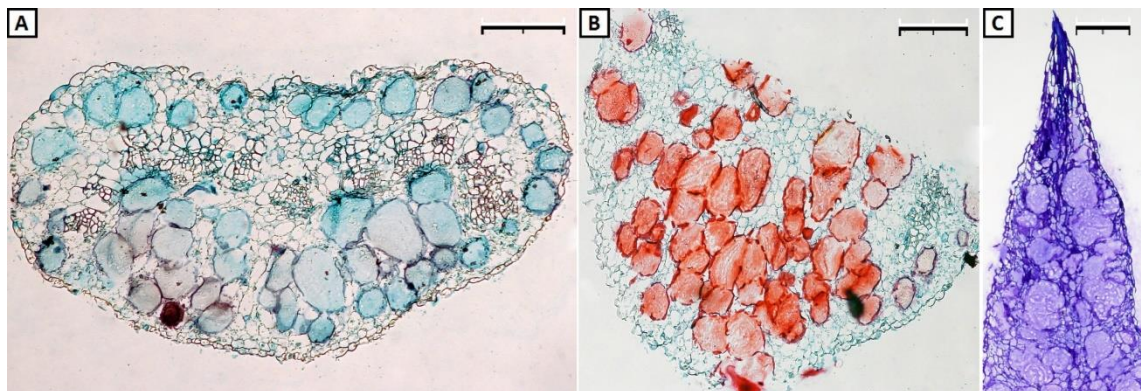


Figura 144. Células de mucílago en la hoja de *O. dillenii*. [A] Corte transversal de una hoja. La mayor parte de las células de mucílago (coloración azul) se encuentran en la zona abaxial. Tinción con azul de toluidina. [B] Acumulación de células de mucílago (coloración roja) en la zona basal de una hoja (corte longitudinal). Tinción con safranina – verde fijo. [C] Acumulación de células de mucílago (coloración morada) en la zona apical de una hoja (corte longitudinal). Tinción con azul de toluidina. / Las barras de escala equivalen a 300  $\mu\text{m}$ .

Tal y como sucede en el tallo, las hojas de *O. dillenii* tienen una gran cantidad de células de mucílago en su interior, más que cualquiera de las formas de *O. ficus-indica* (Tabla 57). Aunque aparecen por toda la hoja, son especialmente abundantes en la base, el ápice, y la zona abaxial de la hoja (Figura 144). No se ha detectado la existencia de canales de mucílago en la hoja.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Área ocupada por el mucílago respecto al área total de la hoja (%)	21,8 ± 5,2	4,3 ± 1,3	8,9 ± 1,1

Tabla 57. Porcentaje del área que ocupan las células de mucílago en cortes transversales de la zona central de hojas de chumbera brava y común. Se han empleado 5 hojas por especie para su cálculo (n=5).

### Tejidos conductores

Los tejidos conductores de las hojas de *O. dillenii* consisten en una serie de haces vasculares que las atraviesan desde la base hasta el ápice, paralelos al eje mayor. Los haces por tanto se alinean paralelos entre sí, en la zona central de la hoja (Figura 135) o en la mitad adaxial (Figura 144A). El número de haces que recorren la hoja no es constante. En ocasiones existe un haz central de un tamaño mayor al resto; sin embargo, esto no es lo más frecuente.

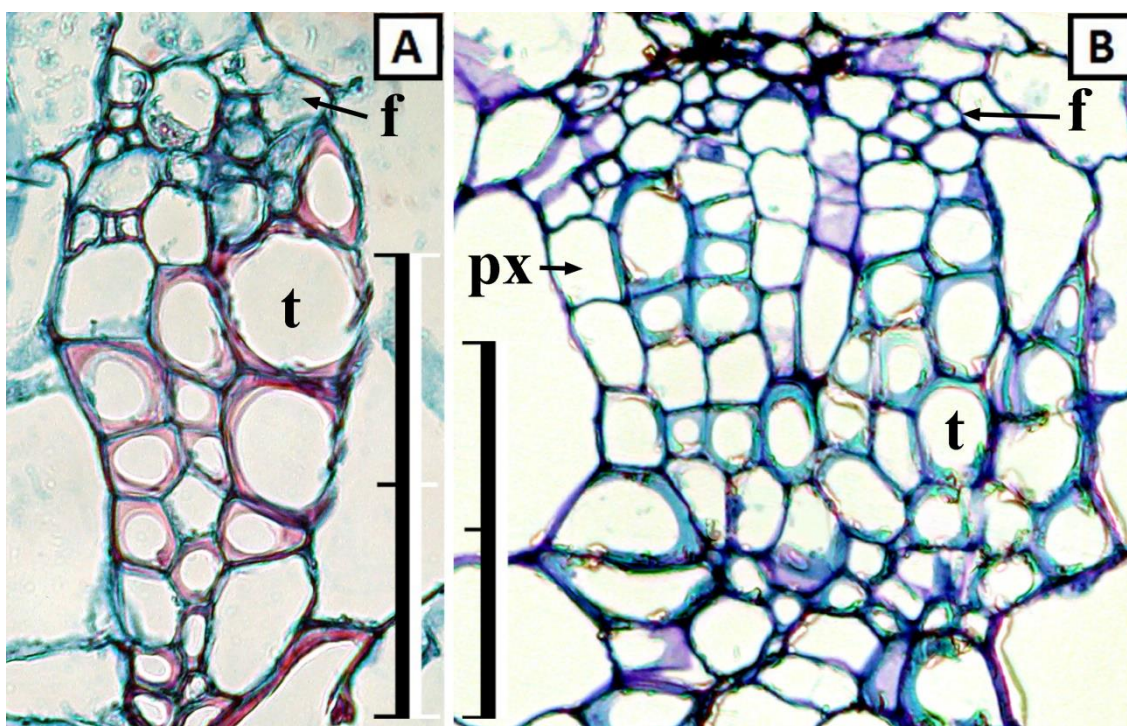


Figura 145. Tejido vascular en la hoja de *O. dillenii*. Pueden adquirir diversas formas y tamaños: “A” es corto y estrecho, apenas 3 columnas de xilema y escasa cantidad de floema, dispuesto asimétricamente; “B” es más ancho y alto, y el floema se dispone encima del xilema. / Leyendas: Floema (f), Tráquea (t), Parénquima del xilema (x). Tinción con safranina – verde fijo en A y azul de toluidina en B. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu$ m.

La forma y tamaño de los haces vasculares es variable (Figura 145A y B). En el extremo más abaxial contiene una masa de floema por lo general pequeña, desordenada, y en ocasiones muy compacta. El resto del haz está ocupado por el xilema dispuesto por series de células organizadas en columnas. Las células que componen el xilema son tráqueas de paredes secundarias engrosadas y células de parénquima del xilema. Los engrosamientos de las paredes de las tráqueas pueden ser anulares o helicoidales (Figura 147).

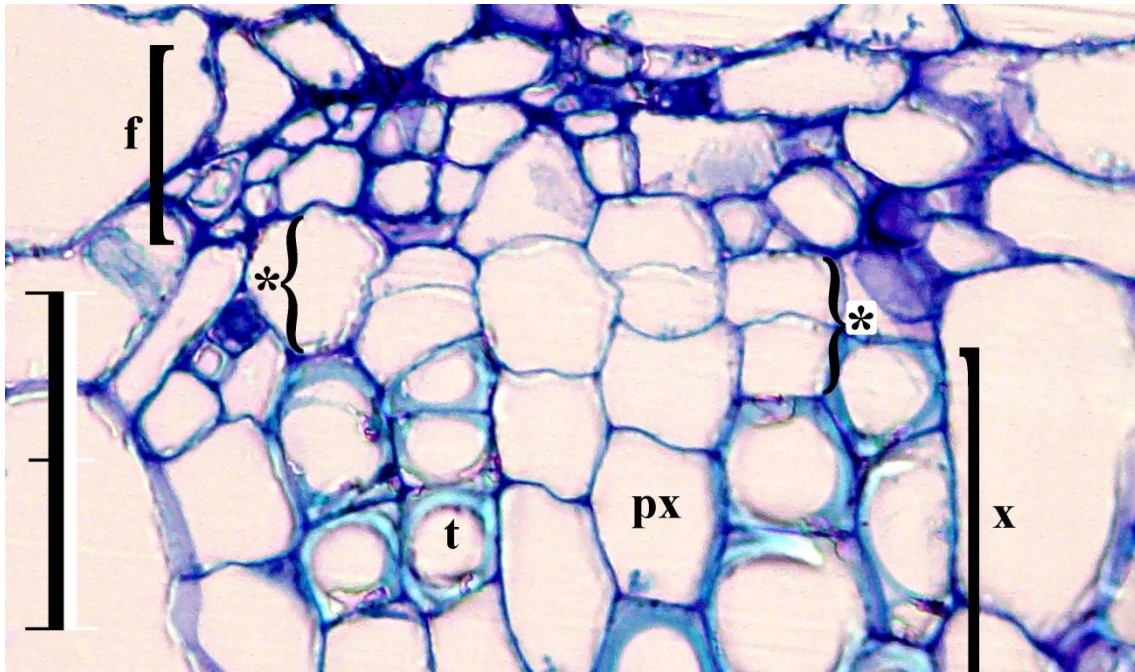


Figura 146. Detalle de la zona más abaxial de un haz vascular de la hoja de *O. dillenii*. En el extremo se encuentra el floema, y más abajo se observa una pequeña región (comprendida entre los asteriscos, \*), que marca una zona de células de pared fina. Estas células son restos del procambium, que en la hoja no tiene actividad meristemática. Bajo esta zona, se encuentra el xilema (x), compuesto por tráqueas (t), y parénquima del xilema (px). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 50  $\mu\text{m}$ .



Figura 147. Sección longitudinal del xilema de una hoja de *O. dillenii*, en la que se observan con claridad engrosamientos helicoidales de las paredes celulares de las tráqueas. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .



Entre floema y xilema, a veces se encuentran algunas filas de células de paredes celulares finas y sin engrosamiento, con divisiones periclinales, que probablemente mantengan actividad meristemática (Figura 146). Esto es frecuente en haces de buen tamaño, principalmente los centrales. En ningún caso se ha encontrado fibras en el tejido vascular de las hojas.

## La raíz

El órgano menos especializado en las cactáceas, es la raíz (Dubrovsky y North, 2002; Böhm, 2008), por lo que en principio no deberían existir grandes diferencias entre las raíces de las distintas especies de la familia. En este apartado tratamos de comprobar si las raíces de la chumbera brava se ajustan a tal pauta.

A simple vista, las raíces de la chumbera brava son muy semejantes a las de la forma inerme de la chumbera común (Figura 148, Figura 149). Para estudiar a fondo si en realidad existen diferencias entre las raíces de ambas especies, hemos centrado nuestro foco de atención en el análisis de su estructura interna y de su desarrollo. Además, se han estudiado varios aspectos relacionados con la formación de raíces laterales (RLs).

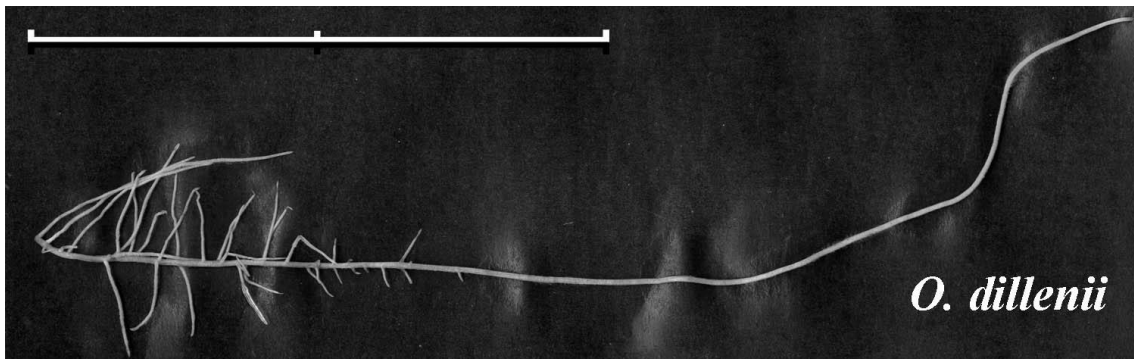


Figura 148. Raíz de 12 días de edad de *O. dillenii*. La barra de escala equivale a 10 cm.

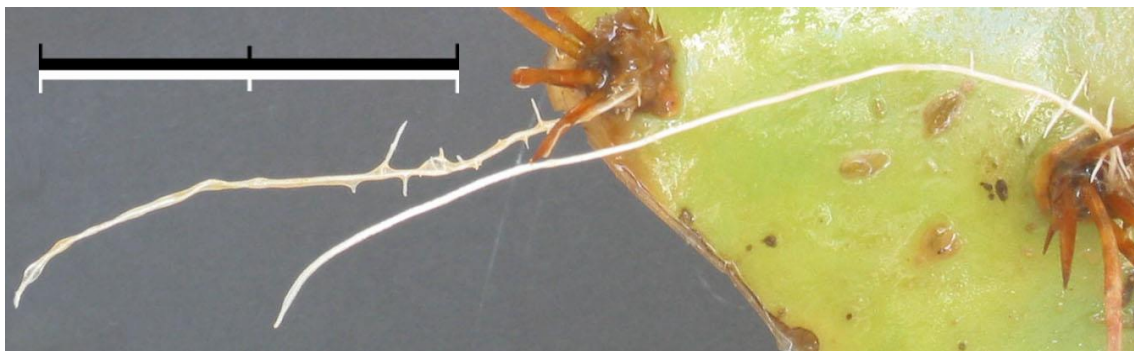


Figura 149. Raíces de 15 días de edad de *O. dillenii*. La barra de escala equivale a 5 cm.

## ***Estructura interna***

### **Epidermis**

La epidermis (Figura 151A y B) es el tejido más externo de la raíz joven, y por tanto está en contacto en contacto directo con el suelo. Es un tejido monestratificado, de un grosor medio medido de  $11,3 \pm 3,2 \mu\text{m}$ . Comparando con las mediciones en la chumbera común (Tabla 58), tiene un grosor ligeramente menor. Sin embargo, vista la pequeña diferencia existente, no parece un buen factor para diferenciar especies.

La epidermis está formada por células epidérmicas, muy juntas entre ellas y de pequeño tamaño en comparación con las células subyacentes. Por lo general tienen un aspecto cuadrado o rectangular (vistas en corte transversal). Sus paredes celulares son estrechas, de modo que no dificulten el paso de nutrientes y agua hacia el interior.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Grosor medio	$11,3 \pm 3,2$	$14,3 \pm 4,0$	$12,5 \pm 3,7$
Mínimo medido	05,5	06,0	05,5
Máximo medido	22,2	26,0	27,2

Tabla 58. Grosor de la epidermis de raíces de *O. dillenii* y las dos formas de *O. ficus-indica*. Se han tomado 240 medidas en 8 regiones diferentes por cada especie o forma ( $n=240$ ). Los resultados están expresados en  $\mu\text{m}$ .

En esta capa son frecuentes los pelos radiculares (Figura 150A), que pueden llegar a medir longitudes muy grandes del orden de cientos de micrómetros (Figura 150B).

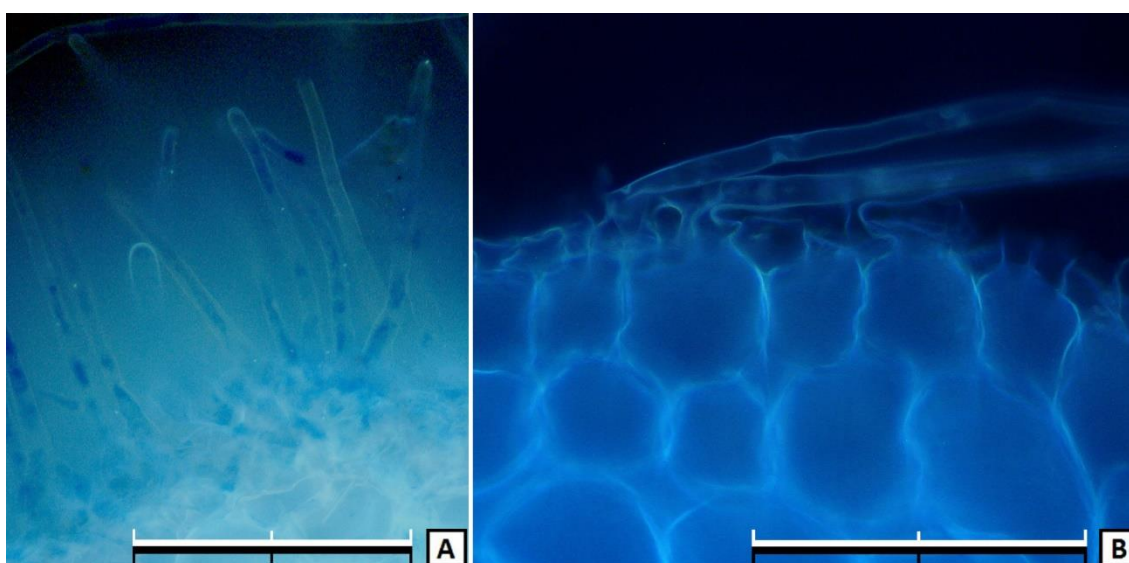


Figura 150. Pelos radiculares de una raíz de *O. dillenii*. Muestras tratadas con berberina – azul de anilina y vistas mediante luz UV. Las barras de escala equivalen a  $100 \mu\text{m}$ .

### Tejido cortical

Inmediatamente por debajo de la epidermis se encuentra el tejido cortical, en el que se incluyen la hipodermis, la corteza y la endodermis (de más externo a interno).

En muchas plantas, la capa más externa de la corteza de la raíz tiene una función de protección, y consiste en células de paredes celulares suberizadas y con banda de Caspary. Esta capa es la exodermis, y está ausente en *O. dillenii*. En su lugar aparece la hipodermis, una capa de células de parénquima de paredes celulares sin engrosar (Figura 151A y B). La hipodermis se puede distinguir de la corteza sobre la que se asienta, por el menor tamaño de sus células y el menor grosor de sus paredes celulares. En nuestras observaciones por microscopía de luz y de fluorescencia, no se ha tenido constancia de la existencia de bandas de Caspary en la hipodermis.

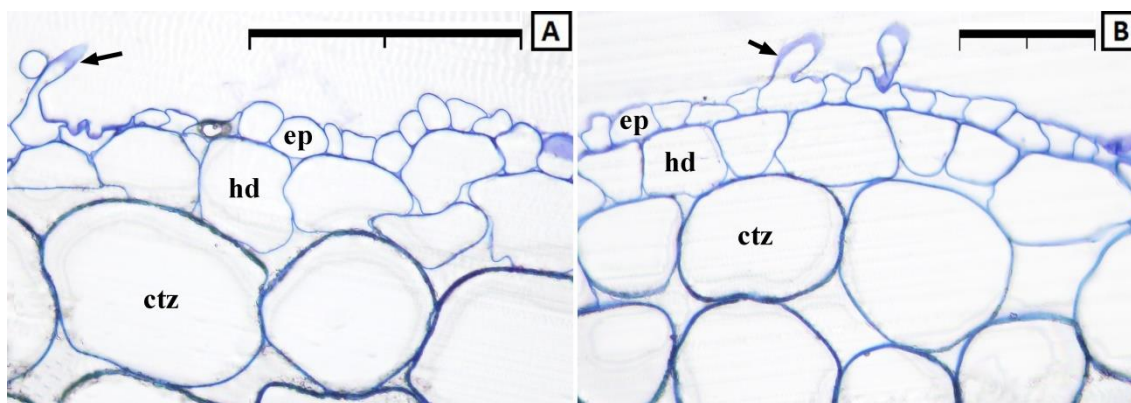


Figura 151. Cortes transversales de la región más externa de una raíz de chumbera brava de 3 (A) y 9 (B) días de edad. Leyendas: Epidermis (ep), Hipodermis (hd), Corteza (ctz), Pelos radiculares (señalados por flechas). Tinción con azul de toluidina. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$  en A, y 50  $\mu\text{m}$  en B.

Las células de mayor tamaño de la raíz se encuentran en la corteza primaria (Figura 152). Son células de parénquima, de formas redondeadas. Entre ellas, quedan amplios espacios extracelulares que permiten el paso de las sustancias absorbidas del exterior. La chumbera brava tiene unas células corticales significativamente más grandes que la chumbera común (Tabla 59), aunque al igual que en esta última, el intervalo de tamaños es enorme, siendo las más pequeñas seis veces menores que las de mayor tamaño.

	<i>O. dillenii</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. ficus-indica</i>	<i>O. ficus-indica</i> <i>f. amyclaea</i>
Área	3.726,5 $\pm$ 1.178,2	3.214,0 $\pm$ 831,0	2.366,1 $\pm$ 412,6
Mínimo medido	1.542,8	1.936,0	1.508,3
Máximo medido	6.336,9	4.758,0	3.231,4

Tabla 59. Área media medida en las células de la zona central de la corteza, en cortes transversales de raíces de *O. dillenii* y *O. ficus-indica* en su forma inerme y espinosa. Los datos corresponden a una región de la raíz de 6 días de edad. El tamaño de muestra es de 60 medidas de 3 raíces diferentes por cada forma o especie ( $n=60$ ). Los resultados están expresados en  $\mu\text{m}^2$ .

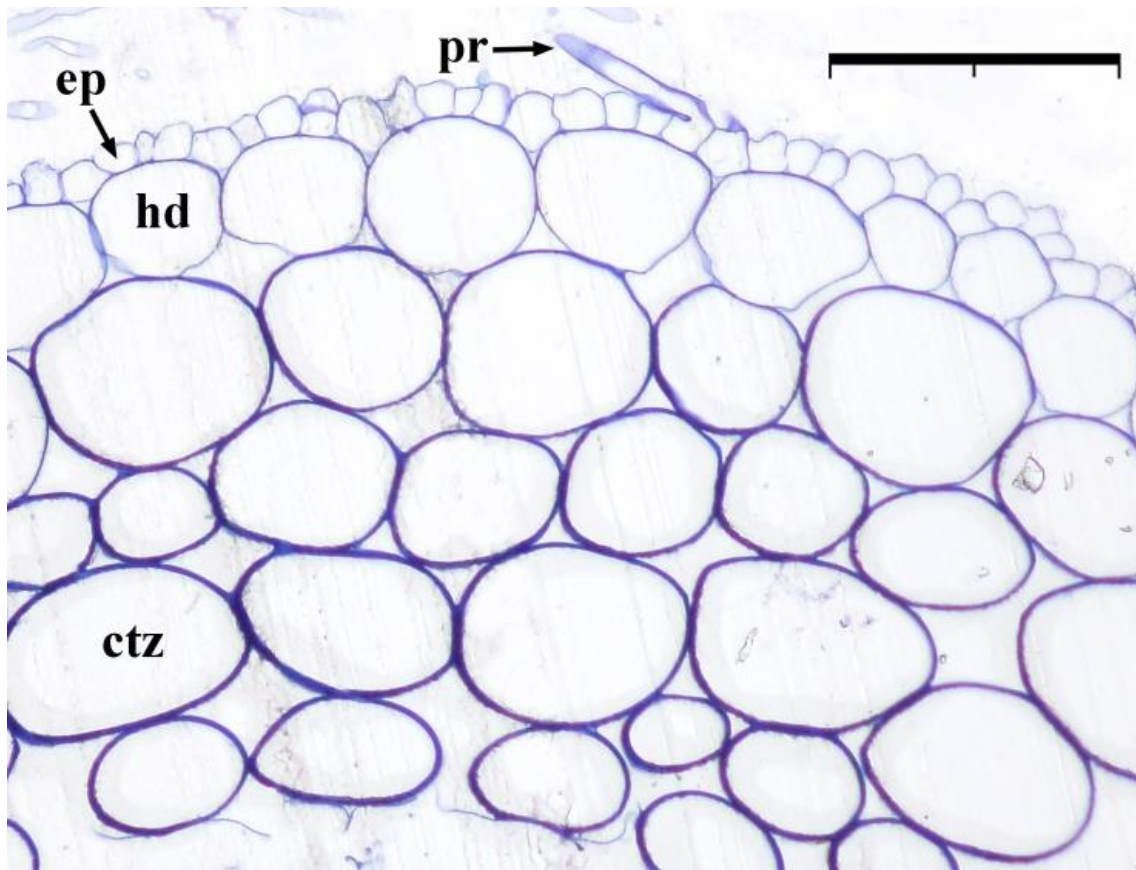


Figura 152. Corte transversal de una región de la corteza desprendida de una raíz de 30 días de edad. Leyenda: Epidermis (ep), Pelo radicular (pr), Hipodermis (hd), Corteza (ctz). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .

La endodermis es el tejido cortical más interno (Figura 154, Figura 157). Las células de la endodermis tienen características propias de las células inmediatamente por encima y debajo de ellas. Su tamaño celular es semejante al de las células más internas de la corteza, que son más grandes que las del periciclo. Por otra parte, sus paredes celulares tienen un grosor similar a las del periciclo, mucho más finas que las paredes celulares de la corteza. Sin embargo, la endodermis tiene una característica propia que no se observa en los tejidos próximos: la banda de Caspary (Figura 154). Dicha estructura consiste en unos engrosamientos de suberina y/o lignina (Peña, 2011) en las paredes anticlinales (radiales) y transversales de la endodermis, que forman una barrera que impide que las sustancias penetren en el cilindro vascular por vía apoplástica. De este modo la única vía de entrada al cilindro vascular es simplástica, lo que permite a la raíz controlar la entrada de sustancias.

Según la raíz madura, el tejido cortical y la epidermis se desprenden (Figura 153) ante el empuje de los tejidos más internos generados durante el crecimiento secundario.



Figura 153. Detalle de la rotura de la corteza en una raíz de *O. dillenii*, dejando al descubierto los tejidos del cilindro vascular.

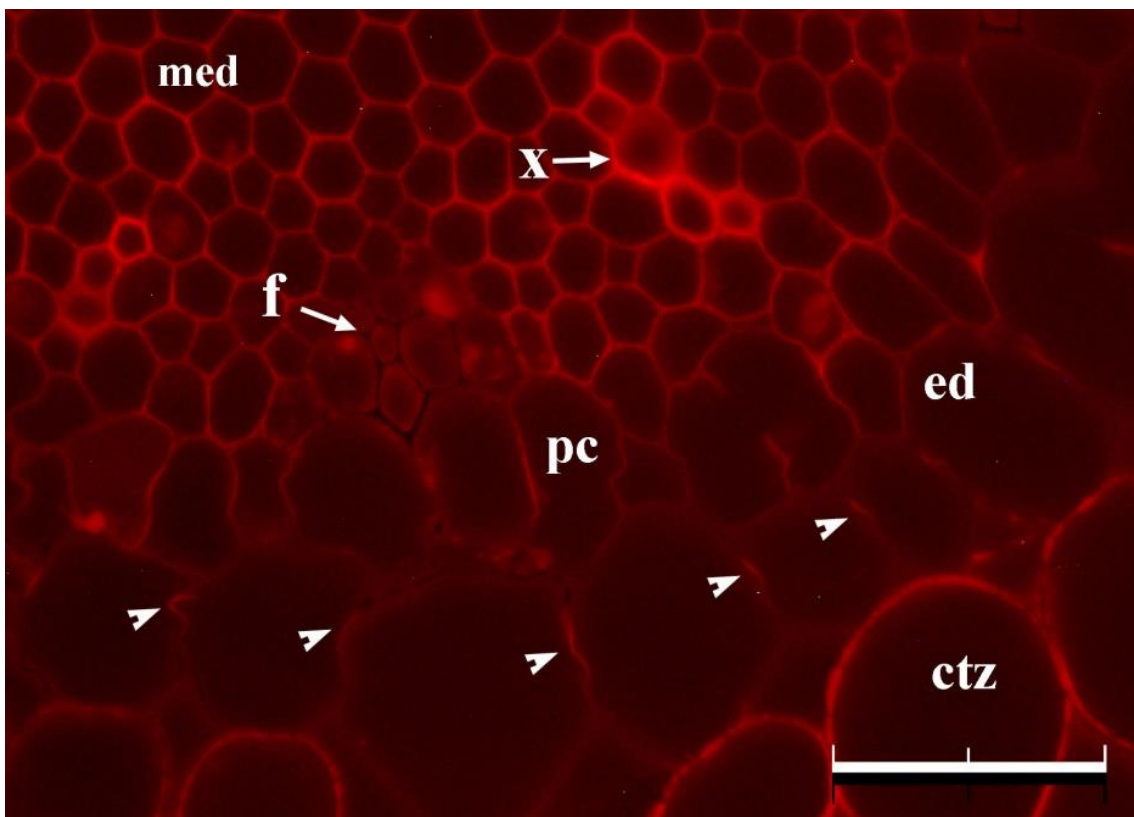


Figura 154. Fotografía de fluorescencia de un corte transversal de una región de un día en una raíz de *O. dillenii*. Se pueden observar iluminados los vasos del el xilema (x), y pequeños puntos en la endodermis (ed), correspondientes a la banda de Caspary (puntas de flecha). También aparecen en la fotografía, la médula (med), el floema (f), el periciclo (pc) y la corteza (ctz). Tinción: berberina – azul de anilina. La barra de escala equivale a 50  $\mu\text{m}$ .

### Peridermis

En la raíz adulta aparece la **peridermis** sustituyendo a la epidermis y corteza. Consiste en tres tipos celulares: felodermis, felema (o súber), y el encargado de generar estos dos, el felógeno.

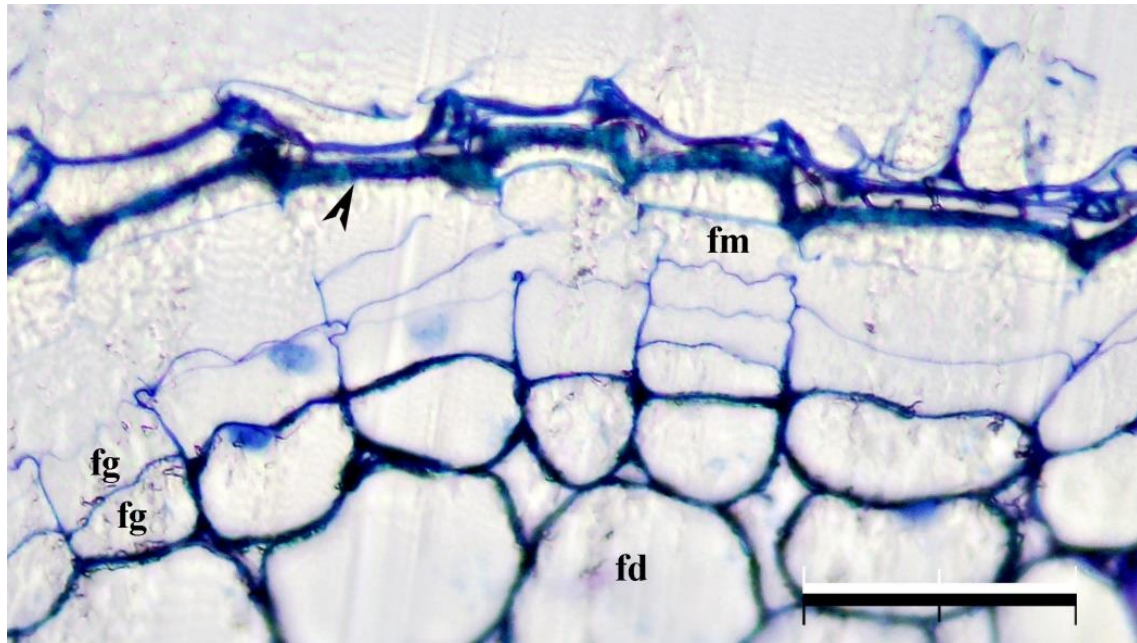


Figura 155. Peridermis de raíz de *O. dillenii* de 30 días. Lo tipos celulares son felodermis (fd), felógeno (fg), y felema (fm). Se observa también un engrosamiento de suberina (punta de flecha) en la pared celular más externa de una de las capas del felema. Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 50  $\mu$ m.

El felógeno (Figura 155) es un meristemo lateral o secundario, formado por desdiferenciación en el periciclo. Su función es generar felodermis hacia el interior de la raíz, y felema o súber hacia el exterior.

La felodermis (Figura 155, Figura 156A y B) consiste en células parenquimáticas vivas, de formas redondeadas y mayor tamaño que las células de los tejidos vasculares a los que rodean externamente. Sus paredes celulares son más gruesas que las del periciclo.

El súber o felema (Figura 156, Figura 155) es la capa más externa de la raíz adulta, una vez se han desprendido la corteza y epidermis. Está formado por células rectangulares, más anchas que altas (vistas en sección transversal de la raíz). Se disponen muy juntas entre sí, sin dar lugar a huecos extracelulares, con una rigurosa ordenación. Sus paredes celulares están impregnadas de suberina y son muy finas y frágiles (por tanto fácilmente quebradizas al realizar cortes histológicos). Sin embargo se han observado en algunas de las capas la existencia de engrosamientos de suberina en sus paredes celulares más externas (Figura 156A, Figura 155). Como ya se comentó en el capítulo de la chumbera común, esta banda muy probablemente tenga funciones

de protección frente a la desecación, impidiendo la pérdida de agua (la suberina es impermeable).

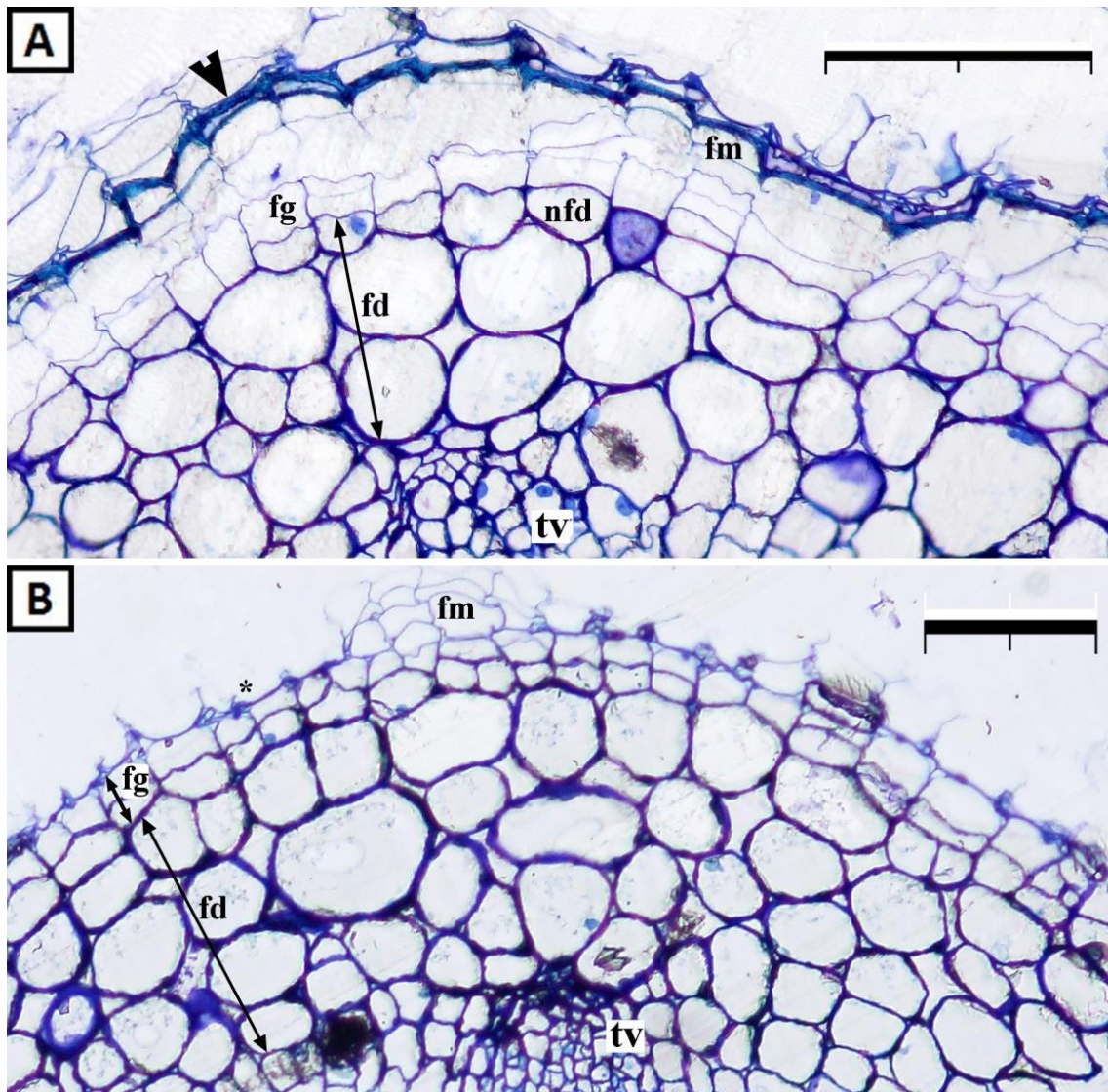


Figura 156. Cortes transversales de la zona externa del cilindro vascular (peridermis) de raíces de chumbera brava. Regiones de la raíz de 30 días (A) y 60 días (B). En ambas imágenes se pueden observar las mismas estructuras. El felógeno (fg), compuesto por dos filas celulares, y hacia el interior varias capas de felodermis (fd). En "A" se aprecian células de felodermis de reciente formación (nfd). Por debajo de la felodermis, se encuentran los tejidos vasculares (tv). Hacia el exterior del felógeno aparece el felema (fm) o súber. Debido a su fragilidad, el felema se encuentra roto (en A) o desaparecido (en B, salvo una pequeña región). En "A" se observa un engrosamiento de suberina de la pared celular externa en una de las capas del súber. / Tinción con azul de toluidina. Las barras de escala equivalen a 100  $\mu\text{m}$ .

### Cilindro vascular

En la zona central de la raíz se encuentra el cilindro vascular o central. En él se sitúan, de fuera a dentro, el periciclo, los tejidos vasculares y la médula.

El periciclo es la región más externa del cilindro vascular en su estado primario (Figura 154, Figura 157), situándose entre la endodermis y los tejidos vasculares. El periciclo está formado por células de parénquima de paredes muy finas y potencial

meristemático. De hecho, son precursoras del cambium interfascicular y del felógeno. Generalmente está formado por una única capa de células; sin embargo, tampoco son raras las zonas con dos capas, en especial (aunque no exclusivamente), en las regiones enfrentadas al xilema.

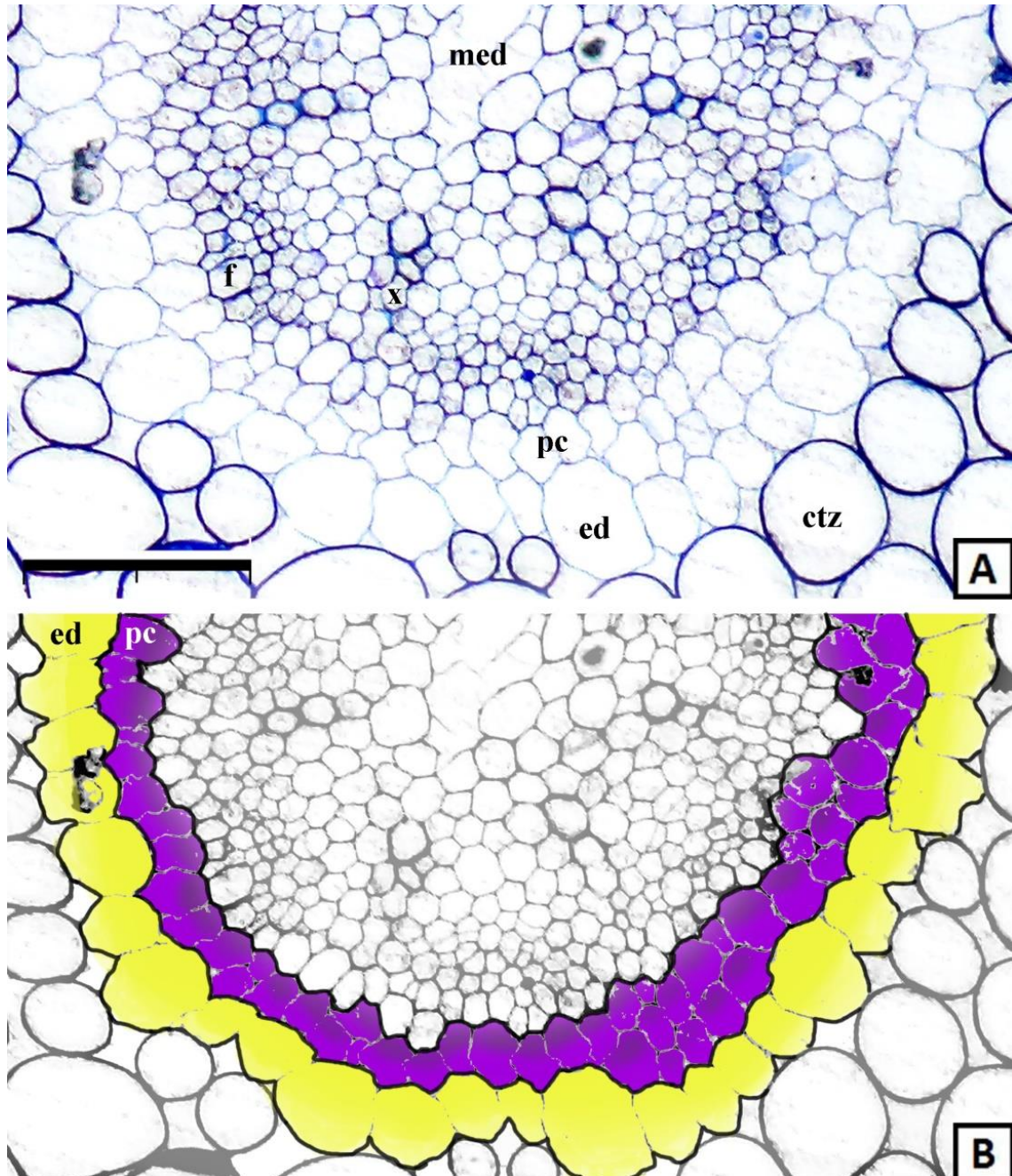


Figura 157. **[A]** Corte transversal de la zona de transición entre el cilindro vascular y la corteza, de una raíz de *O. dillenii* de 3 días de edad. Leyenda: médula (med), haces de floema (f) y xilema (x), periciclo (pc), endodermis (ed, y corteza (ctz). **[B]** Esquema de "A", en el que se destacan las capas del periciclo (pc, de color morado) y la endodermis (ed, color amarillo). / La barra de escala equivale a 100 $\mu$ m.

El tejido vascular consiste en cordones o haces de floema y xilema. Se han observado entre 7 y 9 cordones vasculares por lo que se trata de una raíz poliarca, con



variaciones en el número de cordones dentro de la misma raíz. Generalmente el número de cordones es mayor cuanto más edad tenga la región de la raíz.

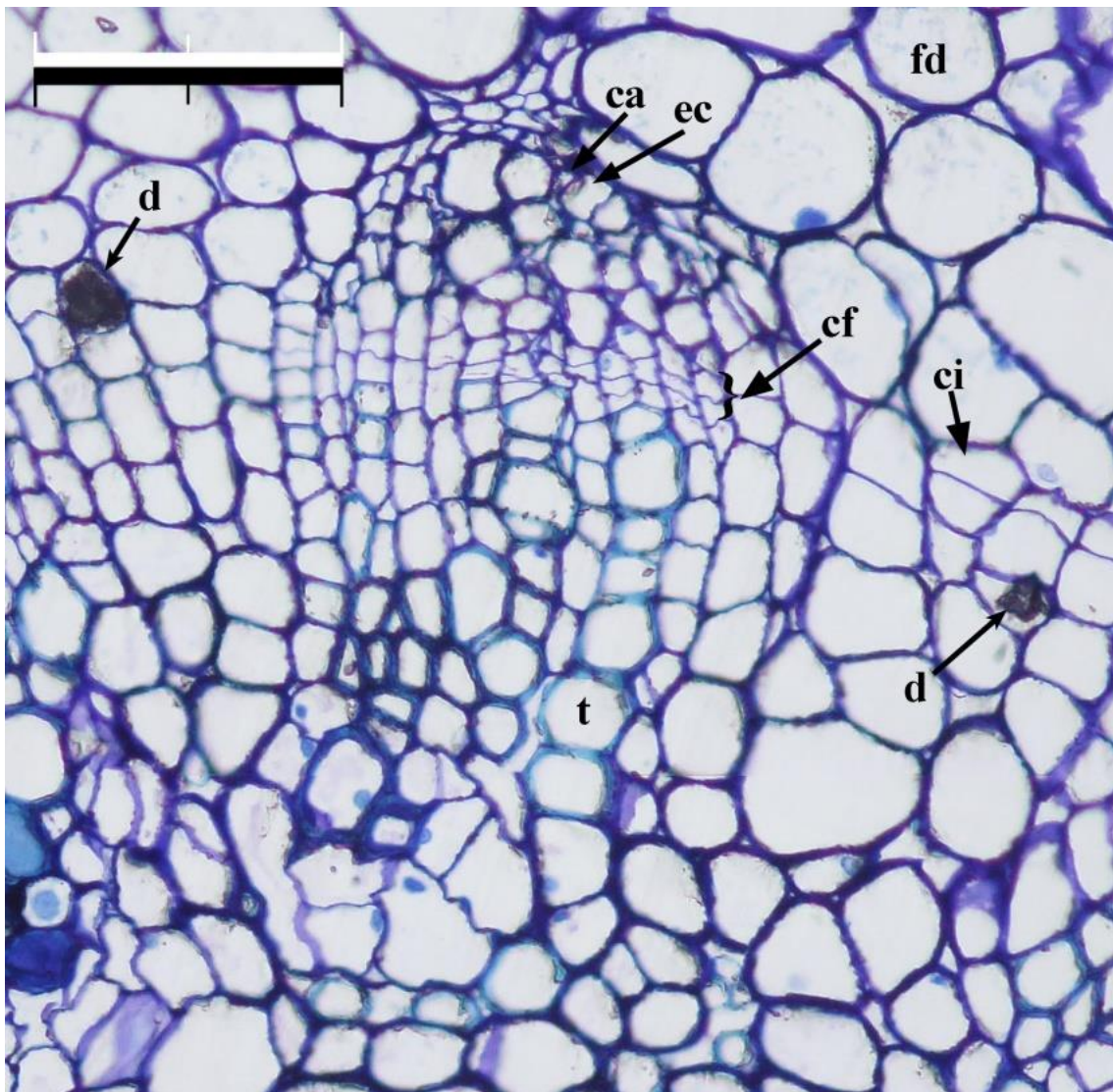


Figura 158. Corte transversal de un cordón de tejido vascular de una raíz de *O. dillenii* de 60 días. La parte superior del cordón está ocupada por el floema, formado por elementos de los tubos cribosos (ec), sus células acompañantes (ca), y alguna célula de parénquima. Más internamente se encuentra el cambium fascicular (cf), y el cambium interfascicular (ci) en los radios de parénquima que flanquean los cordones. Bajo el cambium aparece el xilema, en el que se pueden observar tráqueas (t) y células de parénquima del xilema. Sobre el floema se sitúa la felodermis (fd), y en el parénquima radiomedular encontramos drusas (d). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 100  $\mu\text{m}$ .

El haz de floema está formado por elementos de los tubos cribosos y sus células acompañantes. El haz de xilema por su parte se compone de tráqueas, que forman los vasos leñosos. En la raíz, las tráqueas tienen engrosamientos anulares o helicoidales, a diferencia del tallo, en donde son reticulados. Tanto en el haz de floema como en el de xilema, se pueden encontrar también células de parénquima intercaladas.

Se pueden distinguir tres tipos diferentes de floema y xilema en función de su momento de maduración: proto(floema/xilema), meta(floema/xilema) y

(floema/xilema) secundario. El protofloema y protoxilema, primeros en madurar, tienen unos elementos celulares (elementos de los tubos cribosos y tráqueas, respectivamente) de pequeño tamaño. El metafloema y metaxilema, de maduración posterior, se distinguen por unos elementos de los tubos cribosos y tráqueas de un tamaño superior a los anteriores. El floema y xilema secundario se forman una vez comienza el crecimiento secundario, y sus elementos tienen un tamaño intermedio. Independientemente del tamaño, pueden ser distinguidos por su posición en el tejido. De superficie a profundidad se observa: protofloema, metafloema, floema secundario, xilema secundario, protoxilema y metaxilema.

Entre floema y xilema se sitúa el cambium fascicular. Este lo conforman dos filas de células más anchas que altas (en perspectiva transversal de la raíz) y de paredes celulares finas, especialmente la situada entre ambas filas. El cambium fascicular será el encargado de generar el floema y xilema secundario, hacia el exterior e interior de la raíz, respectivamente. En raíces de una determinada edad, el cambium fascicular continúa a través del parénquima radiomedular (los radios que flanquean los cordones vasculares). Esta región meristemática se denomina cambium interfascicular, se forma a partir del periciclo enfrentado a los polos del xilema, y genera parénquima hacia el interior y el exterior.

En la zona más interna de la raíz se encuentra la médula, que consiste en una masa de células de parénquima entre las cuales apenas se encuentran espacios intercelulares.

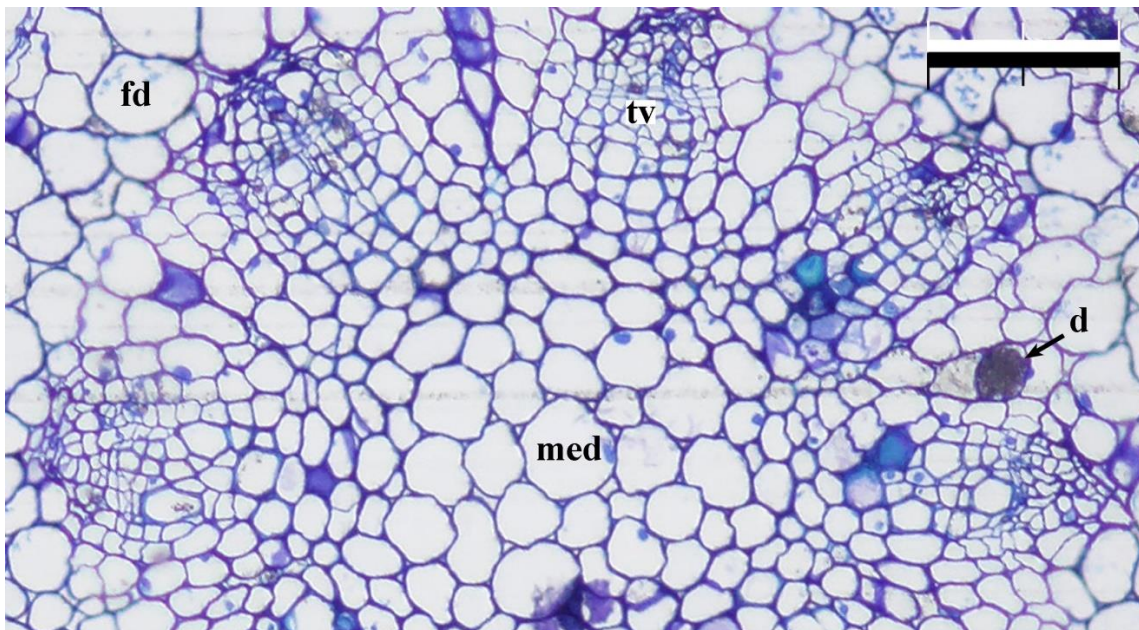


Figura 159. Corte transversal de una región de raíz de 30 días de edad, de *O. dillenii*. De fuera a dentro se observa, la felodermis (fd), cordones de tejido vascular (tv), una drusa (d), y la zona más interna de la raíz, la médula (med). Tinción con azul de toluidina. La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

### Células de mucílago y drusas

En las regiones más maduras de la raíz, a partir de los 30 días de edad, hemos constatado la aparición de drusas, en ocasiones muy abundantes, especialmente en la felodermis y en el parénquima radiomedular (Figura 158 y Figura 159).

Por otra parte, aunque no son muy abundantes, las células de mucílago también se pueden encontrar en la raíz de la chumbera brava. Se sitúan preferentemente entre el parénquima de la médula (Figura 160), en las zonas más centrales de la raíz.

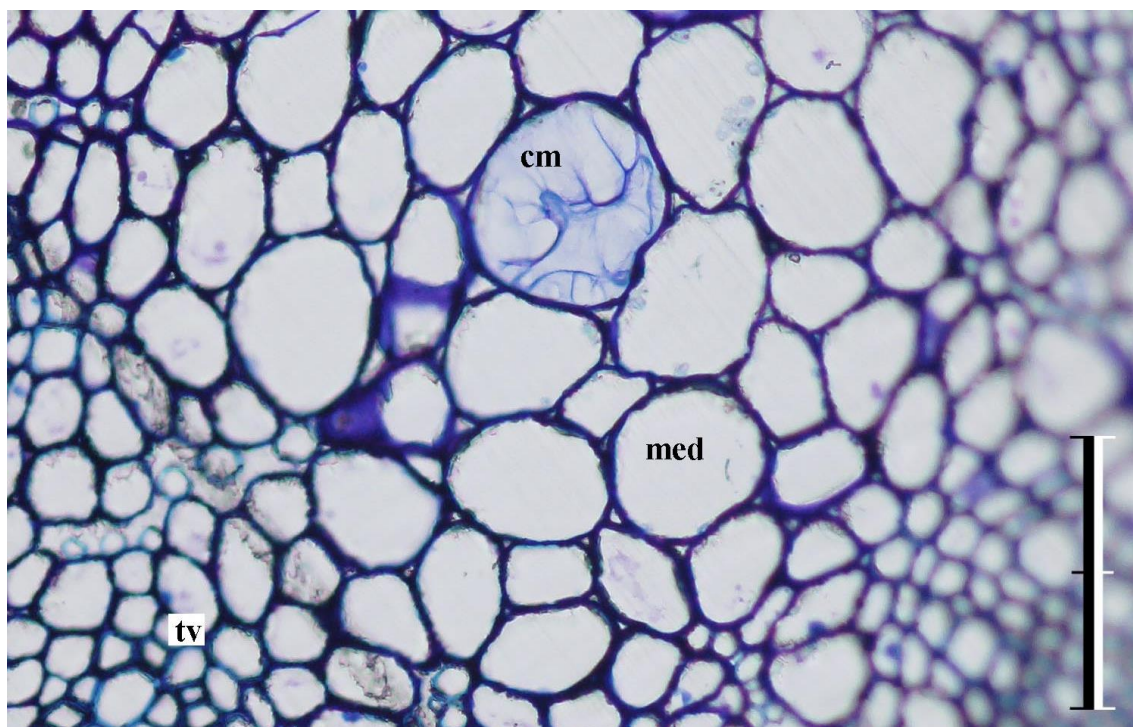


Figura 160. Sección de una zona de 60 días de una raíz de *O. dillenii*. Se observa la existencia de una célula de mucílago (cm) entre las células de parénquima de la médula (med), que a su vez se encuentra rodeada por los tejidos vasculares (tv). La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

### **Crecimiento de la raíz adventicia**

Las raíces adventicias de *O. dillenii* que hemos cultivado han crecido a un ritmo cercano a los 24 mm por día. El ritmo de crecimiento ha sido bastante constante entre los distintos días, aunque se ha observado una muy pequeña disminución con el paso del tiempo. El crecimiento, representado en la figura 161, ha tenido un comportamiento muy similar al de la chumbera común, aunque con una velocidad ligeramente superior.

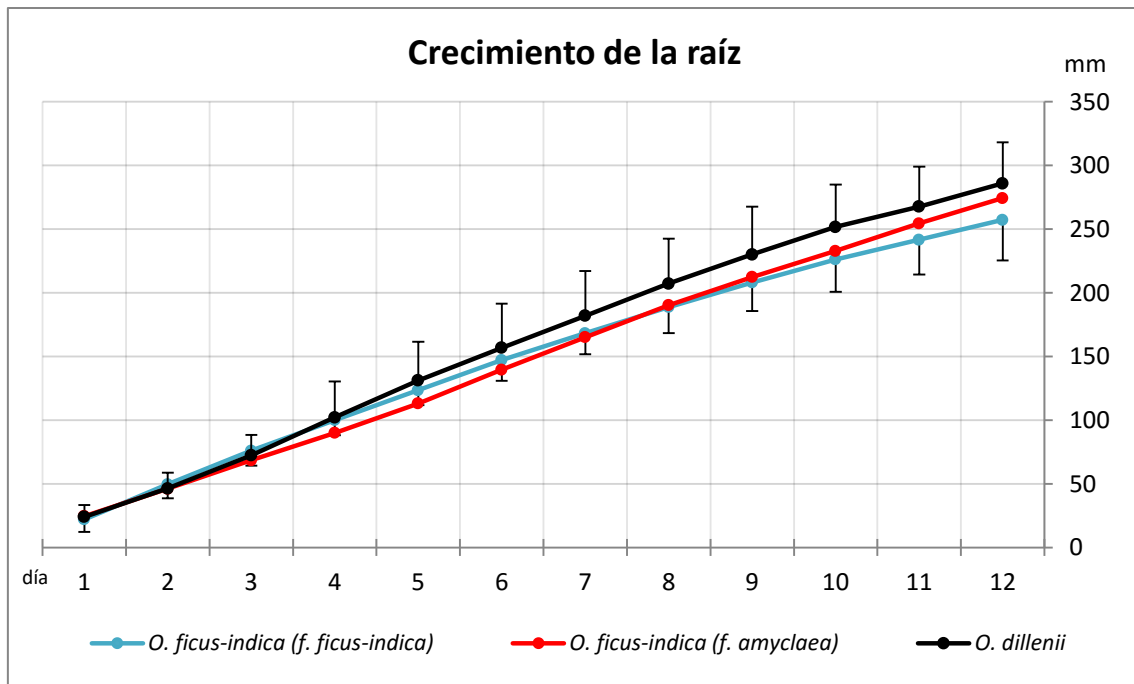
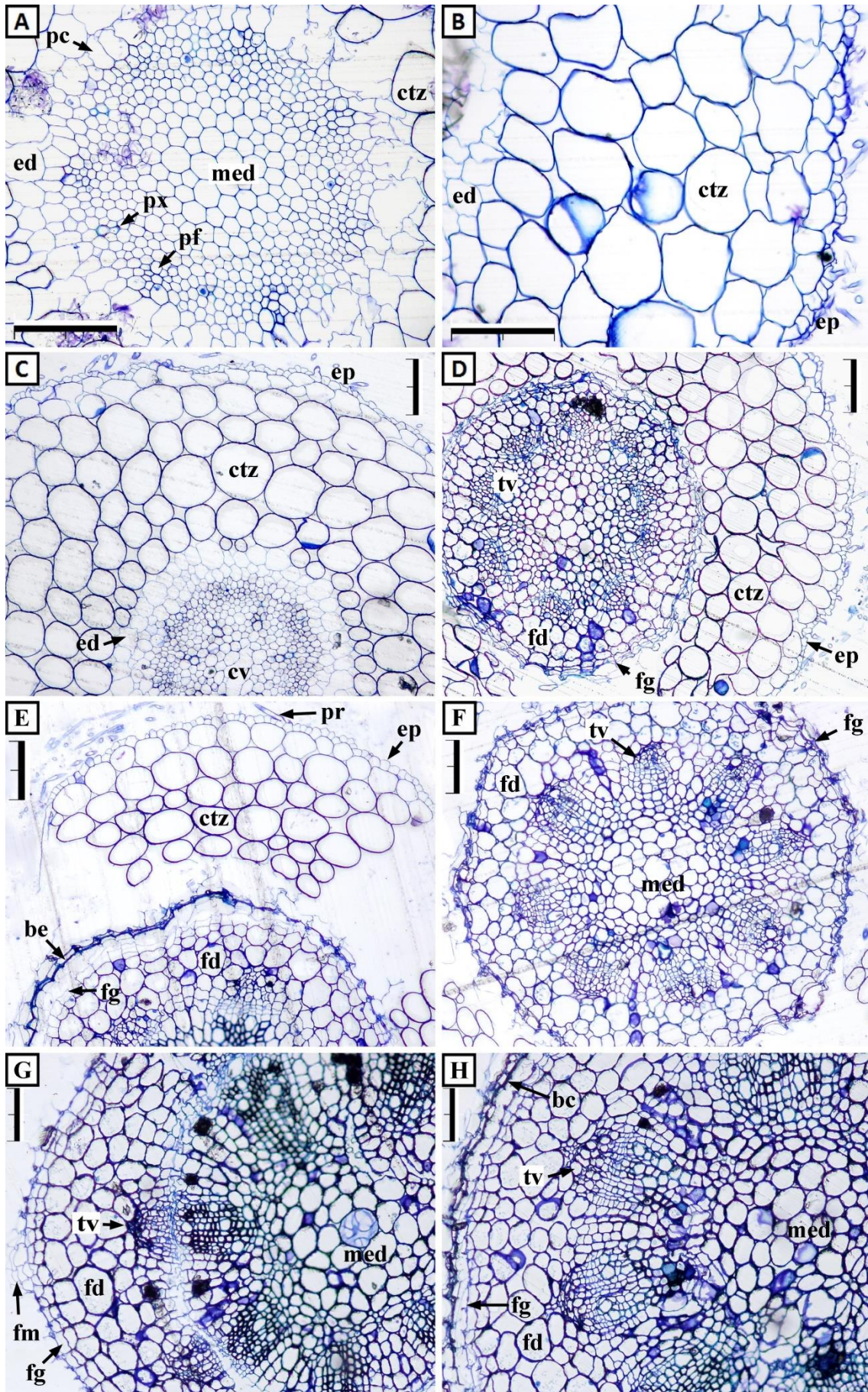


Figura 161. Seguimiento del crecimiento de raíces de *O. ficus-indica* y *O. dillenii* durante sus primeros 12 días. El tamaño de la muestra es de 10 raíces por cada especie y forma.

Desde que se forma, la raíz sufre una serie de transformaciones con el paso del tiempo, hasta obtener su forma adulta, con todos sus tejidos completamente formados. En este apartado tratamos de mostrar dicho proceso, centrándonos en el cilindro vascular, que es la región que sufre la mayor parte de los cambios.

En el primer día de edad de la raíz (Figura 162A, Figura 164A), el cilindro vascular está conformado por células de parénquima, existiendo un gradiente de tamaño entre las células centrales, más grandes, y las situadas en los bordes del cilindro vascular, más pequeñas. Entre estas últimas ya aparecen algunas células parcialmente diferenciadas, en vías de maduración. Algunas de ellas conforman agrupaciones que serán los polos de floema, y entre estas agrupaciones, aparecen de dos a cuatro tráqueas de xilema (Figura 162A, Figura 164A). La maduración de los tejidos vasculares de la raíz es centrípeta o exarca. Esto significa que los tejidos más externos maduran antes que los internos (maduración de fuera hacia dentro). Por esta razón el metafloema (de maduración más tardía), queda situado en posiciones más internas de la raíz que el protofloema (de maduración más temprana). Lo mismo sucede con el meta- y protoxilema.

Figura 162 (siguiente página). Cortes transversales de raíces de *O. dillenii* en diversas etapas de su crecimiento. Las edades de las regiones fotografiadas han sido: un día (A y B), tres días (C), 9 días (D), 30 días (E y F) y 60 días (G y H). Leyendas: Pelo radicular (pr), Epidermis (ep), Corteza (ctz), Endodermis (ed), Banda engrosada de suberina (be), Cilindro vascular (cv), Periciclo (pc), Felema (fm), Felógeno (fg), Felodermis (fd), Tejidos vasculares (tv), Polo de floema (pf), Floema (f), Polo de xilema (px), Xilema (x), Cambium fascicular (cf), Cambium interfascicular (ci), Médula (med). Las barras de escala equivalen a 100µm.



A los tres días de edad (Figura 162C) el proceso de diferenciación y maduración ha avanzado, y los polos de floema son fácilmente distinguibles (Figura 164B). Las células del procambium situadas en la cara interna de los polos de floema sufren una división periclinal, dando lugar a dos filas de células meristemáticas, el cambium fascicular. A partir de este momento, las células de la fila externa comienzan a generar floema hacia el exterior y las células de la fila más interna, xilema hacia el interior de la raíz. Por otra parte, las células de xilema situadas entre los cordones de floema, continúan madurando hacia el interior del cilindro, sin llegar a alcanzar el centro de éste.

A partir de los tres días, las regiones de periciclo situadas sobre el xilema primario sufren una serie de divisiones por las cuales se obtienen dos capas con potencial meristemático: una más externa, que se mantendrá como periciclo, y otra más interna, el cambium interfascicular. De acuerdo con Dubrovsky y Rost (2012) este fenómeno es el común para las plantas dicotiledóneas.

Tras dicho proceso, el periciclo (esta vez en toda su extensión) vuelve a sufrir otra transformación, en la que se desdiferencia y se transforma en felógeno. El felógeno, mediante divisiones periclinales, comienza inmediatamente a producir columnas de felodermis hacia el interior (Figura 163). A su vez, el felógeno experimenta constantemente divisiones anticlinales, que le permiten continuar su actividad según se va alejando del centro de la raíz, y por tanto, ampliando su perímetro.

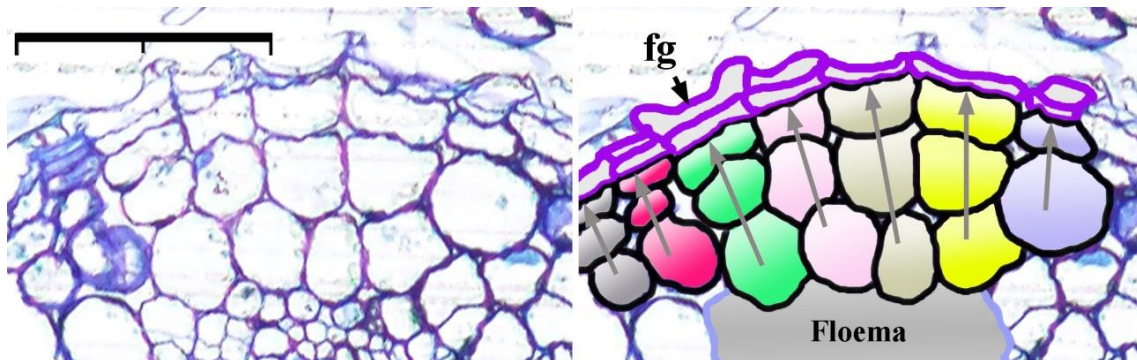


Figura 163. Corte transversal de la región de la felodermis en una raíz de 9 días de edad de *O. dillenii*. A la derecha, un esquema, en el que se han coloreado del mismo color las células de felodermis provenientes de una misma célula de felógeno (fg). La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

En las regiones de periciclo de varios estratos, es la capa más externa la que se transforma en felógeno, mientras que la interna se conserva y engrosa sus paredes celulares, asemejándose a las células de la felodermis. De este modo, en éstas regiones se puede observar que las columnas de felodermis que surgen desde el felógeno sólo coinciden las más cercanas a éste. La capa más interna de felodermis, originaria del periciclo (y no del felógeno), puede no alinearse con la columna celular.

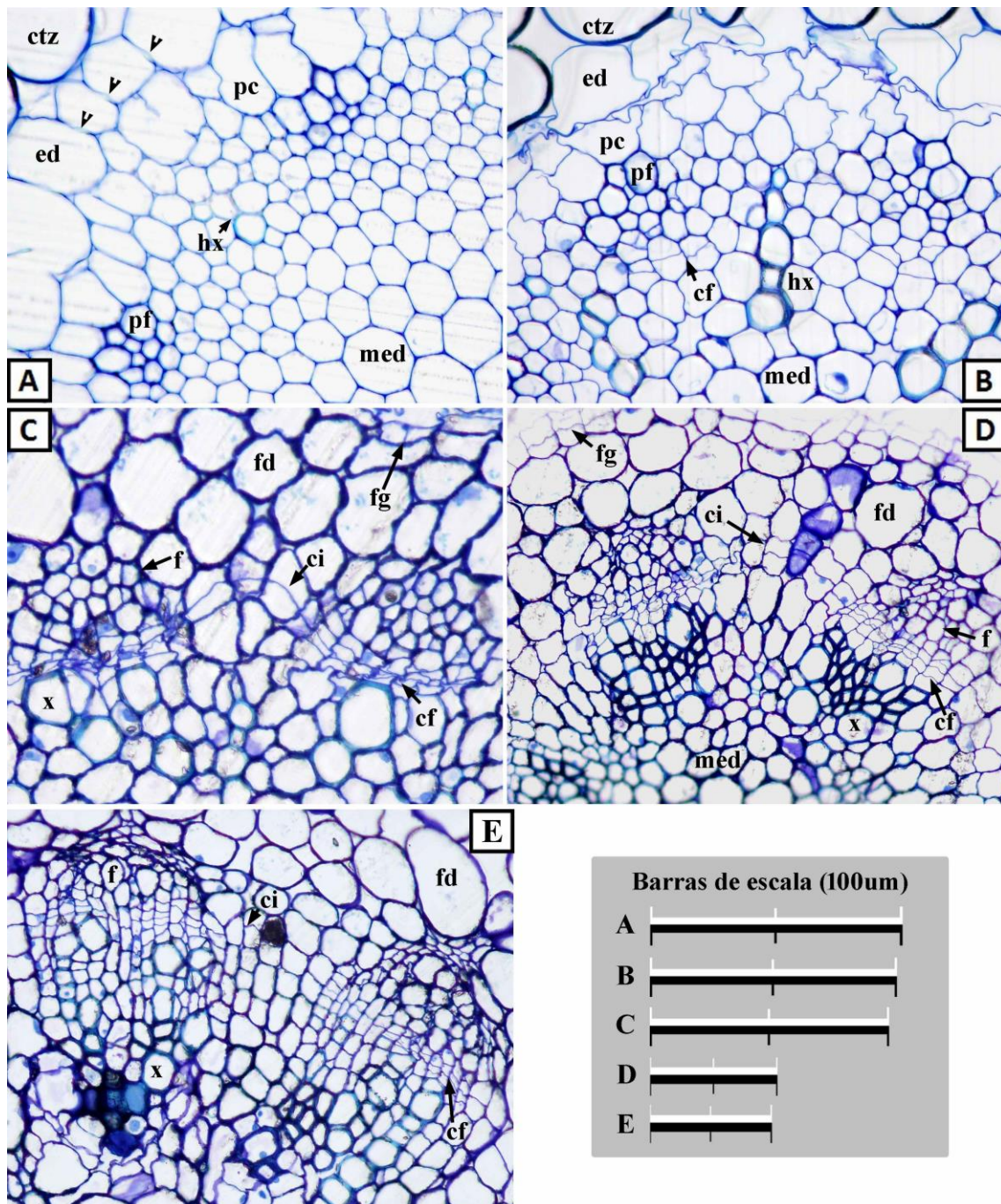


Figura 164. Cortes transversales de tejidos conductores en raíces de *O. dillenii*. En las distintas fotografías se puede observar la evolución de los tejidos con el tiempo. Las edades de las regiones fotografiadas son: un día (A), tres días (B), 9 días (C), 30 días (D), y 60 días (E). Legendas: Corteza (ctz), Endodermis (ed), Banda de Caspary (punta de flecha), Periciclo (pc), Felógeno (fg), Felodermis (fd), Polo de floema (pf), Floema (f), Haz de xilema (hx), Xilema (x), Cambium fascicular (cf), Cambium interfascicular (ci), Médula (med). Tinción con azul de toluidina.

A los nueve días ya existen de dos a tres filas de felodermis entre los cordones vasculares y el felógeno. Este crecimiento genera presiones y, debido a esto, la corteza se comienza a romper (Figura 162D). Por otra parte, a esta edad, ambas regiones del cambium (fascicular e interfascicular) se han unido formando un cambium continuo y ondulado (visto en sección transversal) (Figura 164C), ya que el cambium fascicular se sitúa más internamente.

Sin embargo, al generar el xilema secundario hacia el interior, el cambium fascicular pronto es empujado hacia fuera a una posición cercana a la del interfascicular, de tal modo que, como se observa en la figura 163D, de 30 días de edad, el cambium va adquiriendo una forma circular desde una perspectiva transversal de la raíz. A los 60 días el proceso se ha completado y el cambium es circular (Figura 164G, Figura 164H).

En cuanto la corteza se desprende de la raíz, el felema o súber comienza a expandirse hacia el exterior. De modo que en las regiones de 30 días de edad, donde buena parte de la corteza se ha desprendido ya, comienzan a observarse las primeras capas de súber, de reciente formación. Estas células, de paredes muy finas (impregnadas con suberina), en un principio están vivas, pero con el tiempo maduran y mueren. Como sucede en la chumbera común, en algunas capas de células de súber aparecen unos engrosamientos de suberina (Figura 162E), que previsiblemente tienen una función protectora frente a la desecación.

### ***Formación de raíces laterales: secuencia de formación y tiempo de emergencia***

La secuencia de formación de RLs en *O. dillenii* es más bien acrópeta (Figura 148). Nuestros resultados sugieren que, una vez que el periciclo de la raíz adquiere la madurez adecuada, inicia PRLs si las condiciones son favorables para ello. Por tanto, una ola de formación de nuevos PRLs se va desplazando desde regiones proximales a otras distales a medida que va creciendo la raíz madre. En algunas raíces, hemos apreciado una deceleración considerable del crecimiento al mismo tiempo que una disminución en el tamaño del meristemo apical (Figura 165), lo cual sugiere la posibilidad de que exista un crecimiento determinado en dichas raíces adventicias de *O. dillenii*.

La dinámica del proceso de iniciación de los primordios es tal, que se puede establecer una correlación entre la velocidad de crecimiento de la raíz madre y la distancia al ápice a la que se forman los PRLs más jóvenes. Otros autores han descrito este mismo fenómeno en diversas especies (Sasaki *et al.*, 1984; Pagès *et al.*, 1993; Pellerin y Tabourel, 1995). Correlaciones similares se podrían trazar para cualquier evento de desarrollo que requiera el paso de un periodo concreto antes de suceder. Por ejemplo, se ha comprobado que cuanto mayor es la velocidad de crecimiento de la raíz primaria, más lejos de su ápice se encuentra el nivel de diferenciación de las tráqueas (Rost y Baum, 1988).



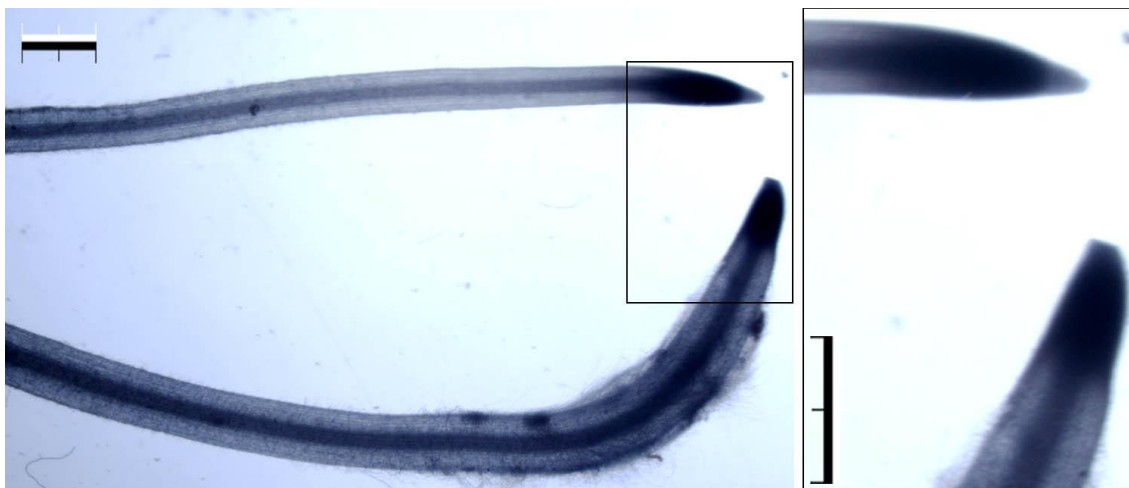


Figura 165. Meristemos apicales de raíces de 12 días de *O. dillenii*. Se puede apreciar claramente cómo en la raíz superior, el meristemo es más alargado (1,25 mm) que en la raíz inferior (0,70 mm), además de mantener la cofia. Las barras de escala equivalen a 1 mm.

En *O. dillenii* se pueden observar ocasionalmente PRLs o RLs más pequeños junto a otros de mayor tamaño (Figura 166). No obstante, con el tiempo todos terminan por emerger, de modo que en nuestros recuentos de RLs emergidas y PRLs en la zona más proximal de raíces de esta especie, encontramos prácticamente un 100% de emergencia. En lo tocante a este respecto, los resultados obtenidos en esta especie resultan bastante diferentes a los observados en *O. ficus-indica*. También resulta diferente el comportamiento con respecto al tiempo que media entre la iniciación y la emergencia de las RLs, que es mucho más corto en *O. dillenii* (Figura 167). No obstante, sigue habiendo una marcada tendencia al incremento de este tiempo de emergencia conforme pasan los días y la raíz madre se va haciendo más larga, teniendo que soportar un número creciente de RLs.

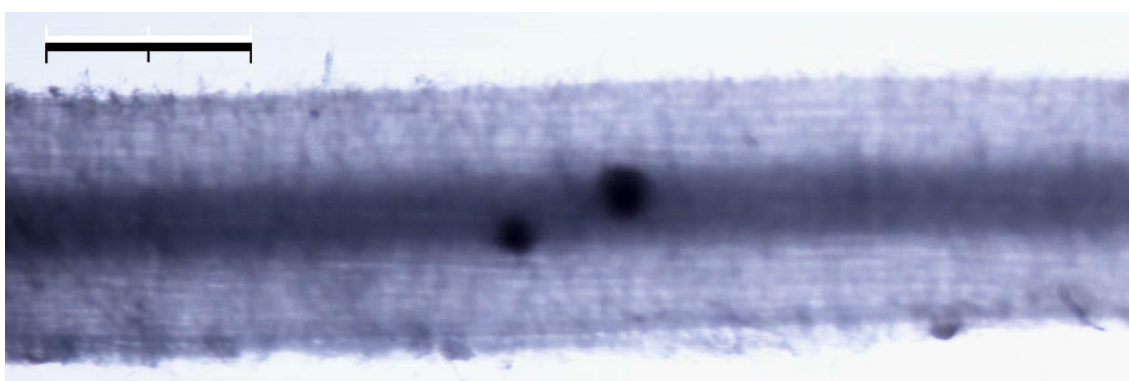


Figura 166. Primordios de raíces laterales en una raíz adventicia de *O. dillenii*. La barra de escala equivale a 1 mm.

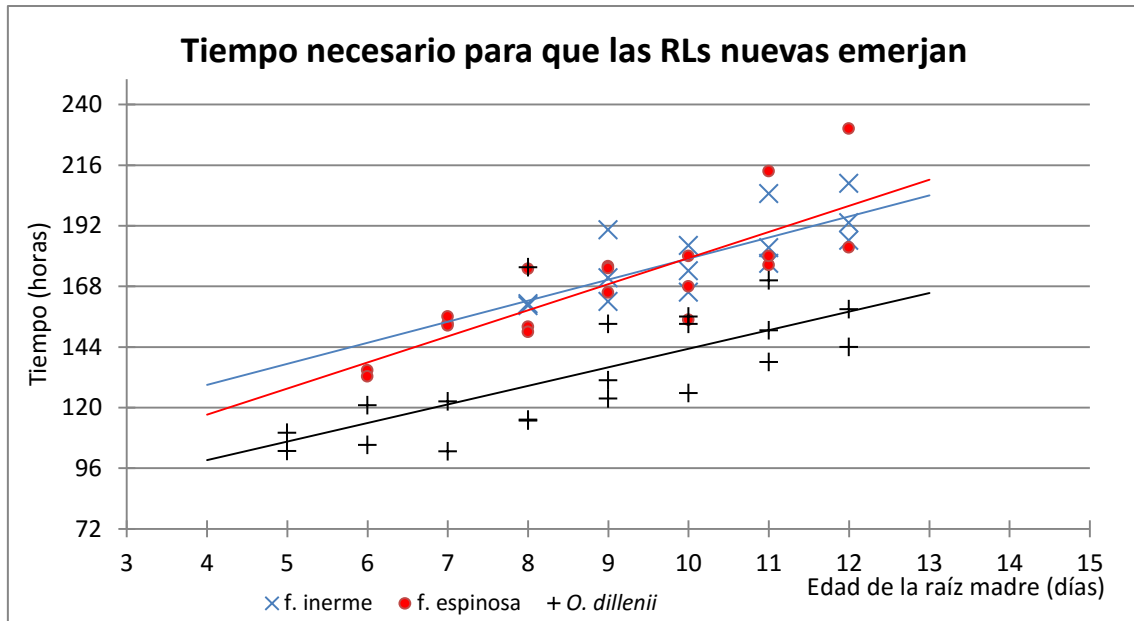


Figura 167. Tiempo que necesita una raíz lateral para emerger (desde el momento en que se forma la región de la raíz madre en la que se encuentra dicha RL), en función de la edad total de la raíz madre.

### Formación de raíces laterales: densidad

La densidad de PRLs y RLs a lo largo de la raíz adventicia de *O. dillenii* ha sido  $3,4 \pm 0,9$  PRLs y RLs/cm. Sin embargo, la distribución no es homogénea a lo largo de la raíz madre (Figura 168), siendo más frecuentes en la parte proximal (segmentos A y B) que en la distal (segmentos C y D). Este fenómeno también se produce en *O. ficus-indica*, y las mismas explicaciones que se han dado para dicha especie son aplicables para la chumbera brava.

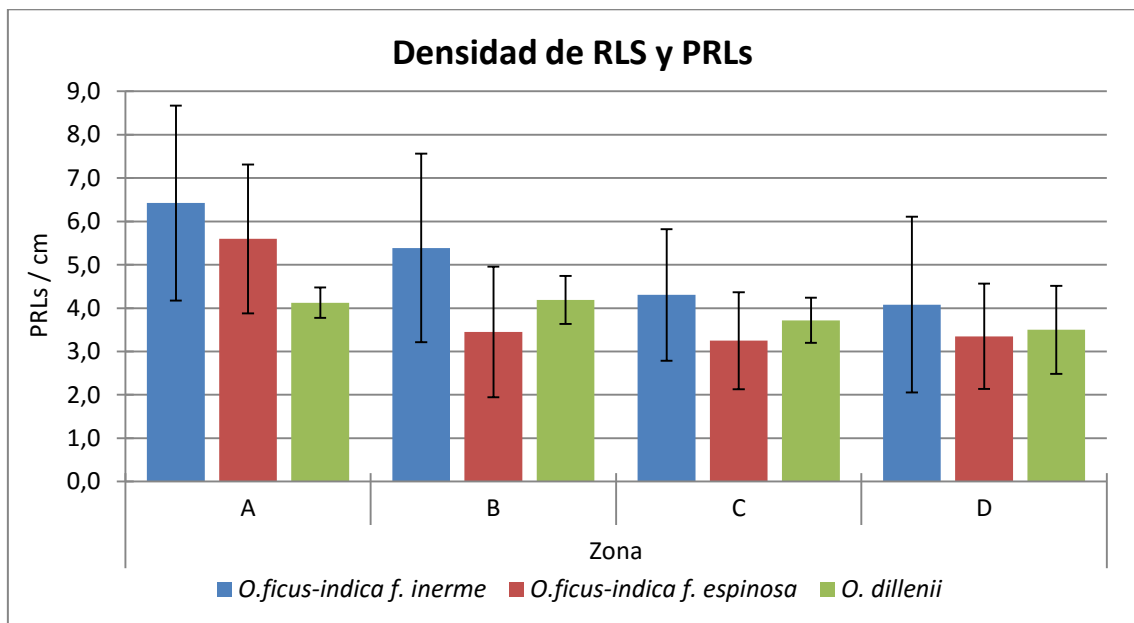


Figura 168. Densidad de raíces laterales y primordios de raíces laterales en distintas raíces de 12 días de edad, de *O. dillenii* y de *O. ficus-indica* en sus formas inerme y espinosa. Las densidades están agrupadas por zonas, de más basal (región A, formada a partir del 3<sup>er</sup> día de la raíz madre) más apical (región D). El tamaño de la muestra ha sido 10 raíces por forma y especie.

Al comparar las dos formas de *O. ficus-indica* con *O. dillenii*, hemos podido comprobar que la densidad básica de laterales sobre las raíces de las distintas chumberas resulta ser una variable diferente con la especie y, por consiguiente, de posible utilidad taxonómica. En la bibliografía revisada por nosotros, se ha estudiado la taxonomía de *Opuntia* desde diferentes puntos de vista, desde la biología molecular y genética (Labra *et al.*, 2003), hasta los rasgos morfológicos de la parte aérea de la planta (Britton y Rose, 1919). Sin embargo, apenas se han empleado comparativas de los rasgos de la raíz para tales estudios, previsiblemente por ser la estructura menos conocida e investigada en éste género (Dubrovsky y North, 2002).

### ***Formación de raíces laterales: histología de la iniciación y el desarrollo***

La secuencia de eventos que conducen a la iniciación y el desarrollo de los PRLs de *O. dillenii* es similar a la que ocurre en *O. ficus-indica*, y comprende una serie de fases que esquemáticamente se podrían resumir en las siguientes:

- a) Acercamiento de los núcleos de dos células del periciclo vecinas (células fundadoras).
- b) Divisiones asimétricas confluyentes y casi simultáneas, con las células cortas localizadas en la parte más central del PRL.
- c) Extensión del mismo fenómeno a columnas vecinas del periciclo.
- d) Expansión celular, cambio en la polaridad del crecimiento y primeras divisiones periclinales en las células cortas del periciclo localizadas en el centro del PRL.
- e) Cambios más o menos intensos y rápidos en las células de la endodermis y corteza que recubren al PRL.
- f) Organización del meristemo apical de la nueva RL en desarrollo.
- g) Crecimiento acelerado y emergencia final rompiendo la epidermis de la raíz madre.

Estas etapas están representadas en la figura 169. En la figura 171A se puede observar el resultado de las primeras divisiones asimétricas de un par de células del periciclo fundadoras opuestas a un polo de xilema. La iniciación de los PRLs en la chumbera brava sigue claramente el mismo modelo que en la chumbera común (compárense la Figura 90A y la Figura 170).

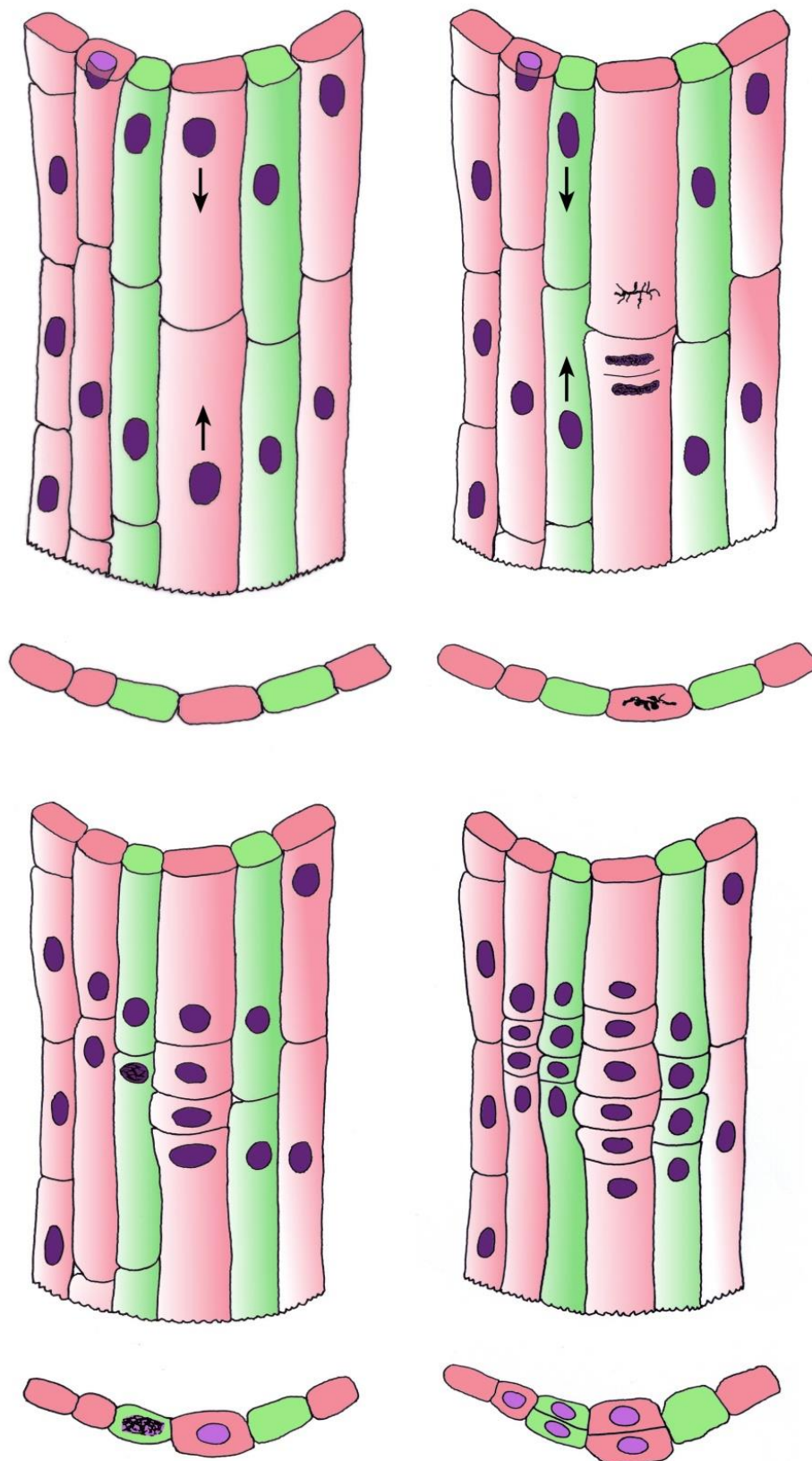


Figura 169. Secuencia de iniciación de un PRL. La figura representa la región del periciclo, en vista longitudinal (y bajo esta se muestra la sección transversal). En rojo están representadas las células de periciclo enfrentadas a xilema y en verde las enfrentadas al floema.

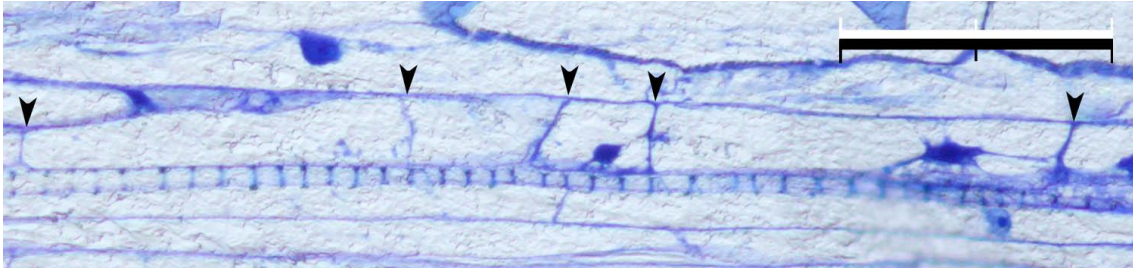


Figura 170. Divisiones asimétricas en el periciclo de una raíz de *O. dillenii*. Se han generado dos células pequeñas, flanqueadas por otras dos más alargadas. Las paredes que las delimitan están señaladas con puntas de flecha. Inmediatamente por debajo del periciclo se aprecia un vaso de xilema. La barra de escala equivale a 100  $\mu$ m.

El hecho de que en dos nuevas especies se haya descrito un patrón de iniciación similar al descrito para *Allium cepa*, *Helianthus anuus*, *Raphanus sativus*, *Daucus carota* y *Zea mays* (Casero *et al.*, 1993; Casero *et al.*, 1995), refuerza la universalidad de dicho modelo de iniciación.

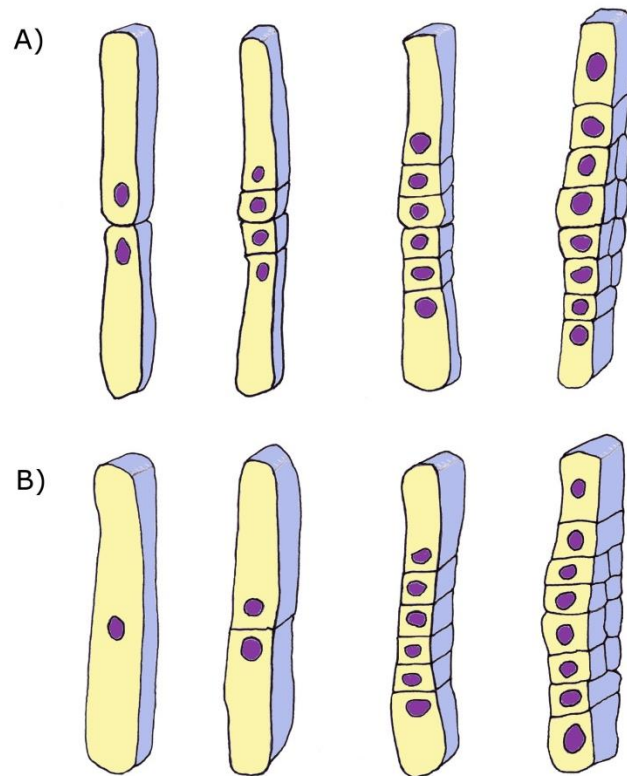


Figura 171. Células de periciclo seccionadas longitudinalmente mostrando las etapas iniciales de la iniciación de raíces laterales partiendo de una (B) o dos (A) células fundadoras. Las caras de color amarillo miran en dirección a regiones externas de la raíz, mientras que las azuladas estarían en contacto con otras células del periciclo. La representación permite distinguir los resultados de las divisiones periclinales en el centro del PRL. *O. dillenii* sigue el modelo bicelular.

En *A. thaliana* se han descrito dos posibles modelos de iniciación: partiendo de dos células fundadoras, como hemos observado nosotros, y partiendo de una sola célula fundadora (Dubrovsky *et al.*, 2001). El modelo unicelular longitudinal se diferencia del habitual en que la primera división de la morfogénesis ocurre en una sola célula fundadora y es de tipo simétrico (Figura 171B). Nosotros no hemos podido

comprobar dicho modelo, aunque tampoco podemos descartar su existencia. Por el momento, la evidencia que le brinda soporte parece aún débil mientras no tenga algún respaldo adicional. Por otra parte, tenemos tener en cuenta que, en muchos procesos de desarrollo, la formación de nuevas estructuras como los estomas y pelos radicales (Geisler *et al.*, 2000; Kim y Dolan, 2011; Yang *et al.*, 2014), la regulación del destino de tipos celulares (Twell *et al.*, 1998; Kamiya *et al.*, 2003; Lukowitz *et al.*, 2004), o la elaboración del eje apical-basal del embrión (Zhang y Laux, 2011), etc. se asocian inevitablemente a divisiones asimétricas. En el modelo unicelular longitudinal, tales divisiones ocurrirían en una segunda fase, tras la primera que sería de tipo simétrico. La posibilidad de generar una misma estructura mediante dos mecanismos “*a priori*” muy diferentes, resulta sin duda fascinante para la Biología del Desarrollo por lo que el tema requiere un estudio detallado.

## El brote floral, la flor y el fruto

Al igual que en el capítulo de la chumbera común, nos hemos centrado en otros aspectos del brote floral distintos a los histológicos, ya que la histología de los brotes florales es semejante a la del tallo.

El brote floral de la chumbera brava tiene un color verde claro, que mantiene hasta que la fruta madura. Una característica de los brotes y frutos es que tienen muy pocas areolas. Por lo general cada fruto tiene entre 6 y 10 areolas (entre 4 y 6 en su extremo, y entre 2 y 4 en el resto de su superficie).

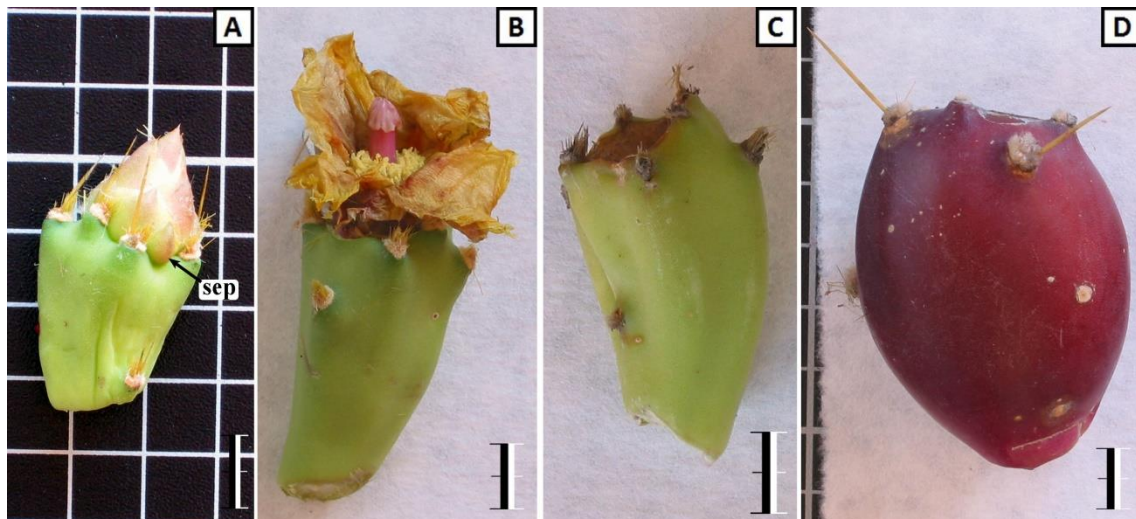


Figura 172. Brotes florales de chumbera brava, ordenados de etapas más tempranas (izda.) a más tardías (dcha.). **[A]** Brote joven, con los pétalos de la futura flor emergidos, pero aún sin abrir. También se aprecia un sépalo (sep). **[B]** Brote florecido. Los pétalos han comenzado a marchitar. Se han retirado varios pétalos para hacer visibles los órganos sexuales. **[C]** Brote tras la floración. Ha perdido las piezas florales, dejando una concavidad en su lugar. **[D]** Fruto completamente formado. / Las barras de escala equivalen a 1 cm.

Desde edades muy tempranas, los brotes florales mantienen las piezas florales estériles a la vista, pero sin abrir (Figura 172A). Con el paso del tiempo, los pétalos acaban abriéndose (Figura 172B), dando lugar a flores de color primeramente rojizo y finalmente amarillo intenso (Figura 173). Los sépalos son escasos, de color verde claro y de menor tamaño que los pétalos. Tras el periodo de polinización, se pierde la mayor parte de las piezas florales, excepto el ovario con las semillas en su interior, encerrado en la porción de tallo que dio origen a la flor. De esta manera, en el extremo apical del brote sólo queda una depresión donde se situaban las piezas perdidas (Figura 172C). Con el paso del tiempo el brote engorda hasta ocupar aproximadamente el doble de su volumen anterior, y adquiere un color rojo bermellón o púrpura (Figura 172D).



Figura 173. Flores de *O. dillenii*, de color amarillo.

El color amarillo de los pétalos y el bermellón o púrpura de los frutos están determinados por la presencia de betaxantinas y betacianinas, respectivamente (Böhm, 2008). Ambos compuestos tienen utilidades colorantes y medicinales (Sáenz *et al.*, 2012; Gandía-Herrero *et al.*, 2013; do Carmo *et al.*, 2015; Esatbeyoglu *et al.*, 2015).

Las flores son hermafroditas, y sus piezas florales fértiles (androceo y gineceo) se disponen de manera similar a lo visto en la chumbera común. El androceo está formado por una gran cantidad de estambres (Figura 174B), que pueblan densamente los alrededores del gineceo, al cual rodean en su totalidad. Por su parte, el gineceo es muy alargado, y el estilo sobresale poderosamente sobre el nivel del androceo (Figura 174A). De tal manera, el estigma se encuentra hasta medio centímetro por encima de las anteras.



Figura 174. Órganos sexuales femenino (A) y masculino (B) de la flor de *O. dillenii*. / Las barras de escala equivalen a 2 mm en A y 1 mm en B.

Los frutos maduros tienen una longitud media de 65 mm, y un grosor medio de 40 mm. Por lo tanto los frutos son de unas dimensiones inferiores a las de los frutos de la chumbera común, que tienen una longitud media entre los 80 y 85 mm, y un grosor entre los 45 y 50 mm. Teniendo en cuenta que los cladodios son también de un tamaño menor en la chumbera brava, resulta lógico que los frutos sean más pequeños, para evitar el colapso del tallo por el peso de los frutos.

Por otra parte, como se ha comentado previamente, el fruto maduro adquiere un intenso color, rojo bermellón o púrpura. Este color, junto con otros rasgos como las dimensiones del fruto, su superficie sin apenas areolas, y las características de éstas últimas (que veremos más adelante), hacen que sea muy sencillo diferenciar entre frutos de una chumbera común y una brava.

Las semillas son de pequeño tamaño, frecuentemente entre los 3 y 6 mm de diámetro, y tienen una forma lenticular. Se han encontrado en grandes números íntimamente ligada a la pulpa de los frutos.

Las pocas areolas que posee el fruto (Figura 175, Figura 177), se concentran principalmente en la zona apical de éste. Sin embargo, al contrario que en los frutos de la chumbera común, no se han observado diferencias entre las areolas apicales y las situadas en otras partes del fruto.



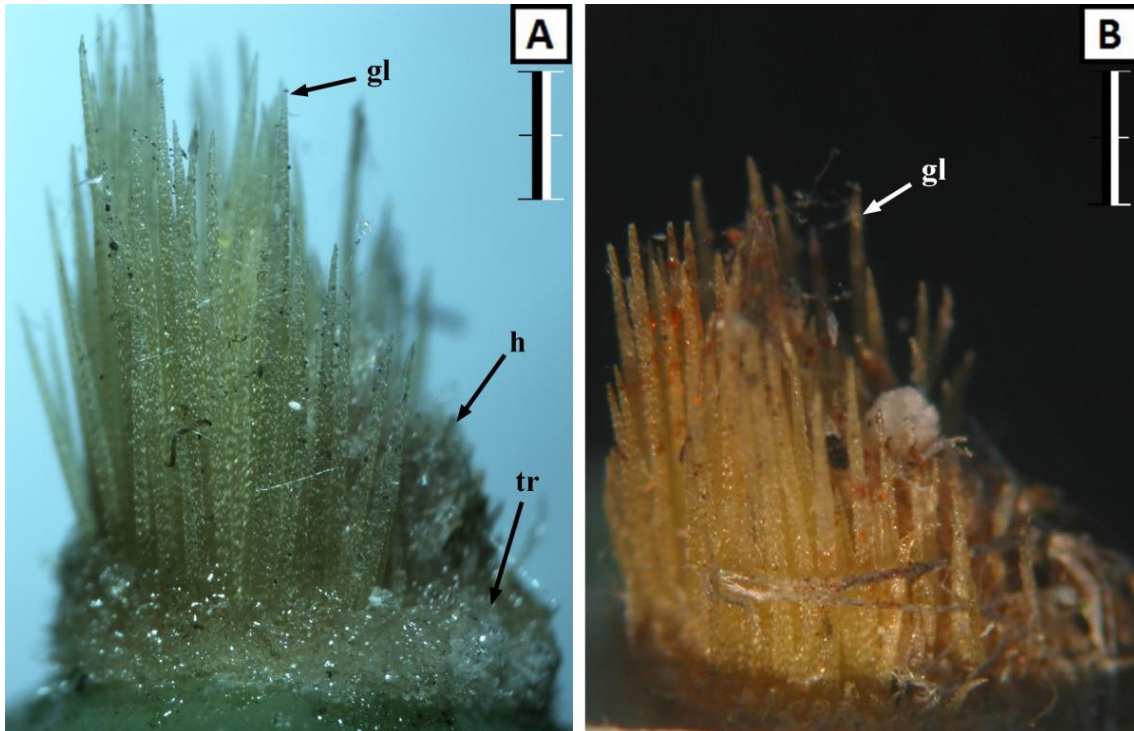


Figura 175. Areolas inermes en frutos de *O. dillenii*. [A] Brote floral joven. Los gloquidios (gl) aún mantienen la coloración verdosa, conserva la hojita (h) y la maraña de tricomas (tr) se mantiene intacta. [B] Fruto maduro. Los gloquidios ya han adquirido un color amarillento, se ha perdido la hoja, y los tricomas sólo se conservan en la parte central de la areola, entre los gloquidios. / Las barras de escala equivalen a 1 mm.

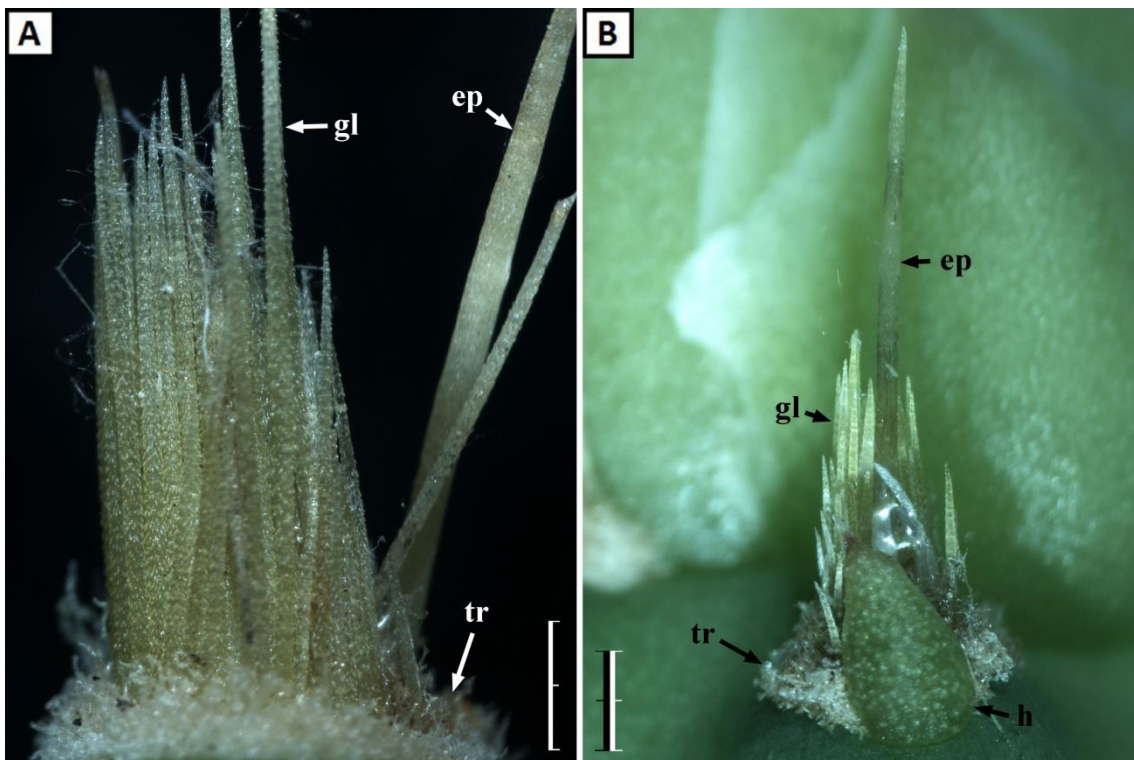


Figura 176. Areolas jóvenes (con espina) en brotes florales de *O. dillenii*. En ellas se aprecian espinas (ep), gloquidios (gl), tricomas (tr) y una hojita (h). Las barras de escala equivalen a 1 mm.

Cuando los brotes florales son jóvenes, sus areolas poseen una pequeña hojita turgente (Figura 176B), y la superficie de la areola está muy densamente poblada por

una maraña espesa de tricomas (Figura 175, Figura 176A y B, Figura 179A). Además poseen una gran cantidad de gloquidios de un tamaño considerable, que al igual que en los tallos, se disponen en forma de media luna, rodeando la parte central de la areola, y con su apertura en la zona que alberga la hoja (Figura 176A, Figura 177A).

Aunque Böhm (2008) afirma que las areolas normalmente no contienen espinas (Figura 175), de acuerdo con nuestras observaciones no son infrecuentes las areolas que portan espina (Figura 176A y B, Figura 177A). Dicha espina es de mayor tamaño a los gloquidios, pero mucho menor que las observadas en el tallo. En raras ocasiones las areolas contienen dos o más espinas (Figura 177B).

Con el paso del tiempo la areola pierde la hoja. Cabe reseñar que al contrario de lo observado por Böhm (2008), los frutos de *O. dillenii* estudiados por nosotros no perdieron sus gloquidios al madurar. Además, parte de la maraña de tricomas que recubría la areola también se pierde. Sólo se mantienen los tricomas que se encuentran en las zonas centrales de la areola (Figura 177A), protegidos por los gloquidios. Estos tricomas centrales adquieren una apariencia reseca y más compacta.

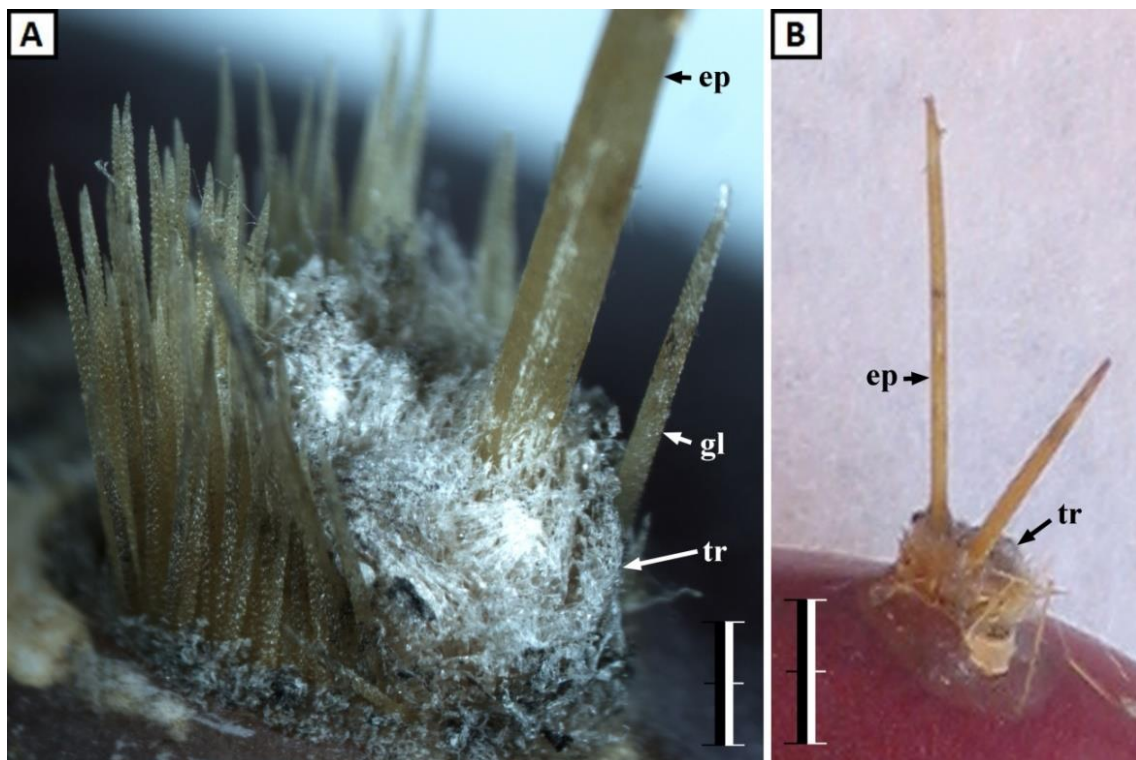


Figura 177. Areolas adultas (con espina) en frutos maduros de *O. dillenii*. En ellas se aprecian espinas (ep), gloquidios (gl) y tricomas (tr). Las barras de escala equivalen a 1 mm en A y 5 mm en B.

Como se ha dicho con anterioridad, las espinas del fruto son de un tamaño menor que las que aparecen en las areolas del tallo. La longitud media de la espina del fruto es de 1 cm, pudiendo medir el doble las de mayor tamaño. En comparación con las espinas de los frutos de la chumbera común, estas espinas son más gruesas y largas. Vistas a través del microscopio electrónico, se aprecia que las espinas están

formadas por células que se solapan en la zona apical (Figura 178), formando barbas que se proyectan hacia el exterior, y que en la zona intermedia se encuentran dispuestas juntas pero sin solaparse, formando un mosaico.

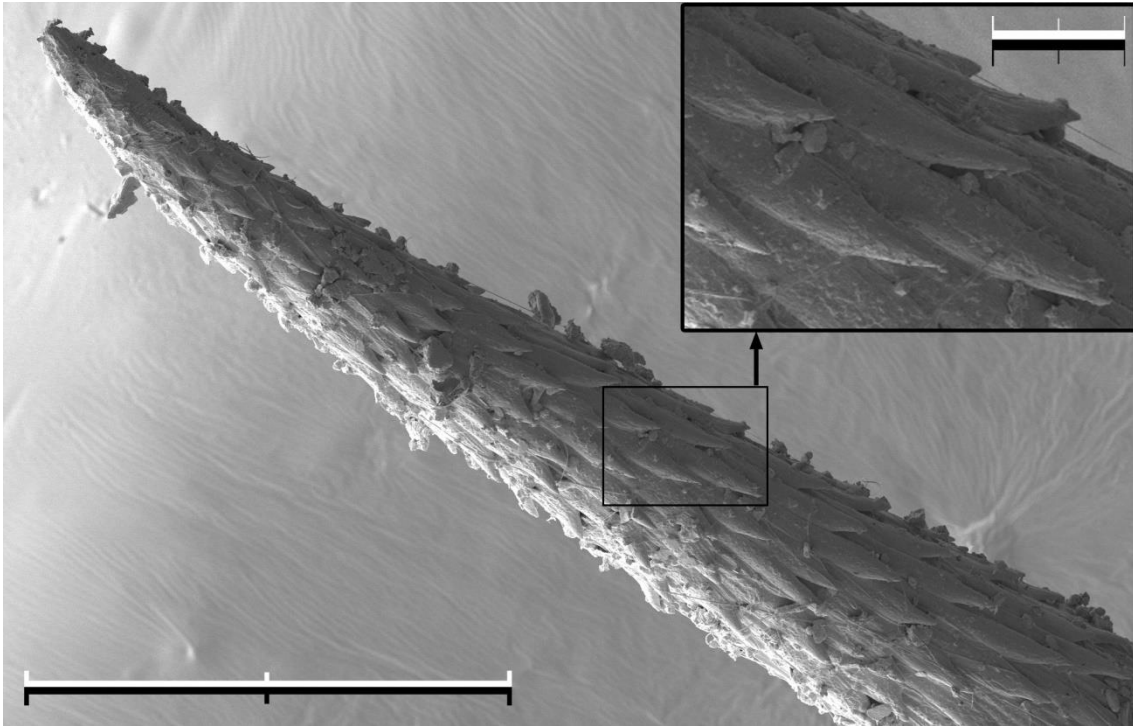


Figura 178. Punta de una espina de un fruto de *O. dillenii* capturada mediante microscopía electrónica. En el recuadro se observa en detalle las barbas que forman su superficie. Las barras de escala equivalen a 300  $\mu\text{m}$  para la fotografía a menos aumentos, y 50  $\mu\text{m}$  para el recuadro.

Los gloquidios del fruto son prácticamente indistinguibles de los del tallo. Tienen grandes dimensiones, lo que les permite ser observados fácilmente sin necesidad de usar la microscopía. Su longitud es cercana a los 4,5 mm, aunque los más largos llegan a medir algo más de 6 mm. Por tanto hay una gran diferencia con los gloquidios del fruto de la chumbera común, que tienen longitudes entre 0,5 y 1 mm, aunque los más alargados pueden medir más de 2 mm.

De igual modo que sucede en el tallo, con el tiempo el gloquidio pasa de tener un color verdoso (Figura 180B) en su juventud, a tener una coloración amarilla similar a la de la espina (Figura 175B).

Mediante microscopía electrónica se ha observado que los gloquidios del fruto (al igual que los del tallo), están recubiertos en toda su superficie por células solapadas entre sí. Es decir, todo el gloquidio está recubierto de barbas puntiagudas apuntando en sentido basal, lo cual le confiere la capacidad de agarrarse con fuerza a cualquier predador que se lo clave al acercarse. La longitud media del gloquidio de *O. dillenii* es de  $34,2 \pm 9,2 \mu\text{m}$ , que comparativamente es superior a los  $20,7 \mu\text{m}$  de la forma espinosa de *O. ficus-indica*, pero similar a los  $31,1 \mu\text{m}$  de la forma inerme.

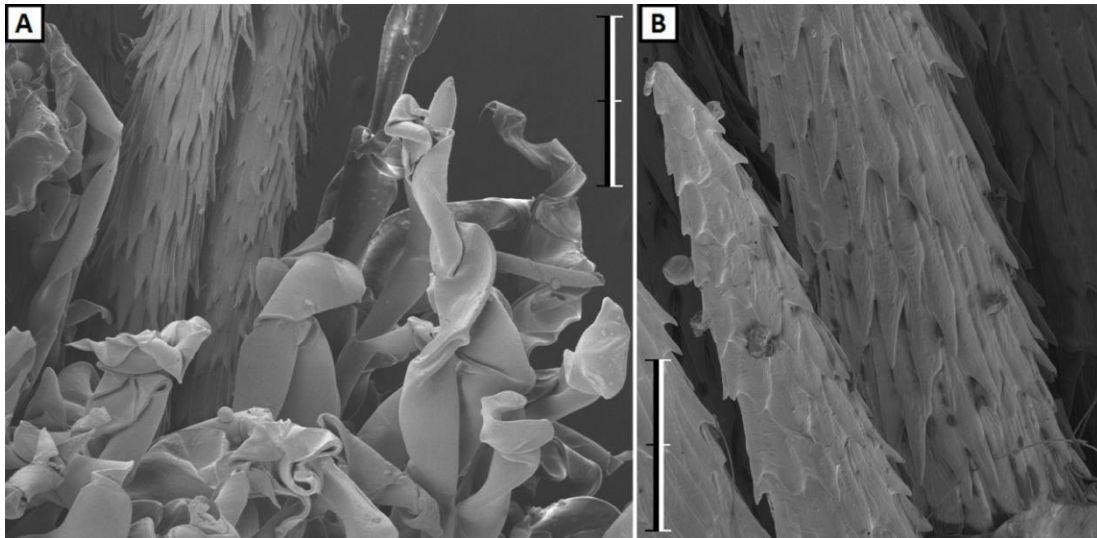


Figura 179. Gloquidios de un fruto de *O. dillenii*. Imagen mediante SEM. En A se aprecian los tricomas que cubren la superficie de la areola. Las barras de escala equivalen a 200  $\mu\text{m}$  en A y 100  $\mu\text{m}$  en B.

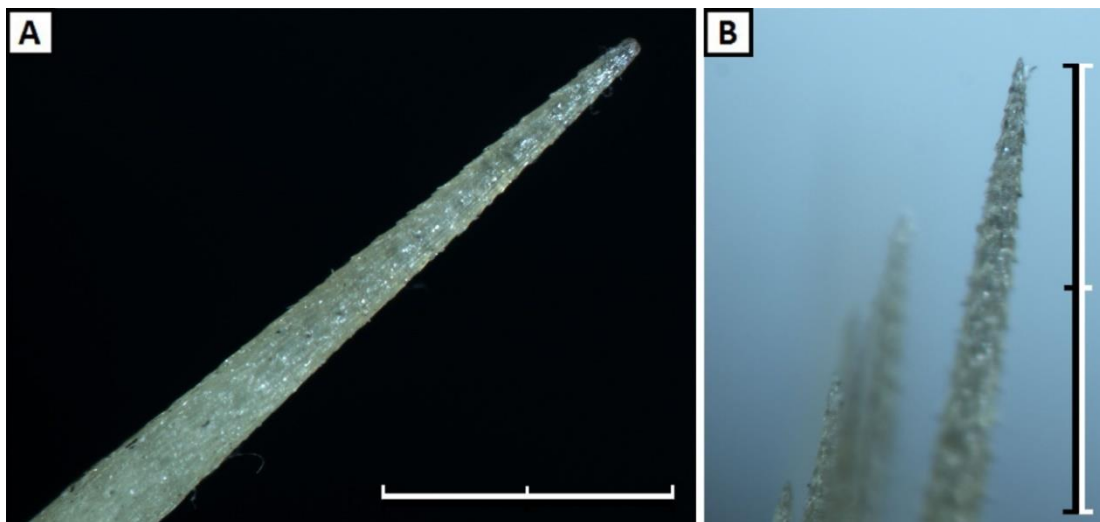


Figura 180. Estereomicroscopía de ápices de espina (A) y gloquidio (B) de un fruto de *O. dillenii*. Las barras de escala equivalen a 1 mm.

## Consideraciones finales

Al contrario de lo que sucedía en el capítulo anterior entre las formas inermes y espinosa de la chumbera común, nadie pone en duda que *O. dillenii* y *O. ficus-indica* son diferentes especies.

Por tanto, en este caso no existe un interés en realizar una comparativa para discernir si las diferencias entre ambas son suficientemente grandes como para que tenga sentido dividir las en dos especies. Sin embargo, sí que creemos que resulta de gran interés comparar esta especie, *O. dillenii*, de la cual apenas se tienen conocimientos en cuanto a su histología, con otra especie cercana y más conocida y estudiada (aunque menos de lo deseable), *O. ficus-indica*.

En la comparativa, realizada con la misma metodología que en el anterior capítulo, hemos considerado como diferentes los rasgos que difieran respecto a las dos formas de la chumbera común. Es decir, en el caso de que el rasgo de *O. dillenii* sea semejante al de alguna de las dos formas de *O. ficus-indica*, será tratado como semejante a ambas, aunque en la tabla también indicamos a cuál de las formas se asemeja.

En cuanto a los resultados, hay que comentar que los distintos elementos histológicos estudiados en la planta brava se han encontrado en las mismas posiciones que en la chumbera común. Por lo tanto, las diferencias se centran en las dimensiones y frecuencia de aparición de los distintos tipos celulares y tejidos, tal como se hizo en el análisis de las dos formas de *O. ficus-indica*.

Sin embargo, en esta comparativa también hay que añadir la existencia de algunos elementos que prácticamente no aparecen en las chumberas comunes, y sí lo hacen en las bravas (recordemos que todos los tejidos y estructuras que aparecían en una forma de *O. ficus-indica*, lo hacían también en la otra).

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Dimensiones y ritmo de crecimiento de la raíz adventicia	Epidermis (grosor)	Muy pequeño
Desarrollo interno de la raíz (estructuras, procesos, tiempos)	Corteza (tamaño celular)	Pequeño
Tejidos vasculares (distribución y dimensiones)	RLs (tiempo para emerger)	Medio
Patrón de iniciación del PRL	RLs (densidad y cantidad)	Muy pequeño

Tabla 60. Semejanzas y diferencias entre las raíces de la chumbera brava y la común (en sus dos formas).

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Estomas (densidad) (semejante a la f. espinosa)	Tamaño de la hoja	Medio
Tejidos vasculares (distribución y dimensiones)	Papilas foliares (presencia)	Muy grande
	Epidermis (grosor)	Medio
	Mesófilo (dimensiones celulares)	Muy pequeño
	Células de mucílago (cantidad)	Muy grande

Tabla 61. Semejanzas y diferencias entre las hojas de la chumbera brava y la común (en sus dos formas).

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Estomas (morfología)	Dimensiones, color y forma del tallo	Muy grande
Colénquima (grosor)	Espinas y gloquidios (tamaño, cantidad y color)	Grande
Drusas (tamaño)	Cutícula (grosor)	Grande
Corteza externa (tamaño celular) (semejante a la f. espinosa)	Epidermis (grosor)	Pequeño
Cámaras subestomáticas (morfología y distribución)	Estomas (densidad)	Medio
Células de mucílago (dimensiones)	Colénquima (paredes celulares)	Pequeño
Corteza interna y médula <sup>4</sup>	Células de mucílago (cantidad)	Grande
Espinas y Gloquidios (morfología superficial)	Canales de mucílago (presencia)	Muy grande
Tejidos vasculares (distribución)	Tejidos vasculares (dimensiones)	Grande
	Engrosamientos del xilema (tipos)	Medio
	Esclerénquima (frecuencia y cantidad)	Muy grande
	Traqueidas de banda ancha (frecuencia)	Muy grande
	Areolas (cantidad y densidad)	Grande

Tabla 62. Semejanzas y diferencias entre los cladodios de la chumbera brava y la común (en sus dos formas).

Semejanzas	Diferencias	(Grado)
Flor (color)	Fruto (dimensiones, peso, color)	Muy grande
Órganos sexuales (características)	Areolas (cantidad)	Muy grande
Espinas y gloquidios (morfología)	Espinas y gloquidios (dimensiones y cantidad)	Grande

Tabla 63. Semejanzas y diferencias entre los brotes florales, flores y frutos de la chumbera brava y la común (en sus dos formas).

Una vez más, las espinas son el rasgo diferencial más fácilmente observable. Pero por las mismas razones que se han expuesto en el capítulo de la chumbera común, no va a ser tenido en cuenta.

<sup>4</sup> La naturaleza de ambos tejidos es irregular (células de tamaños y formas heterogéneas), de modo que se encuentran en esta columna más por ausencia de diferencias que por semejanzas entre sí.

Al contrario de lo que sucede con las dos formas de la chumbera común, en las que sólo las espinas permitían distinguirlas a simple vista, en este caso existen varios factores macroscópicos más que permiten reconocer diferencias. Los cladodios y los frutos tienen unas dimensiones claramente inferiores en la chumbera brava. No sólo eso, sino que esas mismas estructuras tienen unas características (color, cantidad de areolas) distintas: frutos de color rojo bermellón o púrpura de la brava frente a amarillo o rojizo de la común, cladodios de color verde pálido frente a verde intenso, etc.

Pero si nos centramos en los aspectos menos conocidos y estudiados, que son los que no se pueden analizar a simple vista, ya sea por estar enterrados (raíces) o por ser microscópicos (histología), también obtenemos una cantidad notable de diferencias. Quizá los más llamativos sean los relacionados con el mucílago, considerablemente más abundante en la especie brava, en la cual de hecho aparecen con muy alta frecuencia los canales de mucílago, unas estructuras casi apenas observadas por nosotros en la especie común. Prácticamente se puede decir lo mismo de las muy frecuentes y muy abundantes fibras libriformes en los cordones de xilema, que en la especie común comienzan a aparecer en los cladodios de avanzada edad, y en pequeñas cantidades.

Quizá el órgano que menos cambia de una especie a otra es la raíz, que salvo por pequeñas diferencias en las dimensiones de determinados tipos celulares, y por aspectos relacionados con las RLs, son parecidas. Los son tanto a nivel estructural interno, como en cuanto a la velocidad de crecimiento. Esto por otra parte no es demasiado sorprendente, ya que las raíces de los cactus no son muy diferentes entre sí, siendo además su órgano menos especializado (Dubrovsky y North, 2002; Böhm, 2008).





## Bibliografía

**Arévalo J.R., Fernandez-Lugo S., Mellado M. y de la Concepcion T. (2014).** "Experimental management control of *Opuntia dillenii* Haw. and *Agave americana* L. in Teno Rural Park, Canary Islands". *Plant Species Biology*, **30** (2). 137-46.

**Benson L. (1969).** "The cacti of the United States and Canada – New names and nomenclature combinations". *Cactus and Succulent Journal*, **41**. 124-28.

**Berthet P. (1990).** "*Opuntia* Mill." (62-70). En: "*Flora Ibérica*", 2. Castroviejo S. et al. (Eds.). Real Jardín Botánico, CSIC.

**Böhm H. (2008).** "*Opuntia dillenii* - An interesting and promising Cactaceae taxon". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **10**. 148-70.

**Boke N.H. (1944).** "Histogenesis of the leaf and areole in *Opuntia cylindrica*". *American Journal of Botany*, **31** (6). 299-316.

**Boke N.H. (1951).** "Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*". *American Journal of Botany*, **38**. 23-38.

**Boke N.H. (1963).** "Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*". *American Journal of Botany*, **50**. 843-58.

**Boke N.H. (1964).** "The cactus gynoecium: a new interpretation". *American Journal of Botany*, **51**. 598-610.

**Boke N.H. (1966).** "Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeata*". *American Journal of Botany*, **53**. 534-42.

**Britton N.L. y Rose J.N. (1919).** "*The Cactaceae*", Descriptions and illustrations of plants of the cactus family 1. Corporation C. (Ed.). Carnegie Institute. Washington, EE.UU.

**Casero P.J., Casimiro I., Rodríguez-Gallardo L., Martín-Partido G. y Lloret P.G. (1993).** "Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in adventitious roots of *Allium cepa*". *Protoplasma*, **176** (3-4). 138-44.

**Casero P.J., Casimiro I. y Lloret P.G. (1995).** "Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, and *Daucus carota*". *Protoplasma*, **188** (1-2). 49-58.

**Cernusak L.A., Aranda J., Marshall J.D. y Winter K. (2007a).** "Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species". *New Phytologist*, **173** (2). 294-305.

**Cernusak L.A., Winter K., Aranda J., Turner B.L. y Marshall J.D. (2007b).** "Transpiration efficiency of a tropical pioneer tree (*Ficus insipida*) in relation to soil fertility". *Journal of Experimental Botany*, **58** (13). 3549-66.

**Cortés F. (1980).** "*Histología vegetal básica*", Blume H. (Ed.). Madrid, España.

**Díaz Medina E.M., Rodríguez Rodríguez E.M. y Díaz Romero C. (2007).** "Chemical characterization of *Opuntia dillenii* and *Opuntia ficus indica* fruits". *Food Chemistry*, **103** (1). 38-45.

**do Carmo C.S., Nunes A.N., Serra A.T., Ferreira-Dias S., Nogueira I. y Duarte M.M. (2015).** "A way to prepare a liposoluble natural pink colourant". *Green Chemistry*, **17** (3). 1510-18.

**Dubrovsky J.G., Rost T.L., Colón-Carmona A. y Doerner P. (2001).** "Early primordium morphogenesis during lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*". *Planta*, **214** (1). 30-36.

**Dubrovsky J.G. y North G.B. (2002).** "Root structure and function" (41-56). En: "*Cacti biology and uses*". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Dubrovsky J.G. y Rost T.L. (2012).** "Percycle". En: "*eLS*". Sons J.W. (Ed.).

**El Kharrassi Y., Mazri M.A., Mabrouk A., Nasser B. y El Mzouri E.H. (2015).** "Flowering and fruiting phenology, and physico-chemical characteristics of 2-year-old plants of six species of *Opuntia* from eight regions of Morocco". *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, **90** (6). 682-88.

**Ellenberg H. (1989).** "*Opuntia dillenii* als problematischer Neophyt im Nordjemen". *Flora*, **182**. 3-12.

**Esatbeyoglu T., Wagner A.E., Schini-Kerth V.B. y Rimbach G. (2015).** "Betanin-A food colorant with biological activity". *Molecular Nutrition & Food Research*, **59** (1). 36-47.

**Fahn A. (1974).** "*Anatomía vegetal*". Ediciones Blume. Madrid.

**Freeman D.B. (1992).** "Prickly pear menace in eastern Australia 1880-1940". *Geographical Review*, **82** (4). 413-29.

**Gandía-Herrero F., Cabanes J., Escribano J., García-Carmona F. y Jiménez-Atienzar M. (2013).** "Encapsulation of the most potent antioxidant betalains in edible matrixes as powders of different colors". *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **61** (18). 4294-302.

**Geisler M., Nadeau J. y Sack F.D. (2000).** "Oriented asymmetric divisions that generate the stomatal spacing pattern in *Arabidopsis* are disrupted by the *too many mouths* mutation". *Plant Cell*, **12** (11). 2075-86.

**Hoffmann J.A., Moran V.C. y Zimermann H.G. (1999).** "Integrated management of *Opuntia stricta* (Howarth, Cactaceae) in South Africa: An enhanced role for two renowned, insect agents". *Afr. Entom. Mem.*, **1**. 15-20.

**Hoffmann J.H., Moran V.C. y Zeller D.A. (1998).** "Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a biological control agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa". *Biological Control*, **12** (1). 20-24.

**Hosking J.R., Sullivan P.R. y Welsby S.M. (1994).** "Biological control of *Opuntia stricta* (Haw) var *stricta* using *Dactylopius opuntiae* (cockerell) in an area of New South Wales, Australia, where *Cactoblastis cactorum* (Berg) is not a successful biological control agent". *Agriculture Ecosystems & Environment*, **48** (3). 241-55.

**Inglese P., Basile F. y Schirra M. (2002).** "Cactus pear fruit production" (163-83). En: "Cacti biology and uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Kamiya N., Itoh J.I., Morikami A., Nagato Y. y Matsuoka M. (2003).** "The SCARECROW gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants". *Plant Journal*, **36** (1). 45-54.

**Kim C.M. y Dolan L. (2011).** "Root hair development involves asymmetric cell division in *Brachypodium distachyon* and symmetric division in *Oryza sativa*". *New Phytologist*, **192** (3). 601-10.

**Kumar A.S., Ganesh M., Peng M.M. y Jang H.T. (2014).** "Phytochemical, antioxidant, antiviral and cytotoxic evaluation of *Opuntia dillenii* flowers". *Bangladesh Journal of Pharmacology*, **9** (3). 351-55.

**Labra A., Grassi F., Bardini M., Imazia S., Guiggi A., Citterso S., Banfia E. y Scorbati S. (2003).** "Relationships in *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker". *International Journal of Plant Sciences*, **165**. 1129-36.

**Lukowitz W., Roeder A., Parmenter D. y Somerville C. (2004).** "A MAPKK kinase gene regulates extra-embryonic cell fate in *Arabidopsis*". *Cell*, **116** (1). 109-19.

**Mauseth J.D. (2004).** "Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae". *Journal of Plant Research*, **117** (1). 69-76.

**Mauseth J.D. (2006).** "Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae". *Annals of Botany*, **98** (5). 901-26.

**Padrón B., Nogales M., Traveset A., Vilà M., Martínez-Abraín A., Padilla D.P. y Marrero P. (2011).** "Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands". *Biological Invasions*, **13** (4). 831-44.

**Pagès L., Kervella J. y Chadoeuf J. (1993).** "Development of the root system of young peach trees (*Prunus persica* L Batsch). A morphometrical analysis". *Annals of Botany*, **71** (4). 369-75.

**Pellerin S. y Tabourel F. (1995).** "Length of the apical unbranched zone of maize axile roots. Its relationship to root elongation rate". *Environmental and Experimental Botany*, **35** (2). 193-200.

**Peña J.R.A. (2011).** "Manual de histología vegetal". Mundi-Prensa. Madrid.

**Pimienta-Barrios E. (1994).** "Prickly pear (*Opuntia* spp.): A valuable fruit crop for the semi-arid lands of Mexico". *Journal of Arid Environments*, **28** (1). 1-11.

**Prabhakar M. (2004).** "Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata". *Acta Botanica Sinica*, **46** (2). 242-52.

**Ratnaweera P.B., de Silva E.D., Williams D.E. y Andersen R.J. (2015).** "Antimicrobial activities of endophytic fungi obtained from the arid zone invasive plant *Opuntia dillenii* and the isolation of equisetin, from endophytic *Fusarium* sp". *Bmc Complementary and Alternative Medicine*, **15**.

**Rost T.L. y Baum S. (1988).** "On the correlation of primary root length, meristem size and protoxylem tracheary element position in pea seedlings". *American Journal of Botany*, **75** (3). 414-24.

**Sáenz C., Cancino B. y Robert P. (2012).** "Red betalains from *Opuntia* spp.: Natural colorants with potential applications in foods". *Israel Journal of Plant Sciences*, **60** (3). 291-99.

**Sasaki O., Yamazaki K. y Kawata S.I. (1984).** "The development of lateral root primordia in rice plants". *Japanese Journal of Crop Science*, **53** (2). 169-75.

**Scheinvar L. (1995).** "Taxonomy of utilized opuntias" (1-12). **En:** "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", *FAO Plant Production and Protection Paper 132*. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Shi H., Chen K., Ren S. y Wang X. (2004).** "Development of *Opuntia dillenii* Haw. beer [En chino con resumen en inglés]". *Food Science and Technology / Zhongguo Shipin*, **2**. 79-81.

**Silva H., Acevedo E. y Silva P. (2001).** "Anatomía del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural*, **74** (2). 341-51.

**Taiz L. y Zeiger E. (1991).** "Plant physiology". Benjamin/Communings Publishing Company.

**Twell D., Park S.K. y Lalanne E. (1998).** "Asymmetric division and cell-fate determination in developing pollen". *Trends in Plant Science*, **3** (8). 305-10.

**Winter K., Aranda J. y Holtum J.A.M. (2005).** "Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism". *Functional Plant Biology*, **32** (5). 381-88.

**Yang K., Jiang M. y Le J. (2014).** "A new loss-of-function allele 28y reveals a role of ARGONAUTE1 in limiting asymmetric division of stomatal lineage ground cell". *Journal of Integrative Plant Biology*, **56**. 539-49.

**Zhang Z.J. y Laux T. (2011).** "The asymmetric division of the *Arabidopsis* zygote: from cell polarity to an embryo axis". *Sexual Plant Reproduction*, **24** (2). 161-69.



## Capítulo 4:

---

Aprovechamientos y  
productividad de la chumbera común  
(*Opuntia ficus-indica*)





## Introducción

En la actualidad se está desarrollando un interés creciente por la chumbera, y muestra de ello es que la superficie empleada para su cultivo aumenta año a año en todo el mundo. Su explotación se ha probado muy beneficiosa, debido a su alta productividad frutícola. El higo chumbo tiene además unas cualidades muy apreciadas por el consumidor. A esto hay que añadir que es posible sacar provechos alternativos de esta planta, como veremos más adelante.

Por estas razones resulta de un gran interés conocer la productividad y el comportamiento de la chumbera común en las condiciones presentes en la Península Ibérica, y más concretamente en la región extremeña. Analizando estos aspectos, podremos discernir si su explotación en esta región es viable (y aconsejable). De tal modo, este último capítulo del presente estudio va a tener un carácter más práctico.

Es importante resaltar que este capítulo se centra en la explotación de la chumbera común, dejando de lado la chumbera brava. Esto se debe a que tanto el catálogo de especies exóticas invasoras, como la literatura científica existente sobre dicha especie indican que es una especie peligrosa para el entorno, que de ninguna manera debería ser cultivada en nuestro territorio. Esta además está corroborado por los resultados obtenidos en los estudios que plasmamos en el quinto capítulo del presente trabajo. Por tanto, no tendría sentido hacer estudios productivos sobre explotaciones comerciales de esta planta que nunca se llevarán a cabo.

Volviendo a la chumbera común, y antes de realizar los análisis pertinentes, creemos oportuno realizar en este apartado introductorio, una recopilación con información de interés, respecto a los diversos aprovechamientos que se le pueden dar a esta planta (incluyendo los usos potenciales que están siendo investigados actualmente), y respecto al propio cultivo de esta planta.

## Aprovechamientos

La chumbera común, *O. ficus-indica* (L.) Mill. 1768, tiene un tremendo potencial para ser explotada de diferentes maneras (Inglese *et al.*, 1995), sin embargo, en España apenas se está teniendo en cuenta. En este apartado trataremos de hacer un pequeño resumen de buena parte de los aprovechamientos que se le pueden dar.

## ***Alimentación***

La mayor parte de los frutos y cladodios que se consumen en todo el mundo son al natural, como alimento perecedero. Sin embargo, el consumo en fresco no es el único uso alimentario posible. Mediante distintos procesados, se pueden obtener productos muy diversos e interesantes. En México se producen y consumen gran cantidad y variedad de productos procesados, tanto del nopal como del fruto. Tampoco es extraño encontrar algunos de estos productos procesados en los distintos mercados de otros países. Perú, Brasil, Ecuador, Cuba y EE.UU. en América; Israel en Asia; Italia y Alemania en Europa; Marruecos, Túnez y Sudáfrica en África; y Australia en Oceanía. Es curioso como algunos productos son muy apreciados en un país mientras que en otro son rechazados, en función de los gustos de la población.

### **Frutos frescos**

El fruto de la chumbera es conocido como “higo chumbo” o “higo de indias” en gran parte de España, e “higo pico” y “tuno indio” en Canarias, para el fruto de la chumbera común y brava, respectivamente. En México y muchos países sudamericanos se le denomina “tuna”. Su consumo más frecuente es al natural, sin procesar, y en gran parte del mundo es un alimento muy apreciado, no sólo por ser sabroso, sino por ser un alimento muy sano y nutritivo. Tiene un alto contenido en azúcar (glucosa y fructosa, pero no sacarosa) y una baja acidez. Es rico en sustancias muy beneficiosas para la salud, como potasio, calcio, fósforo y magnesio, mientras que es bajo en sodio. Contiene fenoles, betalaínas, carotenoides, y tiene un contenido de vitamina C mayor que manzanas, peras, uvas y bananas (Sáenz *et al.*, 2006; Yahia y Mondragon-Jacobo, 2011; Chiteva y Wairagu, 2013; Abdel-Hameed *et al.*, 2014).

Su explotación puede resultar bastante lucrativa. Para muchas familias sin posibilidades, resulta un recurso económico fundamental. Como una aproximación, un vallado de chumbera común de un kilómetro de longitud y dos metros de anchura, proporciona sustento a una media de 7 familias durante los meses de verano (desde julio a octubre) y ello aprovechando sólo el lado externo del vallado. De modo aproximado, los frutos tienen un precio medio de 0,5 euros por kilo en origen, llegando a 4-6 €/kg en destino, según regiones, temporadas y establecimiento. Los precios más bajos se tienen en verano, mientras que los más altos se obtienen durante las fiestas navideñas.

### Cladodios frescos

Las pencas jóvenes y tiernas se pueden consumir al natural como cualquier verdura. Además, se pueden emplear en muchos platos, en ensaladas, guisos, postres, sopas, bebidas, tentempiés y salsas. Las pencas son muy sabrosas, según sus consumidores. Además es un alimento sano, ya que es fuente de calcio (Contreras-Padilla *et al.*, 2011) y de antioxidantes como la vitamina C y los polifenoles (Avila-Nava *et al.*, 2014). En México, lugar donde su consumo es elevado, se les denomina “nopalitos”. También se consume en otros países americanos, como Cuba y Perú, o africanos, como Túnez y Marruecos. En estos últimos se están procesando las pencas jóvenes, destegumentadas y cortadas a tiras para envasarlas, a modo de judías verdes. Israel se ha sumado también a este mercado, consumiendo y exportando más de mil toneladas anuales de nopalitos. Sin embargo, en la Europa mediterránea es poco consumido y procesado, mientras que en Europa central es considerado un producto gourmet.

### Mermeladas, compotas y geles

Se preparan a partir de la pulpa de los frutos. Es el producto procesado más común para los frutos. El método de hacer las mermeladas es muy sencillo, como cualquier otra mermelada. Simplemente consiste en cocer el fruto en agua con abundante azúcar. En función de la receta hay quien lo cuece con zumo de limón en lugar de agua. Se deja reducir hasta que adquiera la consistencia deseada. Y después se guarda en botes esterilizados para evitar que se estropee con el tiempo. Se pueden obtener productos bastante parecidos al dulce de membrillo o el gel de manzana, frecuentes en los mercados de algunas zonas del mundo. También se han hecho pruebas muy satisfactorias en la preparación de mermeladas y jaleas con cladodios (Tirado, 1986; Badillo, 1987).

### Zumos y néctares

Otro de los usos más frecuentes para los frutos es aprovechar sus jugos, muy ricos en vitamina C. Son también ricos en otras vitaminas, carotenoides, flavonoides y betalaínas (Fernandez-Lopez *et al.*, 2010), por lo que son muy saludables y nutritivos. Aparte de su efecto antioxidante, tiene potencial anticlastogénica en humanos, ya que se ha probado este efecto en ratones (Madrigal-Santillan *et al.*, 2013).

Para consumo casero son muy sencillos de producir. Tan sólo se necesita pelar el fruto y triturarlo con una batidora, y si se desea, filtrar el líquido obtenido. Sin embargo, para la elaboración de zumos para su venta en el mercado, se hace necesario

un tratamiento que evite la aparición de microorganismos indeseados y que a su vez no afecte en gran medida al sabor y aspecto del producto. Para ello se pueden emplear distintos métodos, algunos más efectivos que otros. Recientemente se han probado tratamientos con ultrasonidos, que logra reducir el recuento microbiológico, sin degradar sabor y aspecto, además de mantener el nivel de antioxidantes e incluso mejorarlo (Zafra-Rojas *et al.*, 2013; Cruz-Cansino *et al.*, 2015).

### Edulcorantes

A partir del jugo extraído de higos chumbos se pueden preparar edulcorantes. Se trata de un líquido de color dorado de una densidad y viscosidad similares a los líquidos edulcorantes que se pueden encontrar actualmente en el mercado (Sáenz, 2000). Estos edulcorantes rondan los 60 grados Brix ( $^{\circ}\text{Bx}$ ), es decir, 60 gramos de azúcar en 100 gramos de solución. Este nivel es similar al nivel de azúcar de la miel o las mermeladas. Sus azúcares son un 56% de glucosa y un 46% de fructosa.

Uno de los procesos que se pueden seguir para su elaboración lo explica Sáenz (1998). Primeramente se lavan y pelan los frutos seleccionados y se les extrae el jugo. Después se ajusta el pH para preparar los siguientes pasos, que son una clarificación con enzimas pectinolíticas y filtrado, seguido de una decoloración y otro filtrado. Finalmente se sigue un proceso de evaporación para reducir la humedad y obtener el sirope concentrado.

### Fruta deshidratada

La deshidratación es un procedimiento de preservación de la fruta que se lleva realizando desde hace mucho tiempo. Se emplea especialmente en años en los que se ha dado un exceso de producción. Los resultados de aplicar este proceso a los higos chumbos son notables, sin apenas sufrir pérdidas de calidad, y pudiéndose mantener así durante mucho más tiempo. En Canarias se les denominan “porretas” y fueron un recurso fundamental durante la guerra civil.

Una variante de este proceso es la realización de “láminas de fruta deshidratada”, en las que se suele mezclar diversos frutos. Algunos estudios constatan que la mezcla de un 75% de pulpa de higo chumbo y un 25% de pulpa de membrillo dan unos resultados excelentes, muy apreciados por los niños (Sáenz, 2000).

Otro producto obtenido mediante desecado son las chips. Simplemente consiste en cortar el fruto en finas láminas y desecarlas. De este modo se obtiene un producto de aspecto semejante a patatas fritas, pero de sabor característico.

### Frutos envasados

Los frutos también se pueden comercializar envasados tanto en lata como en tarro de cristal. Se prepara sumergiendo el fruto en un almíbar y realizando un tratamiento de calor a 100°C durante 15 minutos. Después se almacenan en tarros de cristal o latas, habiendo esterilizado previamente el recipiente. El proceso por el cual se fabrica este producto aún necesita de algunas mejoras, ya que provoca una degradación de la textura, el color y el sabor del fruto (Sáenz, 2000).

### Frutos congelados

Otra alternativa para preservar el fruto es congelarlo. El proceso consiste en llevar hasta los -40°C láminas o cuartos del fruto (pelado o sin pelar), para después conservarlo a -20°C (Sáenz, 2000). Este producto también requiere una mayor investigación, ya que también existe una degradación de las cualidades organolépticas. Se está investigando el uso de sirope a modo de protector para revertir ese efecto.

### Licores

Con los frutos de *Opuntia* se pueden producir numerosos licores. En localidades con una cultura de cultivo de chumberas se pueden encontrar variados licores de producción artesanal. Un ejemplo de ello es el “colonche” licor muy famoso en México (Sáenz, 2000). En Europa, la mayor parte de licores se fabrican en la zona del Etna (Sicilia), Tenerife y Lanzarote.

En función del proceso seguido se puede obtener un tipo de bebida u otra. Se puede fermentar con *Saccharomyces cerevisiae*, la levadura utilizada para la producción de cerveza. También se puede fermentar para producir vinos, de buen sabor y aroma. Pero no en todos los licores el alcohol proviene de la fermentación del higo chumbo, en algunos casos se añade como un ingrediente más.

### Escabechados y salmuerados

El procesado más frecuente que se le da a los nopalitos es el escabechado o salmuerado. En ambos casos el proceso es similar. Primeramente se ha de escaldar el nopalito para inactivar las enzimas y destruir los microorganismos que pudieran estar presentes, además de ablandar el producto y eliminar parte del mucílago (Sáenz *et al.*, 2002). Tras ello se limpia con agua fría, se eliminan las espinas y se corta en fragmentos de menor tamaño. En el escabechado los fragmentos se cocinan y conservan en escabeche (una mezcla de vinagre, aceite y plantas aromáticas), mientras que en el salmuerado los fragmentos se conservan en una solución salina (Sáenz *et al.*,

2006). En ambos casos el resultante se almacena en recipientes esterilizados y sellados al vacío.

### Harina

Con los cladodios se puede obtener una harina con la que se puede hornear pan o bollería. Su producción es sencilla y barata. El proceso de producción consiste en cortar la penca en tiras longitudinales, secar las tiras en la estufa, molerlas y finalmente realizar un cribado. El resultado es una harina que se puede mezclar con harina de trigo, mejorando el sabor, olor, color y textura, respecto al pan tradicional de trigo (Moreno-Alvarez *et al.*, 2009), además de tener un coste de producción menor. También mejora las características de las tortitas de maíz (Ramirez-Moreno *et al.*, 2015). Esta harina se puede emplear también para cocinar galletas, flanes y sopas.

Se ha comprobado que esta harina es fuente de calcio (Contreras-Padilla *et al.*, 2011; Hernandez-Urbiola *et al.*, 2011) y aumenta su absorción en el intestino (Ramirez-Moreno *et al.*, 2015). Esto es de gran utilidad para personas con dietas de bajo consumo en lácteos (Hernandez-Urbiola *et al.*, 2011). Buen ejemplo son algunas regiones deprimidas del mundo, zonas en las que la población tiene un escaso acceso a los lácteos. También resulta interesante para personas con intolerancia a la lactosa, problema cada día más frecuente. De esta manera puede ayudar a mantener la densidad ósea mineral y prevenir la osteoporosis (Rojas-Molina, 2012).

### Aditivo colorante

A partir de la chumbera se pueden producir colorantes alimentarios de gran valor. Hay 2 vías de obtener el colorante. La más importante a nivel comercial es de manera indirecta, mediante la cría de un parásito de la chumbera, la cochinilla del carmín. Otro medio de obtención de colorantes es la extracción de pigmentos del fruto.

La cría de la cochinilla del carmín (*Dactylopius coccus*), se lleva realizando por los indígenas mesoamericanos desde antes de la llegada de los españoles a América. Para realizar esa cría es importante emplear variedades de chumbera tolerantes a la cochinilla, que tengan una producción importante sin dañar en exceso el cultivo (Falcao *et al.*, 2013). De las hembras de este parásito, que es una chinche, se obtiene el carmín o ácido carmínico, conocido comercialmente como aditivo E-120. Este es el colorante más importante en la naturaleza, y debido a que actualmente se antepone lo natural a lo artificial, su valor está en alza. El carmín se vende generalmente a un precio entre los 50 y 60 dólares el kilogramo. Sin embargo, dependiendo de otros factores los precios pueden oscilar entre los 150\$ (calidad extra) y los 40\$. Para que el

carmín sea rentable, los precios deben rondar un mínimo de 50 €. Una manera de obtener rentabilidad es diversificar el negocio: cochinilla viva, pequeños frascos de carmín líquido y polvos, cladodios con parásitos, etc.

Los frutos contienen determinados pigmentos, como las betalaínas, que pueden usarse como un valioso colorante y aditivo alimentario. Las betalaínas se pueden dividir en betacianinas (color rojo) y betaxantinas (color amarillo). Los principales pigmentos del fruto son las betaninas, que es una betacianina y por tanto tiene un color rojo, y la indicaxantina, de color amarillo (Sáenz *et al.*, 2012). Aunque ambos pigmentos se pueden aprovechar, tanto en la industria alimentaria como en otras actividades, es la betanina la que tiene un mayor valor en alimentación. Esto es así debido a que existe una menor cantidad de colorantes rojos naturales que amarillos. La betanina comercialmente se denomina como aditivo E-162 y de acuerdo con la regulación de aditivos alimentarios se puede emplear cualquier cantidad sin peligro para la salud. De hecho se considera beneficiosa para la salud debido a su actividad antioxidante (Gandía-Herrero *et al.*, 2013; Esatbeyoglu *et al.*, 2015). Los frutos de *O. ficus-indica* tienen una media de entre 14 y 15 mg de betacianinas por cada 100 gr de fruta fresca (Forni *et al.*, 1992; Castellar *et al.*, 2003).

Cabe decir que aunque el uso principal sea el alimentario, los colorantes obtenidos en ambos procesos también se utilizan en otras industrias como la farmacéutica y cosmética.

### Conservante

Los subproductos del higo chumbo también pueden ser aprovechados en la industria alimentaria. Buen ejemplo de ello es que la piel del fruto puede ser aprovechada para producir un extracto que sustituya a la vitamina E en la conservación de la margarina. La piel es rica en fenoles, y también contiene ácidos hidroxibenzoicos, ácidos y flavonoides. Las margarinas conservadas con este extracto muestran un poder reductor y actividad antioxidante similar a la quercetina, un antioxidante estándar (Chougui *et al.*, 2015).

### Cultivo de hongos

El uso de los desechos orgánicos de esta planta también están siendo investigado como sustrato en el cultivo del *Schizophyllum commune*, un hongo lignícola muy apreciado como alimento, y también por sus múltiples usos (Vazquez-Mendoza, 2013). De esta manera sería un complemento alimentario muy interesante para regiones con poca disponibilidad de nutrientes, como en regiones áridas en las que se pueden

encontrar las chumberas. También se puede utilizar este hongo como alternativa productiva para la industria química.

### Extrusión de alimentos

La extrusión es un proceso que consiste en comprimir los alimentos hasta conseguir una masa semisólida y moldeable. Esto permite modificar distintos productos alimenticios para elaborar otros nuevos, de unas características diferentes a las originales (textura, forma, color, etc.). El higo chumbo pelado ha sido probado como un ingrediente que puede ser utilizado positivamente en este proceso (Sarkar *et al.*, 2011).

### Mayonesas

Se ha comprobado que con una determinada chumbera, *O. robusta*, se puede producir una mayonesa baja en grasas y con unas propiedades funcionales semejantes a las de las mayonesas comerciales convencionales (Bernardino-Nicanor *et al.*, 2015). Sería de interés realizar este mismo estudio con la chumbera común, ya que hay razones para pensar que tiene potencial para ser utilizada de esta misma manera.

### Flores (varios usos)

La composición química de la flor de *O. ficus-indica* tiene una gran cantidad de fibra, proteínas y minerales. Especialmente ricas en potasio, pero también ricas en calcio, magnesio, hierro y cinc. Su extracto es efectivo contra *E. coli* y *S. aureus*, por lo que tiene gran potencial como conservante o aditivo (Ennouri *et al.*, 2014). Se ha probado una potente actividad antioxidante y antiinflamatoria de extractos obtenidos a partir de flores desecadas (Benayad *et al.*, 2014) y frescas (Ammar *et al.*, 2015), por lo que abre muchas vías para ser utilizada en alimentación, cosmética y medicamentos.

### Alimentación animal

En muchas regiones del mundo, tales como Brasil, el norte de África (Túnez, Argelia y Marruecos), Etiopía, Sur de EEUU (Texas, Colorado) y norte de México, se utilizan grandes cantidades de chumberas (comunes y otras variedades) para alimentar al ganado (Felker *et al.*, 2006). Muchas de estas zonas son áridas, y tienen un acceso limitado al agua. En estas zonas, la chumbera ofrece grandes cantidades de biomasa, lo cual es de una gran utilidad para alimentar al ganado, aunque las chumberas espinosas requieren un tratamiento previo para eliminar las espinas, quemándolas con fuego o usando trituradoras. Se trata de un forraje de alta calidad, por su cantidad de proteínas



y digestibilidad de la materia seca. De hecho, un estudio reciente realizado en el Instituto Politécnico de Castelo Branco confirma que la chumbera resulta de gran interés para la alimentación de corderos lactantes y terneros de engorde, de modo que tengan acceso a un forraje con altos niveles de proteínas (Pitacas *et al.*, 2014). Además resulta una opción interesante para el período seco del año.

## ***Salud y Cosmética***

### ***Aceite corporal***

El aceite de semilla de chumbera es rico en ácido linoleico y otros ácidos insaturados. Es similar a otros aceites comestibles, como el de maíz o uva. Sin embargo, el mayor atractivo comercial del aceite no es como alimento, sino como cosmético. Es muy apreciado como aceite corporal.

Se obtiene mediante un triturado y prensado de las semillas. Tiene un rendimiento muy bajo, ya que se necesitan en torno a 25 kg de semillas para obtener 1 litro de aceite, lo que significa utilizar toneladas de frutos. A pesar de ser un aceite caro por su bajo rendimiento, se vende bien. Algunos reclamos publicitarios que se pueden leer de este producto son: *“Conocido como el bótox natural, remedio para atenuar las arrugas, hidratar la piel y combatir las manchas”* y *“Alto poder cicatrizante. Restablece la firmeza y el tono de la piel. Aporte de ácidos Omegas 3, 6, 7 y 9. Alto contenido en vitamina E”*

### ***Suplemento alimenticio***

La composición de la pulpa del higo chumbo le confiere unas excepcionales características antioxidantes y nutritivas (Chiteva y Wairagu, 2013). Tiene unos efectos antiinflamatorios (Gentile *et al.*, 2004), hipocolesterolémicos e inmunoestimulatorios (Saoudi *et al.*, 2011). No es de extrañar por tanto, que uno de los usos que se le dé es el de suplemento alimenticio, en formato de polvos solubles. Algunos ejemplos de reclamos leídos en suplementos alimenticios a base de chumbera son: *“Protección frente a infecciones de orina y cistitis, hipertensión, insuficiencia cardiaca, envejecimiento prematuro, hipertrofia prostática benigna e inflamaciones prostáticas, pérdida de potencia o apetito sexual”*

También se publicita como una ayuda para la pérdida de peso. De hecho existe una fibra derivada de *O. ficus-indica* que se publicita como un excelente dietético, debido a que capta las grasas ingeridas. Esa fibra es el *“Litramine IQP-G-002AS<sup>TM</sup>”*, y un reciente artículo (Chong *et al.*, 2014) prueba su eficacia y seguridad de uso. Sin embargo, dos de los autores del artículo son trabajadores de la farmacéutica que

fabrica dicha fibra, por lo que hay que tomarse esos datos con cierto escepticismo. Se pueden encontrar productos dietéticos con reclamos como los siguientes: “Ayuda a interferir en la absorción de grasas contribuyendo a mejorar la silueta. Alto contenido en fibra” o “Potente quemagrasas en dietas de sobrepeso. Anti-estrés”.

### Bebida energética

El extracto de piel de pencas y frutos de *O. ficus-indica* incrementa el nivel de insulina y disminuye el de glucosa en la sangre después de hacer ejercicio. Además aumenta la velocidad de resíntesis del glicógeno muscular tras la realización de ejercicio físico (Deldicque *et al.*, 2013). Todas ellas son características muy interesantes a la hora de producir bebidas energéticas.

### Agente cicatrizante

De la misma manera que se preparan zumos con los frutos, se pueden preparar con los cladodios. Sin embargo, aunque son comestibles, se les suele dar un uso tópico, a modo de agente cicatrizante. Tiene los mismos principios que el aloe vera.

### Jabones y champús

Con los cladodios también se fabrican jabones y champús. En el champú se puede utilizar como un extracto, que se añade como complemento, o se puede utilizar como ingrediente principal. En ambos caso le confiere propiedades antioxidantes. En algunos champús se le añade un alto contenido de mucílago, que le da propiedades hidratantes. En el caso del jabón, al de glicerina se le añaden extractos de *Opuntia* que le dan aroma y características hidratantes.

### Medicamentos

Existen numerosos estudios que atribuyen, a distintos productos elaborados con esta planta, muchas propiedades de gran utilidad para elaboración de medicamentos. Algunos de los fines medicinales para los que puede ser utilizada son:

- *Lucha contra el cáncer:*

La chumbera común puede ser útil en la lucha contra este grupo de enfermedades, especialmente en la prevención de su aparición. Actualmente existe una nueva aproximación a la prevención, que se denomina quimioprevención. Ésta consiste en emplear agentes químicos para prevenir cáncer en poblaciones normal o de alto riesgo. Sin embargo los agentes empleados, aunque efectivos en la prevención, son muy caros de producir y con efectos secundarios, por lo que se están buscando

alternativas naturales y más baratas. Un estudio ha probado que el extracto del fruto de *O. ficus-indica* tiene efectos muy positivos (inhibición y muerte celular de células cancerosas), similares a los agentes artificiales (Zou *et al.*, 2005). También preventivo es el uso de extracto de cladodios. Este extracto, por su contenido en polifenoles, mejora el estrés oxidativo y reduce el riesgo de sufrir el cáncer colorrectal asociado a la obesidad (Dib *et al.*, 2015).

Por otra parte, un estudio de Serra (2013), afirma que el zumo de higo chumbo inhibe el crecimiento de células tumorales en el colon, induciendo la parada de su ciclo celular y su muerte. Frente a otro tipo de cáncer, el de pulmón, Li (2014) encontró que los polisacáridos de *Opuntia* tienen una actividad antitumoral en los carcinomas de células escamosas del pulmón. Estos polisacáridos impiden el crecimiento de las células cancerosas y provocan su apoptosis.

Además de lo dicho con anterioridad, se ha descubierto que las chumberas cultivadas en suelos muy ricos en selenio producen frutos que contienen un compuesto de dicho elemento (metilselenocistáina o MeSeCys), que es un potente anticarcinogénico (Bañuelos *et al.*, 2012).

Estos son sólo algunos de muchos estudios. Leucemia (Sreekanth *et al.*, 2007), cáncer de ovario, vejiga o cervix (Liang *et al.*, 2008), etcétera. En todos se han descubierto efectos positivos del consumo de productos directos o indirectos de *Opuntia* frente al cáncer. Por tanto no parece descabellado que en un futuro cercano se desarrollen medicamentos para esta enfermedad, a partir de la chumbera.

#### ▪ *Lucha contra la diabetes*

Un problema de salud de importancia en el mundo desarrollado es la diabetes. Un aliado en la lucha contra la diabetes podría ser chumbera, ya que se ha probado que el consumo de sus cladodios (frescos, en polvo o en zumo) provoca una disminución, o evita ascensos, del nivel de glucosa en sangre. Esto ha sido probado en diversos animales sanos y diabéticos, como ratas (Trejo-Gonzalez *et al.*, 1996; Liu *et al.*, 2010; Nunez-Lopez *et al.*, 2013) y conejos (Roman-Ramos *et al.*, 1995), entre otros, y en humanos (Fрати *et al.*, 1990; Heinrich *et al.*, 2014). Parece ser que las fibras (polisacáridos) que contiene pueden actuar como barreras o esponjas en el intestino, reduciendo la absorción de azúcar (y aumentando la sensación de saciedad). Sus efectos también se cree que pueden deberse a que estimula la secreción de insulina por parte de las células beta (Liu *et al.*, 2010).

En todo caso, parece recomendable la integración de *Opuntia* en la dieta, ya que ayuda a controlar y prevenir la diabetes mellitus. Sin embargo, se requiere más investigación, ya que existe alguna voz discordante, que aunque confirma la reducción

de azúcares en sangre, piensa que su consumo puede tener efectos adversos, como ser nocivo para el riñón (Bwititi *et al.*, 2000) o provocar fuertes astringencias digestivas.

▪ *Tratamientos frente a la hipercolesterolemia*

Otro problema de salud importante actualmente en el mundo desarrollado, principalmente por las dietas de alto contenido en grasas, son los altos niveles de colesterol que posee buena parte de la población. Altos niveles de colesterol, y en concreto el colesterol LDL, llamado también “colesterol malo”, aumentan el riesgo de sufrir problemas cardíacos.

Está comprobado tanto en animales como en humanos, que las fibras solubles disminuyen el nivel de colesterol LDL en sangre (Davidson *et al.*, 1991). Fuente de estas fibras solubles es la pectina, que se encuentra abundantemente en el nopal. Por tanto, se han realizado estudios para comprobar si la ingesta de pectina procedente del nopal tiene dicho efecto. Los estudios de Fernández (Fernández *et al.*, 1990; Fernández *et al.*, 1992), realizados en cobayas por semejanzas metabólicas de importancia para el estudio, revelan que, efectivamente, la pectina de la chumbera reduce significativamente el nivel de colesterol LDL. Posteriormente otro estudio confirmó que la pectina del nopal tiene el mismo efecto en seres humanos (Wolfram *et al.*, 2002).

Por otra parte, se han realizado estudios en ratas, en las que se les ha alimentado con semillas de *O. ficus-indica*, en forma de aceite o de polvos. Por una parte, el tratamiento con aceite de semillas se probó que disminuye el nivel de colesterol LDL en sangre (Ennouri *et al.*, 2006a). Por otra, se comprobó (Ennouri *et al.*, 2006b) que el aporte de semillas pulverizadas en la dieta, aumenta el nivel en sangre de HDL, también llamado “colesterol bueno”.

▪ *Tratamientos para la alergia*

Se ha probado que las betacianinas que se encuentran en el zumo de chumbera inhiben la degranulación de los mastocitos en ratas (Chauhan *et al.*, 2015). Los mastocitos son células relacionadas con el sistema inmune y con las respuestas alérgicas e inflamatorias. La degranulación de los mastocitos libera determinadas sustancias, tales como citoquinas, proteoglicanos y proteasas neutrales. Entre ellas se encuentra la histamina, una sustancia inflamatoria que interviene en las reacciones alérgicas y choques anafilácticos. Por tanto, el efecto citoprotectivo de las betacianinas se traduce en un mejor funcionamiento del sistema inmunitario, ayudando en la lucha frente a reacciones alérgicas y asmáticas, evitando la liberación de sustancias que

puedan provocarlas. Creemos que esta vía de investigación tan reciente puede dar lugar a medicamentos para la alergia, una vez se teste en humanos.

▪ *Cuidado del sistema digestivo*

El mucílago, compuesto principalmente por carbohidratos complejos no digeribles, se puede considerar un alimento prebiótico. Esto significa que aun no siendo digerible, su ingesta puede aportar beneficios al organismo, especialmente influyendo en la flora interna del cuerpo humano. De hecho, tiene una cantidad significativa de fibra alimentaria que al ser consumida produce beneficios gástricos y sistémicos (Ramos-Ramirez *et al.*, 2013).

▪ *Protección del hígado y problemas derivados de la ingesta de alcohol*

En un artículo de Madrigal (2014) sobre productos naturales con función hepatoprotectiva (protección del hígado), afirma que recientemente se ha comenzado a investigar la función hepatoprotectiva de *O. ficus-indica*, aunque la investigación sobre este aspecto es aún insuficiente. Dentro de las investigaciones realizadas destaca la que estudia la función hepatoprotectora que tiene el extracto de cladodios frente a determinados insecticidas (Ncibi *et al.*, 2008) y compuestos hepatocarcinógenos (Brahmi *et al.*, 2011a; Brahmi *et al.*, 2011b).

Relacionados con la interacción alcohólica destacamos dos estudios de gran interés. Por una parte, se ha observado que un tratamiento con zumo de higo chumbo previo a la ingesta de alcohol, reduce la oxidación de los lípidos y proteínas del hígado, disminuye las lesiones histopatológicas e inhibe alteraciones en enzimas antioxidantes (Alimi *et al.*, 2012). Otra de las vías de investigación es el uso de extractos del fruto para tratar las resacas producidas tras un consumo excesivo de alcohol. Las molestias producidas por la resaca se deben principalmente por un efecto inflamatorio que el extracto de fruto puede paliar. Aparentemente esto se debe a que inhibe la producción de los mediadores de este proceso de inflamación. Se ha probado que el uso de este extracto reduce significativamente algunos síntomas, como las náuseas, la sequedad de boca, y la pérdida de apetito (Wiese *et al.*, 2004). Por tanto, parece factible la producción de un medicamento contra la resaca, a partir del extracto de fruto de chumbera común.

▪ *Otras aplicaciones potenciales*

Estudios clínicos han probado que una preparación con flores secas de *O. ficus-indica* mejora los síntomas de la hipertrofia benigna de próstata (Palevitch *et al.*, 1993). Como se ha comentado con anterioridad, la flor también tiene una potente actividad antioxidante y antiinflamatoria (Benayad *et al.*, 2014; Ammar *et al.*, 2015).

Otro estudio (Galati *et al.*, 2001), prueba que el consumo de cladodios liofilizados de *O. ficus-indica* tiene un efecto protector frente a úlceras gástricas, probablemente debido al mucílago que contiene. Estos efectos eran conocidos ya por la medicina tradicional siciliana, donde se venían utilizando los cladodios para el tratamiento de las úlceras. El mismo autor (Galati *et al.*, 2000), había probado previamente que los cladodios liofilizados tienen también un efecto antiinflamatorio. El extracto de polvo de cladodio también ha sido probado como antiinflamatorio con posterioridad (Antunes-Ricardo *et al.*, 2015), y se piensa en él como un ingrediente natural importante para el desarrollo de nuevos antiinflamatorios.

Además, se ha investigado la capacidad diurética de infusiones de cladodio, fruto y flor de *O. ficus-indica* (Galati *et al.*, 2002). Todos ellos han probado ser buenos diuréticos, en especial la infusión de frutos. *Opuntia* también tiene propiedades neuroprotectoras y antivirales (Kaur *et al.*, 2012).

Como última nota al respecto, es digno de comentar que la industria farmacéutica está mostrando interés en los polímeros de origen natural, y el mucílago ha demostrado que puede ser empleado en gran cantidad de procesos en la fabricación de medicamentos (Malviya *et al.*, 2011), por lo que tiene mucho potencial en este campo.

## ***Medio Ambiente***

### *Vallado*

Probablemente el uso más frecuente de la chumbera, después del consumo de sus frutos al natural, sea el de utilizarla como valla ecológica. Es un vallado espinoso que impide la entrada de intrusos y la fuga de ganado. Su uso para la delimitación y vallado de fincas particulares está muy extendido en las regiones en las que la chumbera está presente. Esto se debe a que se trata de una valla de fácil mantenimiento y que tiene el valor añadido de producir alimento, que además se puede vender a buen precio. En España su uso se concentra en el sur de la Península Ibérica y en Canarias.

### *Tratamiento de aguas contaminadas*

El mucílago extraído de los cladodios de *O. ficus-indica* se ha empleado para eliminar arsénico de aguas contaminadas (Fox *et al.*, 2012). Este método puede tener una gran importancia, teniendo en cuenta que es más barato que otros métodos, ya que el mucílago resulta muy accesible. Por tanto esta tecnología puede tener especial utilidad en los países subdesarrollados. Además de la eliminación del arsénico de

aguas, el mucílago también ha probado ser útil en la eliminación de los residuos de la industria textil (2014). El mucílago combinado con sulfato de aluminio, es un floculante excepcional, mejor que los floculantes comerciales. Y tiene la ventaja de ser un compuesto natural, ecológico y barato. Se ha dicho que el uso del mucílago como agente floculante “*representa un importante avance en la tecnología ambientalmente sostenible*” (Fedala *et al.*, 2015).

En la misma línea de la eliminación de residuos de la industria textil, otro estudio (Pelaez-Cid *et al.*, 2013) ha constatado que se pueden utilizar los desechos de los frutos de la chumbera común para eliminar los residuos (tintes) que la industria textil vierte al agua. Los restos de los frutos (el sobrante tras haber consumido su carne), se cortan en tiras, y se secan. Luego se pueden emplear así, o activar con soluciones acuosas de NaClO o NaOH. Es una técnica muy efectiva, pues consigue una eliminación de hasta el 96% del contaminante. También se ha estudiado (Fernandez-Lopez *et al.*, 2014) la capacidad de los cladodios y los restos de frutos de *O. ficus-indica* de eliminar del agua el cromo hexavalente, Cr(VI). Los resultados afirman que la biomasa de *Opuntia* es un prometedor biosorbente. Barato, natural y ecológico.

En América latina el uso del tallo del nopal cortado en dados o tiras, como coagulante natural para tratar aguas turbias, es una práctica extendida (Pichler *et al.*, 2012). Villabona Ortiz *et al.* (2013) observaron este uso en las comunidades rurales de Colombia. Comprobó que en aguas muy turbias puede eliminar el 50% del color y el 70% de la turbidez, sin alterar el pH. Y llegó a la conclusión que especies químicas tales como el ácido poligalacturónico y compuestos algínicos son los que le confieren esta cualidad. Otros estudios afirman que puede llegar a eliminar el 98% de la turbidez (Miller *et al.*, 2008). Incluso se han realizado comparativas en el que el mucílago obtuvo mejores resultados que el floculante sintético más común, el sulfato de aluminio (Pichler *et al.*, 2012).

### Protección del suelo

Las chumberas son un magnífico aliado en la lucha contra la erosión. A lo largo de nuestro territorio se puede observar cómo en muchas vaguadas y taludes el suelo ha sido contenido gracias a las chumberas, mientras que en zonas donde se ha eliminado la planta, la erosión es patente. Es por ello que son frecuentemente plantadas en cunetas, zonas escarpadas y terrenos en pendiente, con el fin de aguantar el terreno y evitar desprendimientos. Este uso de fijación del terreno, se da con frecuencia en las zonas áridas de los países desarrollados (Felker y Inglese, 2003). Se ve con mucha frecuencia por toda España, pero especialmente en el sur peninsular

(Andalucía, Murcia y sur de Extremadura y Alicante) y en Canarias. Además, aumenta la infiltración del agua en suelos problemáticos (Felker y Inglese, 2003).

### Otros usos ambientales

Teniendo en cuenta que la chumbera es una planta turgente, durante las sequías el contenido en agua en las Opuntias es mucho mayor que el de otras hierbas o arbustos. Así, reduce su capacidad de arder, y es mucho menos combustible durante los incendios. Por tanto, la chumbera podría ser un excelente cortafuegos, que a la vez, ayude a proteger el suelo en el que se asienta.

Por otra parte, la chumbera puede establecerse en terrenos de muy mala calidad, con poco drenaje, y alto contenido en sales (Bañuelos y Lin, 2010; Bañuelos *et al.*, 2012). Por ello, puede ser una buena solución para sacar rendimiento de terrenos sin uso.

### **Energía, Industria y Otros usos**

El nopal también puede ser utilizado con fines industriales, productivos y energéticos. Ejemplo de ello es que se está considerando el potencial del cultivo de la chumbera como especie energética en la provincia de Almería (Sánchez *et al.*, 2012), para la producción de bioetanol a partir de los cladodios de ésta. Otro estudio analiza este mismo aprovechamiento en las condiciones climáticas de Australia (Owen y Griffiths, 2014), y en concreto en terrenos poco aprovechables para alimentación u otros usos. La conclusión a la que llega es que la productividad es significativa, y lo considera como un cultivo ambientalmente responsable.

Otro uso energético que se le atribuye a la chumbera es su codigestión anaerobia junto con determinadas algas (*Scenedesmus*) (Ramos-Suarez *et al.*, 2014). En este proceso se produce metano, el cual puede aprovecharse energéticamente. Su rendimiento es mucho mayor que el que se obtendría de digerir a ambos por separado. En nuestra región, concretamente en el Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Extremadura (CICYTEX), también se ha estudiado el aprovechamiento energético de la chumbera, mediante digestión anaerobia. El estudio (González-Cortés *et al.*, 2014) concluye que la chumbera es un excelente sustrato para la digestión anaerobia, ya que sus resultados son muy buenos, obteniendo 200m<sup>3</sup> de metano por cada tonelada de materia seca. Eso es equivalente a obtener 200 litros de gasóleo por tonelada (peso seco).

Por otra parte, el mucílago tiene unas propiedades reológicas similares a la goma de okra, de alto valor, por lo que podría tener usos comerciales (Felker y Inglese,



2003). Con el mucílago también se puede fabricar otro producto de gran interés, una fina película protectora de alimentos (Adela Lira-Vargas *et al.*, 2014). A esta lámina biopolimérica fabricada con mucílago, se le añade cera de abeja para mejorar sus características. Es efectiva para proteger el producto (principalmente horticultura), del daño mecánico, físico, químico y microbiológico, aparte de controlar la humedad, la oxidación e el intercambio gaseoso.

## **Cultivo de la chumbera común**

Con todas estas aplicaciones, no es de extrañar que las Opuntias hayan tenido una expansión que pocas especies han disfrutado. Su cultivo puede ser desde luego muy rentable, ya que el rendimiento en frutos y biomasa es muy alto, y la inversión necesaria no es muy grande. Se requieren pocos utensilios y la planta no necesita unos cuidados demasiado exigentes. La chumbera crece prácticamente sola y sus requerimientos de agua son muy escasos. Por tanto es ideal para zonas áridas, de ahí que haya proliferado en las regiones secas africanas, así como en Australia e India. El sureste de España es también una zona idónea, y de hecho allí se han realizado plantaciones, de dudosa legalidad, en vistas de que actualmente se discute si se la puede considerar una especie invasora, como comentamos en el preámbulo del presente estudio. Aunque algunas de las plantaciones han sido abandonadas, otras han dado un rendimiento muy positivo.

El cultivo de la chumbera no difiere en gran medida de otros cultivos comunes. El método consiste en plantar las pencas erguidas, pudiendo estar éstas ligeramente inclinadas. Las palas se entierran en mayor o menor medida por la zona más basal, dejando al descubierto la zona apical, de mayor actividad meristemática. Los puntos en los que se plantan las pencas se denominan “agujeros” o “cuevas”, y pueden plantarse una o varias pencas por agujero. La plantación suele realizarse en hileras. Los agujeros de una hilera se encuentran más cercanos entre sí que respecto a otras hileras.

La técnica de cultivo de la chumbera es flexible. En función de las características ambientales, de los recursos disponibles y del aprovechamiento que se le quiera dar, se deberán modificar diversos parámetros, que maximicen la eficiencia de la explotación. Los parámetros modificables son múltiples, tales como el número de palas plantadas por agujero, la distancia entre estas y su orientación, la distancia entre agujeros y entre hileras, la variedad empleada y la cantidad y modo de riego (si se opta por regar). La toma de estas decisiones tiene una gran importancia, y requiere de unos conocimientos previos, ya que cada decisión acarrea consecuencias positivas y negativas. Por ejemplo, los espaciados estrechos entre plantas de una misma hilera

(entre 1 y 1,5 metros), maximizan la producción de los primeros años. Sin embargo, después requieren un mayor mantenimiento (y por tanto gastos), ya que requieren frecuentes podas para evitar que sobre las plantas se proyecten sombras que disminuyan la productividad y la calidad del fruto. En las plantaciones italianas, los costes de la poda representan uno de los mayores gastos.

Por estas razones, y por la naturaleza de sus mercados, los cultivos en los diferentes países del mundo son distintos. En Chile el cultivo es semi-intensivo y se usa sólo un tipo y variedad de chumbera. En Sudáfrica se realizan grandes plantaciones intensivas de diversas variedades (Inglese *et al.*, 1995). México, Italia e Israel, tres de los mayores productores del mundo, siguen estrategias de cultivo diferentes, pero curiosamente obtienen rendimientos similares. En México se utiliza un cultivo extensivo, con distintas especies de chumbera (*O. ficus-indica*, *O. streptacantha*, e híbridos), mientras que en Italia e Israel se dan plantaciones intensivas de pequeña escala, utilizando únicamente *O. ficus-indica* (Inglese *et al.*, 1995). En México se emplea una distancia entre agujeros en la misma hilera y una distancia entre hileras de 2 y 4 metros, respectivamente. Eso les concede una densidad de 1.250 plantas por hectáreas, y una producción de 20 toneladas de frutos por hectárea. En Italia (Sicilia), emplean unas distancias de 4 y 6 metros, con una densidad de 416 plantas por hectárea, y una producción de 24 toneladas por hectárea. En Israel, 1,5 y 4 metros, una densidad de 1.600 plantas/ha, y una producción de 21 ton/ha (Alves, 2014). Por supuesto estos datos son una visión general de la actividad en dichos países, ya que dentro de un mismo país no todos los agricultores utilizan las mismas técnicas con los mismos parámetros.

Aunque los requerimientos de agua son bajos, en estos dos últimos países (Italia e Israel), la irrigación es frecuente. En Italia se realizan 2 aplicaciones de 50-80mm en el periodo de desarrollo de los frutos, mientras que en Israel se usan unos 500 mm de agua por goteo al año (Inglese *et al.*, 1995).

En este estudio tomaremos como referencia las estrategias de dos países con condiciones ambientales similares a las nuestras y cercanos, como son Italia y Portugal. Italia por tener una industria del nopal muy bien establecida, y Portugal por estar dando todos los pasos necesarios para crear dicha industria, ya que actualmente es una cultivo en auge.

En Italia, el mayor productor europeo de chumberas, y por tanto ejemplo a seguir, la estrategia de cultivo más frecuente, como se ha comentado, ha sido emplear un espaciado de 4x6m. En cada agujero plantan varios cladodios (3 o más). Esta técnica produce árboles redondeados, con mucha producción en cladodios externos. Rápidamente alcanza los 3,5 metros altura y 4,5 metros de anchura. Esta técnica tiene

unos costes altos en cuanto a poda y cosecha (Inglese *et al.*, 1995). Actualmente en algunas explotaciones se está empezando a utilizar un dimensionamiento diferente, que veremos más adelante. En gran parte de las plantaciones sicilianas se emplea una técnica llamada “scozzolatura”, consistente en cortar todos los brotes florales cuando aparecen en primavera. Esto lleva a la planta a generar nuevos brotes más tardíamente, que maduran en el mes de noviembre o diciembre, cuando los frutos pueden alcanzar un mayor precio en los mercados por tener menor competencia (Janick y Paull, 2008). Estos frutos son de un mayor tamaño (Barbera *et al.*, 1994; Ochoa *et al.*, 2009), tienen una menor proporción de semillas por pulpa, y son de muy buena calidad, especialmente si se mantienen sólo 6 frutos por cladodio (Inglese, 1995).

Sin embargo, creemos que el foco de nuestras miradas debería centrarse en las actividades desarrolladas en Portugal. Resulta de gran interés conocer la industria de la chumbera de nuestros vecinos, y sus técnicas de cultivo. La cercanía con Portugal significa, por una parte, unas características ambientales muy similares, y por otra, que pueden existir solapamientos o interacciones en los mercados locales (respecto a la comercialización de frutos). Además, ambos (Portugal y España) partimos de una base similar, en la que hasta hace muy poco tiempo no existía ninguna industria potente en torno a esta planta, como sí lleva sucediendo en Italia desde hace mucho. Aunque, como se ha comentado, Portugal está poniendo sus esfuerzos para favorecer esta actividad. Buen ejemplo de ello son los cultivos de reciente formación y las distintas actividades de divulgación y formación respecto a la chumbera en la región portuguesa de Beira Baixa. Estas actividades están siendo promovidas por instituciones de ámbito público, como es el caso de la Escuela Superior Agraria de Castelo Branco.

Comentábamos antes que en algunas explotaciones sicilianas se estaba comenzando a emplear un dimensionamiento diferente, del cual se espera obtener un rendimiento considerablemente superior. Este mismo dimensionamiento es el que se está comenzando a implementar en Portugal. Consiste en un espaciado de 5 metros entre agujeros de la misma fila, y 6 metros entre filas. Cada agujero tiene 3 palas formando un triángulo, separadas entre sí a 35 cm, dejando el centro del mismo libre (Alves, 2014). Posteriormente se realizan podas, eliminando los cladodios situados en posiciones indeseadas, manteniendo sólo 2 cladodios por cada penca madre. Este método tiene una gran productividad, pero unos costes mayores que otros métodos más pasivos, ya que se requiere fertilización y abonado, riego, técnicas de protección de plagas, y podas.



## Materiales y Métodos

### Seguimiento del desarrollo

Se ha realizado un seguimiento periódico del comportamiento de dos poblaciones de *O. ficus-indica*, una por cada forma estudiada, inerme y espinosa. Se han empleado las mismas poblaciones de las que se han extraído las muestras vegetales para los estudios histológicos. Dichas poblaciones, como se ha comentado en su correspondiente capítulo, se sitúan en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Extremadura, en Badajoz (en el caso de la forma inerme), y en las cercanías de la carretera que une Campo Maior y Badajoz, en la periferia de ésta última (para la forma espinosa).

Durante tres años consecutivos (de 2013 a 2015), se ha estudiado *in situ* el comportamiento del tallo y el fruto con el paso del tiempo. Los cladodios se han observado y medido desde que brotan hasta que se estanca su crecimiento y alcanzan su longitud máxima. Del fruto se ha prestado atención a sus distintas fases: el momento del brote, la antesis o floración, la evolución de su maduración, hasta que su desprendimiento de la planta.

En las mediciones periódicas, se han anotado las dimensiones (longitud y anchura) de una muestra representativa de frutos y cladodios semana a semana durante 3 años. Los datos obtenidos se han incorporado a una hoja de cálculo donde han sido tratados para evaluar el comportamiento de la planta. Para facilitar el análisis se han realizado diversas tablas y representaciones gráficas. Es importante resaltar que las gráficas de crecimiento de frutos terminan cuando la mayor parte de los frutos caen. Se ha evitado continuar la gráfica hasta que caigan los últimos frutos restantes, ya que la muestra en dicho momento es demasiado pequeña para dar resultados fiables, y por tanto, alteraría los resultados promedio de los últimos días.

Además, se ha tomado nota de la fecha de aparición de las flores (antesis), la fecha en que los frutos han alcanzado su punto óptimo de maduración, y la fecha de desprendimiento del fruto respecto a la planta. Todos estos parámetros se han observado individualmente para cada fruto, ya que las fechas en que alcanzan cada fase puede fluctuar de días a semanas. Hemos considerado el punto óptimo de maduración como la fecha en que los frutos están maduros y han alcanzado su mayor diámetro, antes de comenzar su declive, ya que en ocasiones los frutos antes de caer, comienzan a deteriorarse en el cladodio.

Para realizar un análisis lo más riguroso posible, se han tenido en cuenta los factores ambientales locales, que evidentemente afectan al proceso de crecimiento, y pueden explicar las oscilaciones encontradas en el crecimiento en diversos años. Por tanto, se han recopilado datos meteorológicos locales (temperaturas y precipitaciones), correspondientes al periodo de toma de mediciones, mes a mes. Los datos se han obtenido de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), que toma las medidas en el aeropuerto de Badajoz, situado tan sólo a 15 Km del emplazamiento de las plantas estudiadas.

## **Productividad**

### ***Frutos***

La productividad frutícola se ha calculado para ambas plantas (inerte y espinosa) durante la primera temporada de fructificación del año 2015. Esta temporada, la más prolífica del año, aproximadamente comienza en abril y termina en agosto con la caída de los frutos maduros. El objetivo final de la medición de la productividad es conocer el rendimiento que se le puede sacar al terreno, es decir, frutos (en cantidad o peso) por unidad de superficie.

$$\text{Productividad de frutos} = \text{frutos producidos} / \text{Superficie}$$

#### ▪ *Superficie*

Por tanto, primeramente necesitamos calcular la superficie de suelo ocupada por las plantas.

En el caso de la chumbera de la forma inerte nos hemos encontrado con dificultades para realizar la medición de uno de sus laterales, de difícil acceso, por lo que hemos optado por utilizar otras herramientas para obtener dichos datos. Hemos empleado la herramienta de medición de “Google Maps” con una fotografía aérea de la planta, a la que se ha realizado una captura de pantalla. Cabe reseñar que desconocíamos la exactitud de esta herramienta, por lo que se realizaron una serie de mediciones en la zona, con medidas conocidas, para comprobar su fiabilidad. Dichas pruebas dieron resultados sorprendentemente exactos y precisos, por lo que consideramos que esta herramienta es totalmente fiable. Una vez conocidas las dimensiones, se ha utilizado el programa informático “ImageJ” y su herramienta de cálculo de áreas para obtener una medida exacta de la superficie de suelo ocupada por la planta.

Por otra parte, para la chumbera espinosa hemos empleado otro método, ya que por una parte la fotografía aérea era de muy mala calidad y no se pudo distinguir con

claridad la superficie ocupada por la planta. Por otra, en esta chumbera no nos encontramos con ningún obstáculo a la hora de medir sus lados. Sabiendo la longitud de sus lados y la forma del perímetro del suelo ocupado por la chumbera, formamos con facilidad un polígono irregular. A partir de éste calculamos su área mediante el programa informático "ImageJ".

Sin embargo, si queremos comparar los datos de productividad de la chumbera con otros tipos de cultivo, debemos tener en cuenta también el terreno circundante a la planta. En todos los cultivos existe una porción de suelo sin plantar entre pies, más o menos extensa dependiendo del cultivo. Esto permite que las plantas se desarrollen con normalidad sin que la competencia de las circundantes les impidan acceder a los recursos, y evita que el suelo agote sus recursos con rapidez. Además este espacio libre permite realizar las distintas tareas de cuidado y mantenimiento de la planta y recolección de los frutos.

Por tanto, hemos calculado la productividad teniendo en cuenta la superficie de suelo que se debe dejar alrededor de cada planta. Basándonos en las distancias recomendadas por la bibliografía y las condiciones de las plantas, hemos considerado que unos márgenes de 1,5 metros alrededor de cada planta son suficientes. De este modo queda una distancia de 3 metros entre plantas (sumando los márgenes de las dos plantas colindantes). Así, la superficie ocupada por la planta se ha calculado teniendo en cuenta esos 1,5 metros extra en su contorno.

- *Número de frutos*

El número de frutos producidos por las plantas inerme y espinosa se ha medido in-situ, con observación directa, apoyada posteriormente por capturas de imágenes. Como el recuento resulta complicado, por el número tan grande de frutos que produce cada planta y que algunos pueden quedar parcialmente ocultos entre los cladodios de la planta, e incluso entre los frutos circundantes, se han realizado 3 recuentos y se ha hecho un promedio de los resultados obtenidos.

- *Productividad*

Conociendo previamente estos valores, hemos podido calcular la productividad, en términos de número de frutos producidos por unidad de superficie plantada, que tuvieron ambas plantas durante su primera temporada de fructificación de 2015.

En términos agrarios y económicos, es aún más interesante la productividad en peso por superficie cultivada. Para ello tan sólo ha sido necesario multiplicar el peso promedio de los frutos estudiados por el número de frutos producidos.

## ***Cladodios***

Los cladodios también pueden ser aprovechados para numerosos propósitos, como ya se ha señalado en la introducción de este capítulo. Por tanto, también se ha calculado la productividad en términos de cladodios nuevos durante 2015.

En este caso, y sobre todo en la planta inerme, resulta de especial dificultad realizar un recuento mediante visualización directa. Esto es así debido a que el acceso a determinadas partes de la planta es complicado, por lo que la observación en ocasiones tiene que realizarse a una determinada distancia que no permite distinguir si los cladodios recontados son nuevos (brotes del mismo año) o pertenecen a alguna generación anterior. Por ello, hemos recurrido a otra metodología, obteniendo la cantidad de cladodios producidos en el año, calculándolos a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{Cladodios producidos} = \text{Nº de cladodios productivos}^{(5)} \times \text{Promedio de producción}$$

### ▪ *Recuento de cladodios productivos*

Por tanto, primeramente se ha de realizar el recuento de los cladodios productivos. Debido a la dificultad de contar todos los cladodios, y para minimizar errores, se han complementado los recuentos de visualización in-situ, con otros a partir de fotografías realizadas a la planta. El recuento in-situ se ha repetido en tres ocasiones desde cada uno de los 12 puntos de visualización que nos han permitido rodear la planta y observarla desde distintos ángulos, con mucho cuidado en no contar dos veces el mismo cladodio. En cada uno de esos mismos puntos se ha tomado una captura de imagen que también nos servirá para realizar el mismo recuento una cuarta vez. El recuento final ha consistido en la suma de los promedios calculados en cada punto de visualización.

### ▪ *Producción por cladodio*

Para calcular el promedio de producción de cladodios por cada cladodio productivo, hemos tomado 15 fotografías en distintas partes de la planta, durante su temporada de fructificación. En cada fotografía hemos contado los cladodios

---

<sup>5</sup> Denominamos cladodios productivos a los de 1-2 años, situados en posiciones terminales y subterminales en la planta. Éstos producen la inmensa mayoría del material vegetal nuevo. Los tallos de mayor edad también producen, pero con una frecuencia muy escasa, por lo que no los hemos tenido en cuenta. Tampoco se han catalogado como cladodios productivos a todos los subterminales, si no sólo los que tienen espacio suficiente para generar brotes nuevos. Por tanto, se han omitido los que tengan su superficie ocupada por otros cladodios hijos, ya que previsiblemente no van a producir más brotes.



productivos y los cladodios nuevos que brotan de ellos. Dividiendo el primero (cladodios productivos) entre el segundo (brotes nuevos), hemos obtenido el valor promedio de brotes de cladodios que produce cada cladodio productivo.

▪ *Productividad*

A partir del número calculado de cladodios generados por la planta durante el año, y de la superficie ocupada por la planta (calculada en el apartado anterior), hemos podido obtener finalmente la productividad de cladodios.

$$\text{Productividad de cladodios} = \text{cladodios producidos} / \text{Superficie}$$

En el caso de la productividad en peso de cladodios producidos, tenemos que valorarla en función del uso al que vayamos a destinarlos. Si se tiene intención de emplear los cladodios jóvenes, o nopalitos, que frecuentemente se emplean para el consumo humano (consumo muy extendido en México), tendremos que realizar los cálculos en base al peso recomendable para extraer los nopalitos de la planta. Este dato lo hemos obtenido de la bibliografía disponible (Pimienta-Barrios, 1993; Cantwell *et al.*, 1999). Si por el contrario, se plantea emplear los cladodios adultos, para uso de forraje para el ganado (entre otros posibles usos), será entonces cuando necesitemos el dato del peso promedio alcanzado por los cladodios producidos durante el año. Así, para realizar tales cálculos, en cada forma se han pesado 5 cladodios nacidos en el año, pero que ya han alcanzado prácticamente su tamaño definitivo. Los cladodios seleccionados tenían unas dimensiones muy cercanas al promedio. Conociendo el promedio de peso por cladodio y el número de cladodios producidos, hemos podido calcular la productividad en kg de cladodios producidos en dicha superficie y año.



## Resultados

### Seguimiento del desarrollo

#### *Frutos*

En una tabla hemos reunido los valores máximos obtenidos en nuestras mediciones, en frutos adultos y sanos (Tabla 64). En ella recogemos que el fruto de un mayor tamaño en la forma inerme ha medido 108 mm de largo y 56 mm de ancho. En la forma espinosa, las dimensiones han sido de 100 mm y 60 mm, de longitud y anchura respectivamente.

Frutos maduros (máximas individuales)	Forma inerme		Forma espinosa	
	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura
<b>2013</b>	95	48	73	45
<b>2014</b>	108	55	95	58
<b>2015</b>	104	56	100	60

Tabla 64. Dimensiones **máximas** medidas en cada año y forma en el fruto de mayor tamaño. Resultados expresados en mm.

Además se han reunido los datos de las medias de tamaño de los frutos maduros, en su punto óptimo para la recogida (Tabla 65) y se ha representado el seguimiento de su crecimiento en función del tiempo (Figura 181, Figura 182 y Figura 183) y la meteorología (Tabla 69, Tabla 70, y Tabla 71).

Frutos maduros (tamaño óptimo)	Forma inerme		Forma espinosa	
	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura
<b>2013</b>	83 ± 04,5	45 ± 2,9	77 ± 10,5	46 ± 5,1
<b>2014</b>	83 ± 11,0	48 ± 4,8	78 ± 08,3	51 ± 5,0
<b>2015</b>	82 ± 06,9	49 ± 3,8	74 ± 10,1	45 ± 7,1

Tabla 65. **Media** del tamaño óptimo de madurez alcanzado por frutos nacidos en diferentes años en dos poblaciones de *O. ficus-indica*. El tamaño de la muestra (*n*) por cada forma es 15 para el año 2013, 25 para 2014 y 40 para 2015. Resultados expresados en mm.

Los frutos de **2013** (Figura 181) aparecieron a mediados de abril en ambas formas. Esto es aproximadamente 15 días más tarde que en los siguientes años. El ritmo de crecimiento de los frutos fue distinto en ambas formas.

El crecimiento en longitud del fruto de la forma inerme se extendió prácticamente durante tres meses. El primer mes a gran velocidad, y los dos

siguientes, hasta mediados de julio, a un ritmo ligeramente inferior. El crecimiento en grosor fue bastante regular durante todo el tiempo, aunque algo superior, como es normal, en el momento de maduración. La antesis tuvo lugar durante la primera mitad de junio (Tabla 66). En el momento óptimo de maduración, a mediados de agosto, los frutos de esta forma tuvieron unas dimensiones medias de 83 mm de altura y 45 mm de diámetro (Tabla 65). El desprendimiento de la planta tuvo lugar principalmente a principios de septiembre, aunque algunos se mantuvieron hasta finales de octubre (Tabla 67).

Por su parte, el fruto de la forma espinosa creció en longitud a una velocidad aún mayor durante su primer mes, pero posteriormente su crecimiento se redujo considerablemente. Entre la última semana de mayo y la primera de junio, los brotes florecieron (Tabla 66). Hasta agosto, los frutos tuvieron un crecimiento en grosor inferior a la forma inerme. Durante el mes de agosto el fruto sufrió un proceso de engordado, aumentando en 10 mm su anchura rápidamente. Estos frutos alcanzaron los 83 mm de altura y 45 mm de diámetro (Tabla 65) en el momento óptimo de maduración. En general, aguantaron anclados a los cladodios hasta principios de octubre, aunque algunos se llegaron a mantener hasta finales de diciembre (Tabla 67).

Las diferencias de tamaño entre los frutos de ambas formas durante este año no se han podido probar significativas ( $P > 0,05$ ).

En el año **2014** (Figura 182), los frutos de ambas formas se comportaron de una manera muy similar, tanto en el ritmo de crecimiento, como en el tamaño final alcanzado.

Los frutos de ambas formas aparecieron en los últimos días de marzo, y tras una primera semana de escaso crecimiento, comenzaron a crecer de un modo relativamente constante hasta mediados de agosto, momento en el que el fruto dejó de crecer a lo largo e incrementó su crecimiento a lo ancho. En ambas formas la antesis tuvo lugar en las mismas fechas, durante la segunda mitad de mayo (Tabla 66). Las dimensiones medias alcanzadas por los frutos en su punto óptimo de madurez (lo cual sucedió generalmente a mediados de agosto), fueron 83 mm de largo y 48 mm de diámetro, en la forma inerme, y 78 mm de largo y 51 mm de diámetro en la espinosa (Tabla 65). Para la forma inerme, las dimensiones alcanzadas por los frutos de este año fueron buenas, semejantes a las del año siguiente. En la forma espinosa fueron aún mejores, de un tamaño muy superior a los de los demás años estudiados. Los frutos de la forma inerme cayeron de la planta a principios de septiembre, mientras que los de la forma espinosa hicieron lo propio un mes más tarde (Tabla 67).

Comparativamente, los frutos de la forma espinosa fueron significativamente más voluminosos ( $P < 0,05$ ). No se pudo probar diferencia en la longitud ( $P > 0,05$ ).

Las condiciones de crecimiento fueron positivas. Durante su primer mes tuvieron temperaturas favorables y precipitaciones abundantes (Tabla 70). Durante ese periodo crecieron a un ritmo superior al de 2013. Junio y julio fueron también húmedos, y a mediados de este último los frutos engordaron rápidamente, hasta 15 mm en un mes, llegando a alcanzar aproximadamente los 50 mm.

En **2015** (Figura 183), los brotes florales aparecieron entre finales de marzo (forma espinosa) e inicios de abril (forma inerme). Los frutos de ambas formas, tras una primera semana de lento crecimiento, comenzaron a alargarse a gran velocidad, y a un ritmo bastante parejo. Este rápido crecimiento en longitud, se extendió durante mes y medio (hasta mediados de mayo), en la forma espinosa, y durante dos meses (principios de junio), en la inerme. Posteriormente los frutos de ambas formas continuaron creciendo en longitud, pero a un ritmo muy inferior.

En cuanto a la anchura, los frutos de la forma inerme tuvieron un crecimiento en anchura más rápido que el de la forma espinosa, hasta mediados de junio. En ese momento paró su crecimiento, para retomarlo con mayor fuerza a mediados de julio, creciendo en torno a 15 mm en un mes. La antesis había tenido lugar en los últimos 10 días de mayo (Tabla 66). En su punto de maduración óptima, a mediados de agosto, los frutos de la forma inerme tenían unas dimensiones medias de 82 mm de longitud y 49 mm de diámetro, dimensiones semejantes a las del año 2014. El desprendimiento de los frutos tuvo lugar entre la segunda mitad de agosto y la primera de septiembre (Tabla 67).

Los frutos de la forma espinosa tuvieron un crecimiento poco acusado durante los 3 primeros meses. Florecieron durante la segunda mitad de mayo (Tabla 66). A mediados de julio comenzaron a engordar a mayor velocidad (aumentando su diámetro en torno a 15 mm en medio mes), hasta alcanzar el punto óptimo de maduración en la primera mitad de agosto. En dicho momento los frutos maduros de la forma espinosa han alcanzado de media, 74 mm de longitud y 45 mm de diámetro, las menores dimensiones de las observadas en los distintos años y formas. Los frutos se desprendieron principalmente a finales de agosto, aunque el proceso continuara durante la mayor parte de septiembre (Tabla 67).

En este año, los frutos de la forma inerme fueron significativamente más largos y gruesos ( $P < 0,05$ ).

Las condiciones ambientales en el mes de abril fueron buenas, ya que las lluvias fueron abundantes (Tabla 71). Durante ese periodo los frutos crecieron a un ritmo

rápido. El mes de mayo fue mucho más seco que el del año anterior, y los frutos de la forma espinosa redujeron su ritmo de crecimiento, creciendo también a un ritmo menor que en el mismo mes del año anterior. En este mismo mes, mayo, los frutos de la forma inerme no alteraron su ritmo de crecimiento. Finalmente, los meses de junio y julio contrastaron por su abundancia y ausencia, respectivamente, de precipitaciones. En dichos meses sólo hubo un crecimiento, en diámetro, en la segunda quincena de julio, momento de maduración del fruto.

Floración	Forma inerme	Forma espinosa
<b>2013</b>	1 junio – 20 junio	24 mayo – 07 junio
<b>2014</b>	14 mayo – 28 mayo	14 mayo – 28 mayo
<b>2014 (frutos tardíos)</b>	28 mayo	21 mayo – 5 junio
<b>2015</b>	21 mayo – 28 mayo	14 mayo – 28 mayo

Tabla 66. Períodos de antesis de los frutos en los años estudiados. Comportamiento generalizado, obviando las excepciones, de frutos individuales no sincronizados, que se adelantan o atrasan.

Fechas de caída de frutos	Forma inerme			Forma espinosa		
	Desde	Hasta	Media	Desde	Hasta	Media
<b>2013</b>	22/08	24/10	<b>07/09</b>	12/09	20/12	<b>05/10</b>
<b>2014</b>	07/08	25/09	<b>04/09</b>	07/08	13/11	<b>19/09</b>
<b>2014 (frutos tardíos)</b>	04/09	11/09	<b>07/09</b>	11/09	25/09	<b>20/09</b>
<b>2015</b>	13/08	17/09	<b>28/08</b>	18/06	24/09	<b>21/08</b>

Tabla 67. Fecha de caída de los frutos de las distintas formas en los distintos años. Se muestra la fecha de caída de los primeros frutos (“desde”), la fecha en la que caen los últimos frutos (“hasta”), y la fecha resultante de hacer el promedio (“media”) de caída de todos los frutos estudiados de dicha forma y año. Expresado en día/mes, del año correspondiente.

Punto óptimo de maduración	Forma inerme			Forma espinosa		
	Desde	Hasta	Media	Desde	Hasta	Media
<b>2013</b>	15/08	12/09	<b>29/08</b>	22/8	17/10	<b>15/09</b>
<b>2014</b>	07/08	04/09	<b>23/08</b>	21/08	11/09	<b>29/08</b>
<b>2014 (frutos tardíos)</b>	14/08	04/09	<b>23/08</b>	21/08	04/09	<b>26/08</b>
<b>2015</b>	06/08	03/09	<b>18/08</b>	13/08	03/09	<b>17/08</b>

Tabla 68. Fecha en la que los frutos alcanzan el punto óptimo de maduración. “Desde” indica la fecha más temprana en que un fruto alcanza dicho estado de madurez. “Hasta” indica los últimos en alcanzar tal estado. Y “media”, consiste en el promedio de la fecha en que cada fruto de un mismo año y forma alcanza el punto óptimo de maduración. Los datos están expresados en el formato “día/mes”, del año correspondiente.

2013	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalía		mm	Porcent.	
Marzo	12,2	- 0,6	cálido	156,6	522%	extr. húmedo
Abril	15,1	+0,4	cálido	16,7	38%	seco
Mayo			normal		25-50%	seco
Junio	23,2	+0,4	normal	2,9	16%	seco
Julio	27,2	+1,5	muy cálido	0,9	32%	húmedo
Agosto	27,4	+2,0	muy cálido	3,8	66%	húmedo

Tabla 69. Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y agosto de 2013, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

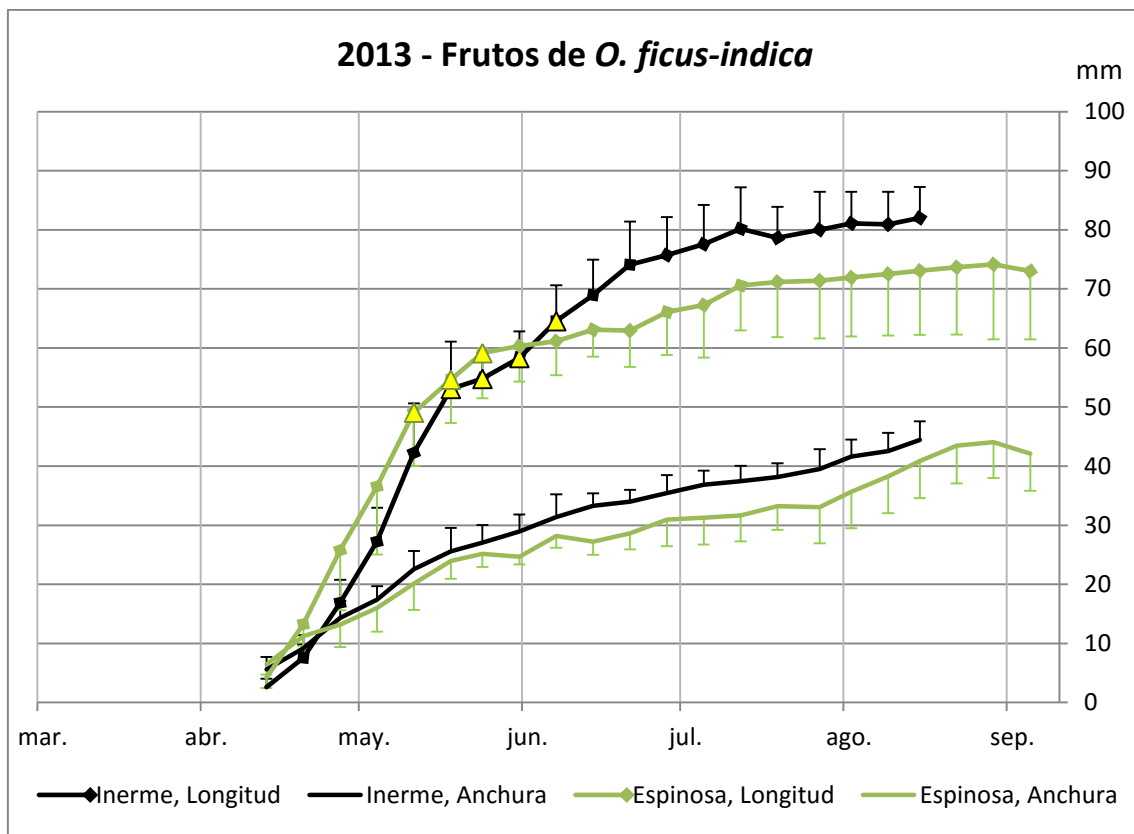


Figura 181. Evolución del crecimiento de los frutos de dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (líneas negras), y otra de la forma espinosa (líneas verdes). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los frutos, en función del tiempo. Los triángulos amarillos indican el período de floración de los frutos en cada forma. El tamaño de la muestra (*n*) ha sido de 15 frutos por forma.

2014	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalia		mm	Porcent.	
Marzo	13,2	+0,6	cálido	23,0	50%	seco
Abril	17,2	+2,4	muy cálido	41,0	93%	húmedo
Mayo	20,3	+1,9	muy cálido	10,7	31%	seco
Junio	23,1	+0,3	normal	21,2	115%	húmedo
Julio	25,3	-0,3	frío	10,6	366%	muy húmedo
Agosto	25,6	+0,2	normal	0	0%	seco

Tabla 70. Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y agosto de 2014, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

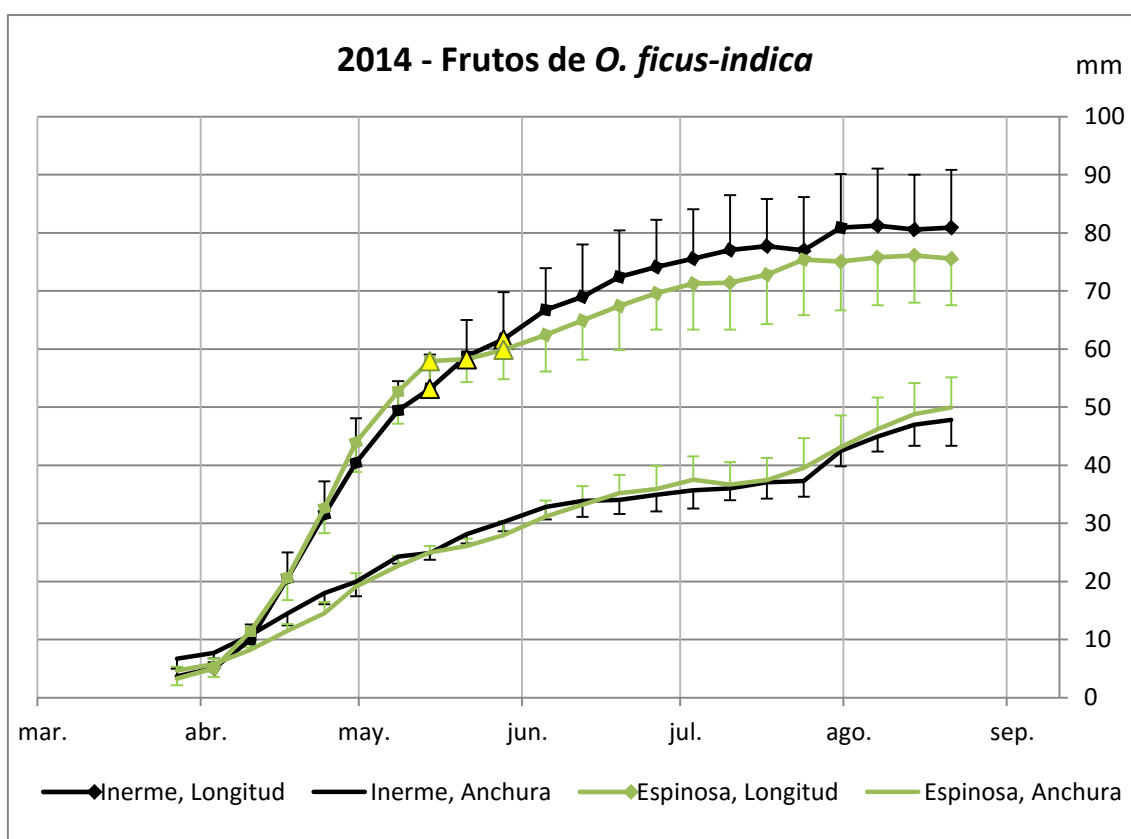


Figura 182. Evolución del crecimiento de los frutos de dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (líneas negras), y otra de la forma espinosa (líneas verdes). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los frutos, en función del tiempo. Los triángulos amarillos indican el período de floración de los frutos en cada forma. El tamaño de la muestra ( $n$ ) ha sido de 25 frutos por forma.



2015	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalía		mm	Porcent.	
Marzo	13,7	+0,4	cálido	13,1	44%	seco
Abril	17,2	+2,1	muy cálido	48,8	100%	húmedo
Mayo	22,2	+3,5	extr. cálido	0,1	0%	muy seco
Junio	25,5	+2,0	muy cálido	34,2	241%	muy húmedo
Julio	27,4	+1,4	muy cálido	0	0%	normal
Agosto	26	+0,1	cálido	6,8	142%	húmedo

Tabla 71. Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y agosto de 2015, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

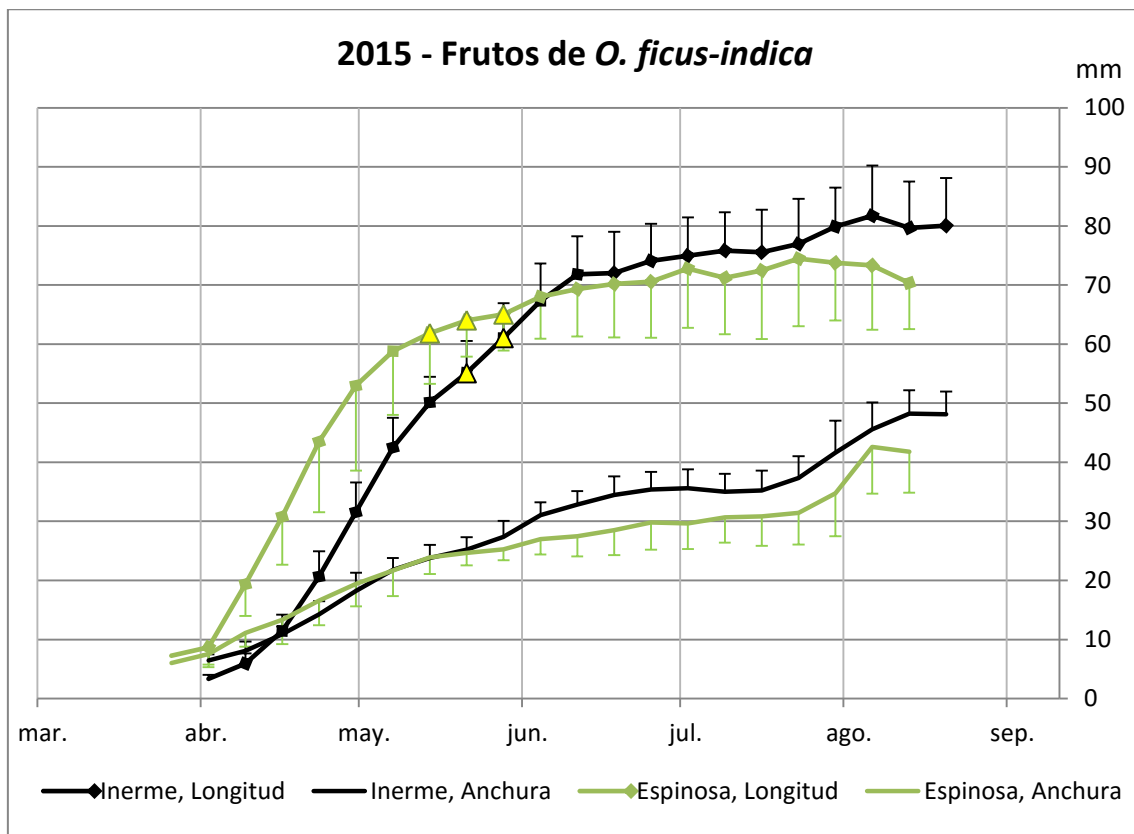


Figura 183. Evolución del crecimiento de los frutos de dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (líneas negras), y otra de la forma espinosa (líneas verdes). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los frutos, en función del tiempo. Los triángulos amarillos indican el período de floración de los frutos en cada forma. El tamaño de la muestra ( $n$ ) ha sido de 40 frutos por forma.

En 2014, aproximadamente 3 semanas después de la aparición del grueso de los frutos, aparecieron unos pocos brotes nuevos, que también fueron seguidos (Figura 184). En comparación con los frutos de aparición temprana, el crecimiento en grosor del fruto fue prácticamente idéntico, con un pequeño retraso de una o dos semanas en los frutos tardíos. En cuanto a la longitud, los frutos tardíos de la forma espinosa, tuvieron un comportamiento similar hasta el mes de agosto, al que llegaron con unas medidas semejantes a las de los frutos tempranos. Sin embargo estos últimos se estancaron en dicho momento, y los frutos tardíos continuaron creciendo hasta mediados de septiembre, aunque a un ritmo lento. La mayor diferencia la encontramos en el crecimiento en longitud de los frutos de la forma inerme. A partir de la segunda mitad de junio, los frutos tardíos crecieron a un ritmo muy superior, alcanzando finalmente una longitud muy superior a la de los frutos tempranos (Tabla 72).

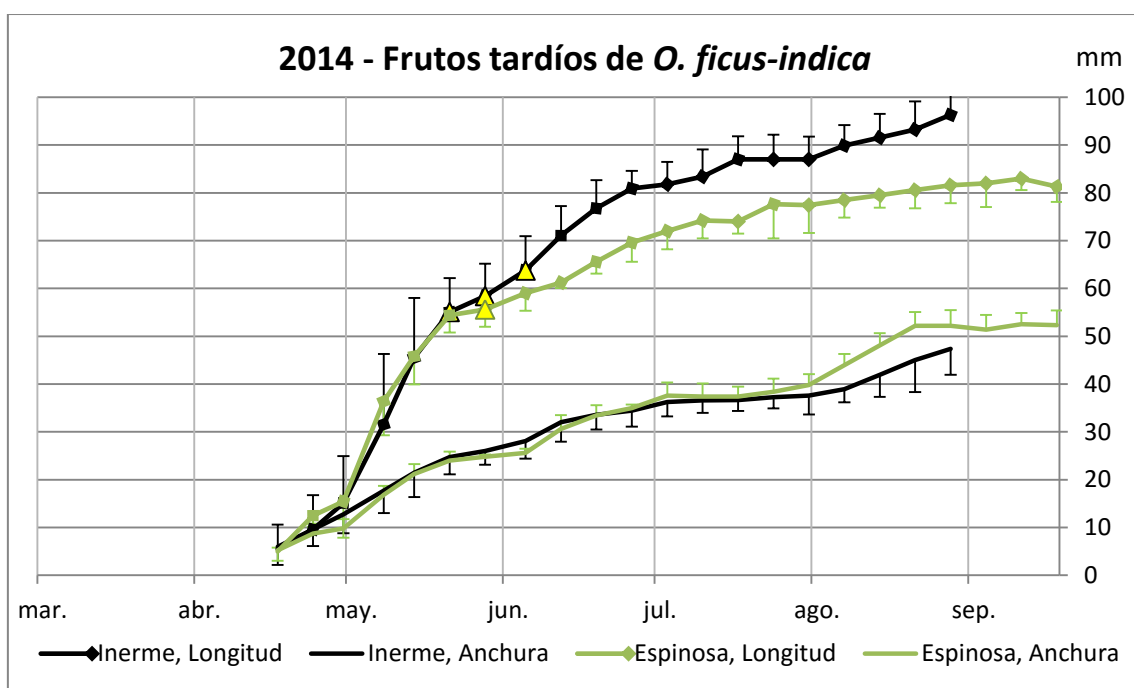


Figura 184. Evolución del crecimiento (longitud y anchura) de los frutos tardíos aparecidos en 2014 en dos plantas de las dos formas estudiadas de *O. ficus-indica*. La forma inerme se representa en negro, y la espinosa en verde. Los triángulos amarillos indican el período de floración de los frutos en cada forma. El tamaño de la muestra ( $n$ ) es 12 en la forma inerme y 5 en la espinosa.

Frutos de 2014 (tamaño final)	Forma inerme		Forma espinosa	
	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura
<b>Iniciales</b>	83 ± 11,0	48 ± 4,8	78 ± 08,3	51 ± 5,0
<b>Tardíos</b>	92 ± 8,8	46 ± 5,3	82 ± 4,1	53 ± 2,7

Tabla 72. Comparativa de los tamaños óptimos de maduración alcanzados por los frutos de aparición temprana (inicios de abril) y tardía (mediados de abril) en 2014. El tamaño de la muestra ( $n$ ) es 25 para los frutos tempranos de ambas formas, y en los frutos tardíos, 12 para la forma inerme y 5 para la espinosa. Resultados expresados en mm.

Finalmente, en la figura 185 y la figura 186 agrupamos los resultados obtenidos para cada forma en los distintos años, para facilitar la observación de las diferencias existentes entre estas, y la comprensión de sus comportamientos.

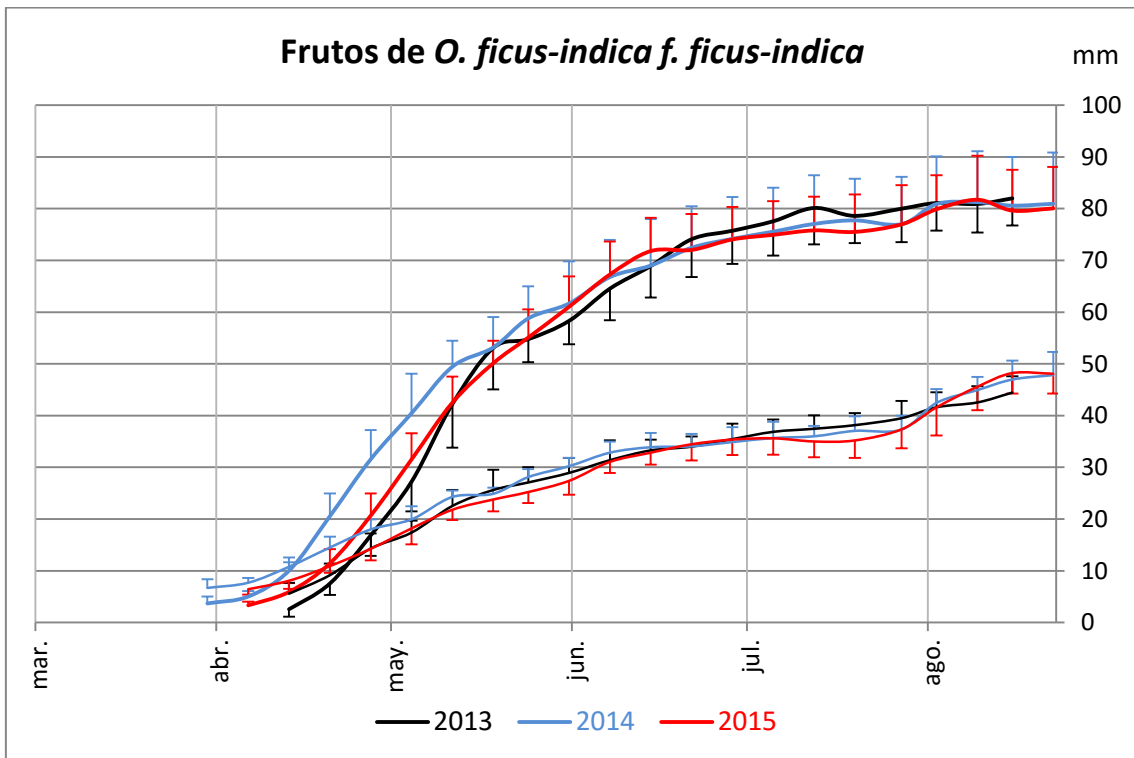


Figura 185. Comparativa de la evolución del crecimiento de los frutos de la forma inerme en los distintos años. Las curvas superiores corresponden a la longitud de los frutos, y las inferiores a sus diámetros.

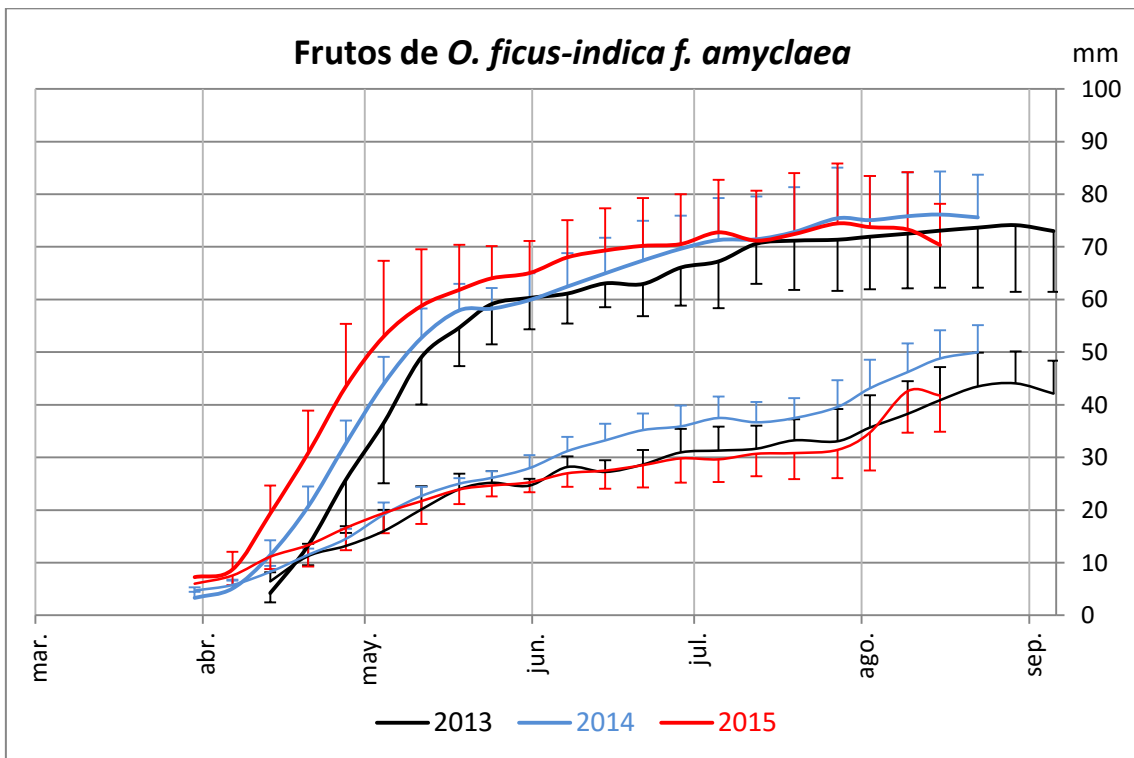


Figura 186. Comparativa de la evolución del crecimiento de los frutos de la forma espinosa en los distintos años. Las curvas superiores corresponden a la longitud de los frutos, y las inferiores a sus diámetros.

### **Cladodios**

Con los cladodios se ha actuado de la misma manera que con los frutos. Se han tabulado los valores máximos obtenidos en las mediciones, en cladodios adultos y sanos (Tabla 73). La longitud máxima alcanzada por un cladodio individual ha sido 635 mm para la forma inerme y 490 mm para la espinosa. La anchura máxima observada ha sido 225 mm para la forma inerme y 200 mm para la espinosa.

<b>Tallos adultos (máximas individuales)</b>	<b>Forma inerme</b>		<b>Forma espinosa</b>	
	<b>Longitud</b>	<b>Anchura</b>	<b>Longitud</b>	<b>Anchura</b>
<b>2013</b>	635	220	380	175
<b>2014</b>	550	225	490	200
<b>2015</b>	410	158	440	167

Tabla 73. Dimensiones **máximas** medidas en cada año y forma en el tallo de mayor tamaño. Resultados expresados en mm.

Sin embargo, hemos considerado que tienen un mayor interés los valores medios de los cladodios en ambas formas. Para ello, por una parte, se han tabulado y representado las dimensiones medias máximas de ambas formas en los diferentes años estudiados, una vez el cladodio para de crecer (Tabla 74, Figura 187). Por otra parte, se han realizado unas representaciones gráficas (Figura 188, Figura 189 y Figura 190) con el seguimiento del crecimiento mes a mes, contrastado con los datos meteorológicos del correspondiente periodo de tiempo (Tabla 75, Tabla 76, y Tabla 77).

<b>Tallos adultos (tamaño final)</b>	<b>Forma inerme</b>		<b>Forma espinosa</b>	
	<b>Longitud</b>	<b>Anchura</b>	<b>Longitud</b>	<b>Anchura</b>
<b>2013</b>	339 ± 33,3	158 ± 10,7	312 ± 38,1	140 ± 16,8
<b>2014</b>	452 ± 53,7	179 ± 19,2	359 ± 87,4	155 ± 37,5
<b>2015</b>	350 ± 34,4	141 ± 15,8	325 ± 61,2	132 ± 21,8

Tabla 74. **Media** del tamaño definitivo alcanzado por tallos nacidos en diferentes años en dos poblaciones de *O. ficus-indica*. El tamaño de la muestra (n) por cada forma es 10 para 2013 y 15 en los restantes años. Resultados expresados en mm.

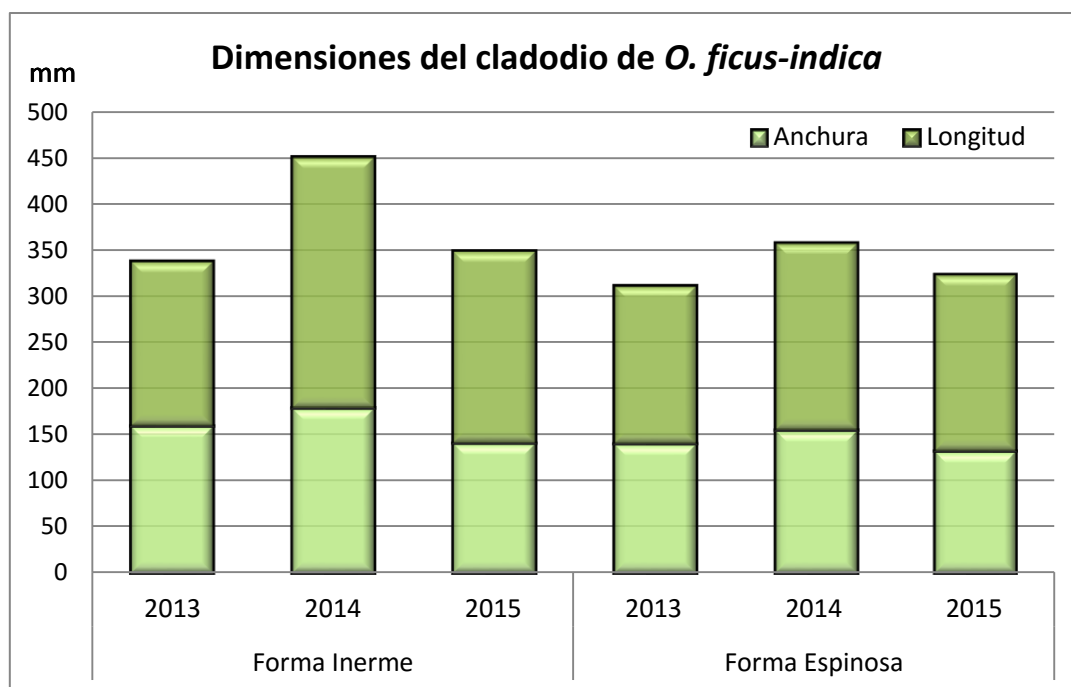


Figura 187. Media de las dimensiones finales de cladodios adultos nacidos en los años 2013, 2014 y 2015. Se comparan las formas inerme y espinosa de *O. ficus-indica*. La sección inferior de cada columna indica la anchura alcanzada por los cladodios, y la sección superior, la longitud.

En el año **2013** el crecimiento de los cladodios de ambas formas tuvo un ritmo muy similar (Figura 188). Prácticamente en dos meses, abril y mayo, los cladodios alcanzaron sus dimensiones definitivas, estancándose el crecimiento tras ello (o siendo muy limitado). Los cladodios de la forma inerme alcanzaron una longitud media de 339 mm, mientras que en la forma espinosa alcanzaron los 312 mm (Tabla 74). Las anchuras medias finales fueron de 158 y 140 mm en las formas inerme y espinosa, respectivamente. Los valores fueron por tanto superiores en la forma inerme, pero bastante cercanos entre sí. De hecho, no se ha podido probar estadísticamente una diferencia significativa ( $P > 0,05$ ) en cuanto a la longitud de los tallos. La anchura sí se ha demostrado mayor en la forma inerme que en la espinosa ( $P < 0,05$ ).

Comparados con los demás años, han sido los cladodios con unas dimensiones más reducidas. Este fenómeno coincide con que el mes de aparición de los cladodios, abril, es el de precipitaciones más escasas (16,7 mm), además de unas temperaturas más bajas (15,1 °C), de todos los años estudiados (Tabla 75).

Los cladodios nacidos al siguiente año, **2014** (Figura 189), tuvieron un comportamiento diferente entre ambas formas. Los brotes de las mismas no aparecieron al unísono. Los cladodios de la forma inerme emergieron a principios de abril, y aproximadamente un mes después, a principios de mayo, hicieron lo propio los cladodios de la forma espinosa. Al igual que el año anterior, la mayor parte del crecimiento se dio en los dos primeros meses. Este año además, los cladodios continuaron creciendo (aunque a menor ritmo), durante otro mes más en el caso de la

forma inerme, y durante 4 meses más en el caso de la forma espinosa. Al final de su periodo de crecimiento, la forma inerme arrojó unos valores de longitud sensiblemente superiores, 452 mm, a los de la forma espinosa, 359 mm. Lo mismo sucedió con las anchuras, 179 y 155 mm en las formas inerme y espinosa (Tabla 74). En ambas formas, los cladodios nacidos este año fueron los de mayor tamaño respecto al resto de años estudiados.

Las pencas de la forma inerme, que alcanzaron unas dimensiones significativamente superiores ( $P < 0,05$ ), aparecieron en un mes húmedo y cálido (Tabla 76), y continuaron creciendo durante el mes siguiente, con unas precipitaciones, si bien escasas, superiores a las del resto de años (2013, 2015) por esas fechas. Las pencas de la forma espinosa, de aparición más tardía, no gozaron de unas condiciones tan favorables durante su primer mes, y no alcanzaron unas dimensiones tan superiores respecto a los demás años estudiados.

En el último año de mediciones, **2015** (Figura 190), los cladodios de la forma espinosa fueron medidos hasta la primera semana de septiembre, momento en el que muchos de los cladodios que hasta entonces estaban siendo medidos fueron cortados de la planta por personas ajenas a la investigación. La falta de dichos cladodios provocó una alteración en los promedios calculados, así que se decidió interrumpir las mediciones.

Este año los cladodios aparecidos mostraron de nuevo un comportamiento similar entre ellos. Los nuevos cladodios de ambas formas brotaron a mediados de abril, y su crecimiento se concentró en los dos primeros meses, estancándose pasado su tercer mes de vida. Las dimensiones medias finales fueron, para las formas inerme y espinosa respectivamente, 350 y 325 mm de longitud, y 141 y 132 mm de anchura (Tabla 74). Estas dimensiones son superiores a las de 2013. En la forma inerme son inferiores a las de 2014, en la forma espinosa, semejantes. La diferencia de tamaño de cladodios brotados en 2015 entre ambas formas, a pesar de parecer clara, no ha podido probarse significativa ( $P < 0,05$ ).

Abril, mes de la aparición de los brotes, tuvo unas precipitaciones muy abundantes (Tabla 77), 48,8 mm, siendo aún más húmedo que el mes de abril del año anterior. Esto contrasta con el mes consecuente, mayo, que fue muy seco (0,1 mm de precipitaciones) y extremadamente cálido.

2013	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalía		mm	Porcent.	
Marzo	12,2	-0,6	cálido	156,6	522%	extr. húmedo
Abril	15,1	+0,4	cálido	16,7	38%	seco
Mayo			normal		25-50%	seco
Junio	23,2	+0,4	normal	2,9	16%	seco
Julio	27,2	+1,5	muy cálido	0,9	32%	húmedo
Agosto	27,4	+2,0	muy cálido	3,8	66%	húmedo
Septiembre	24,5	+2,0	Muy cálido	9,5	36%	seco

Tabla 75. Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y septiembre de 2013, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

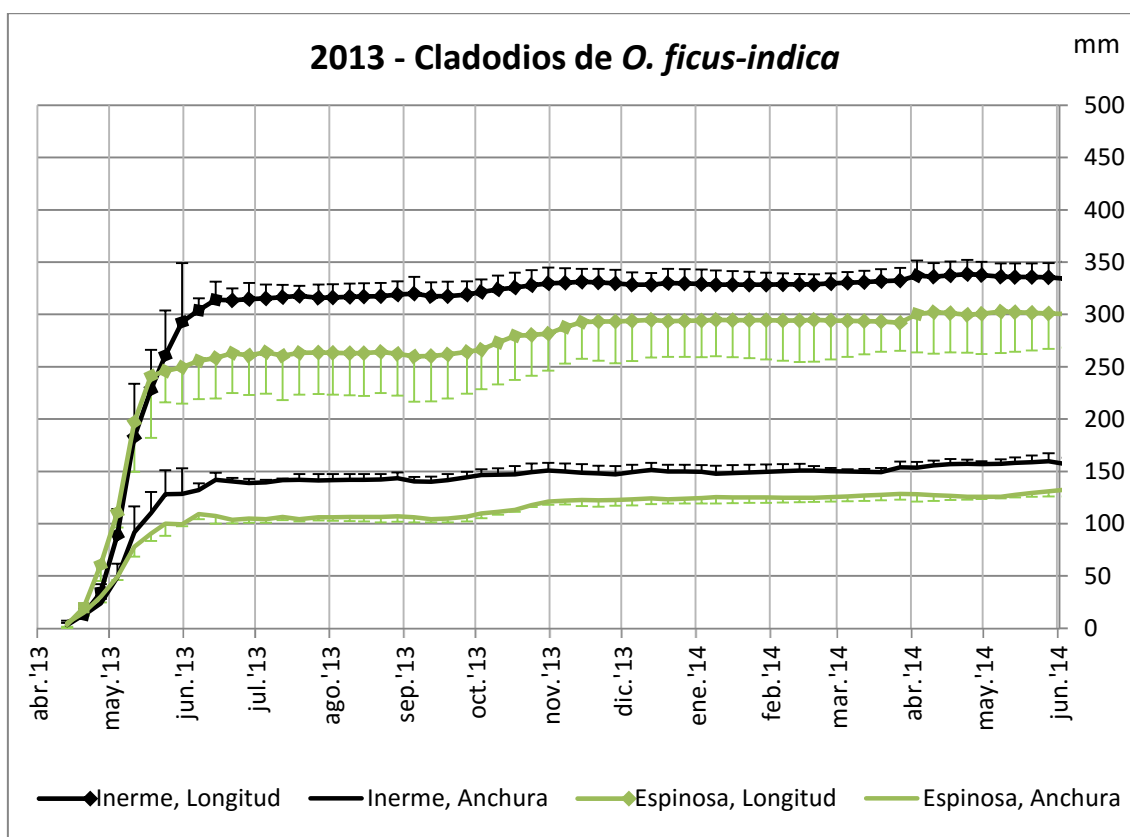


Figura 188. Evolución del crecimiento de los tallos nacidos en 2013 en dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (en negro), y otra de la forma espinosa (en verde). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los tallos, en función del tiempo. El tamaño de la muestra (*n*) ha sido de 10 tallos por forma.

2014	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalía		mm	Porcent.	
Marzo	13,2	+0,6	cálido	23,0	50%	seco
Abril	17,2	+2,4	muy cálido	41,0	93%	húmedo
Mayo	20,3	+1,9	muy cálido	10,7	31%	seco
Junio	23,1	+0,3	normal	21,2	115%	húmedo
Julio	25,3	-0,3	frío	10,6	366%	muy húmedo
Agosto	25,6	+0,2	normal	0	0%	seco
Septiembre	23,1	+0,5	normal	58,7	220%	muy húmedo

Tabla 76. Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y septiembre de 2014, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

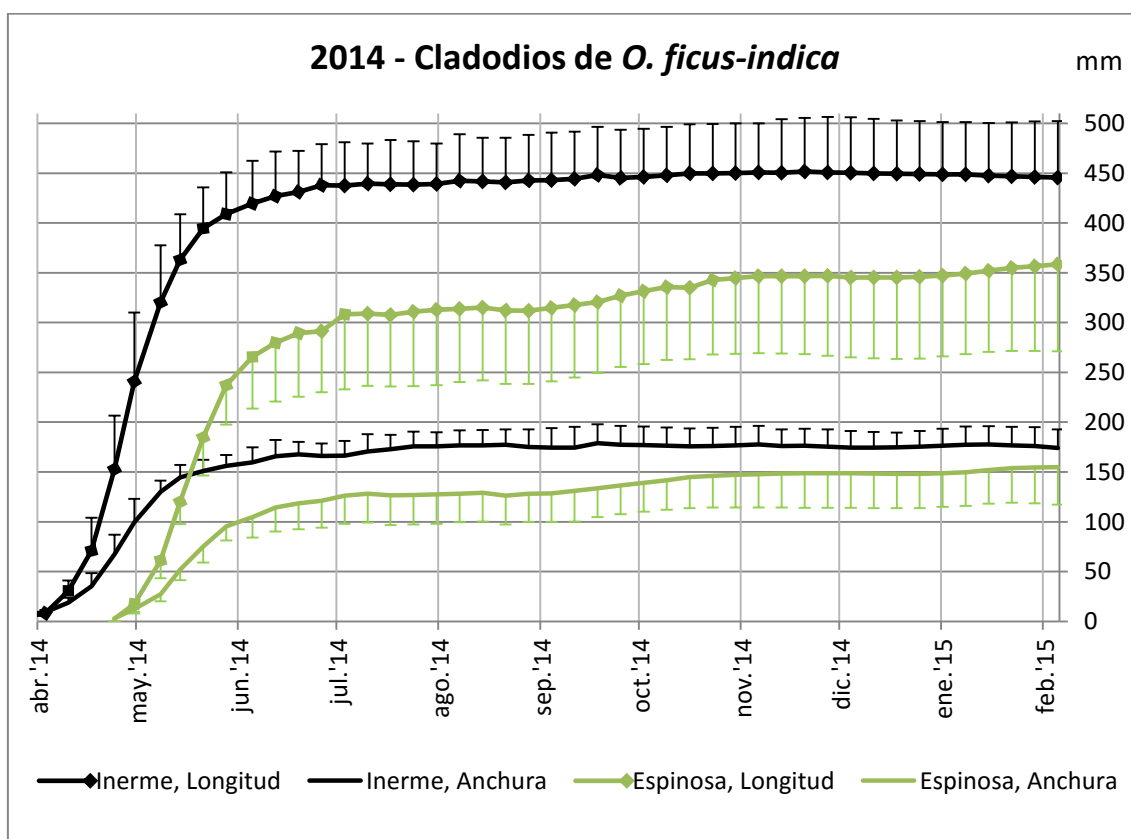


Figura 189. Evolución del crecimiento de los tallos nacidos en 2014 en dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (en negro), y otra de la forma espinosa (en verde). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los tallos, en función del tiempo. El tamaño de la muestra (n) ha sido de 15 tallos por forma.



2015	Temperaturas			Precipitaciones		
	°C	Anomalía		mm	Porcent.	
Marzo	13,7	+0,4	cálido	13,1	44%	seco
Abril	17,2	+2,1	muy cálido	48,8	100%	húmedo
Mayo	22,2	+3,5	extr. cálido	0,1	0%	muy seco
Junio	25,5	+2,0	muy cálido	34,2	241%	muy húmedo
Julio	27,4	+1,4	muy cálido	0	0%	normal
Agosto	26	+0,1	cálido	6,8	142%	húmedo
Septiembre	22,5	-0,4	frío	8,3	35%	seco

Tabla 77 Datos meteorológicos del período comprendido entre marzo y septiembre de 2015, medido en la estación meteorológica del Aeropuerto de Badajoz. Fuente: AEMET.

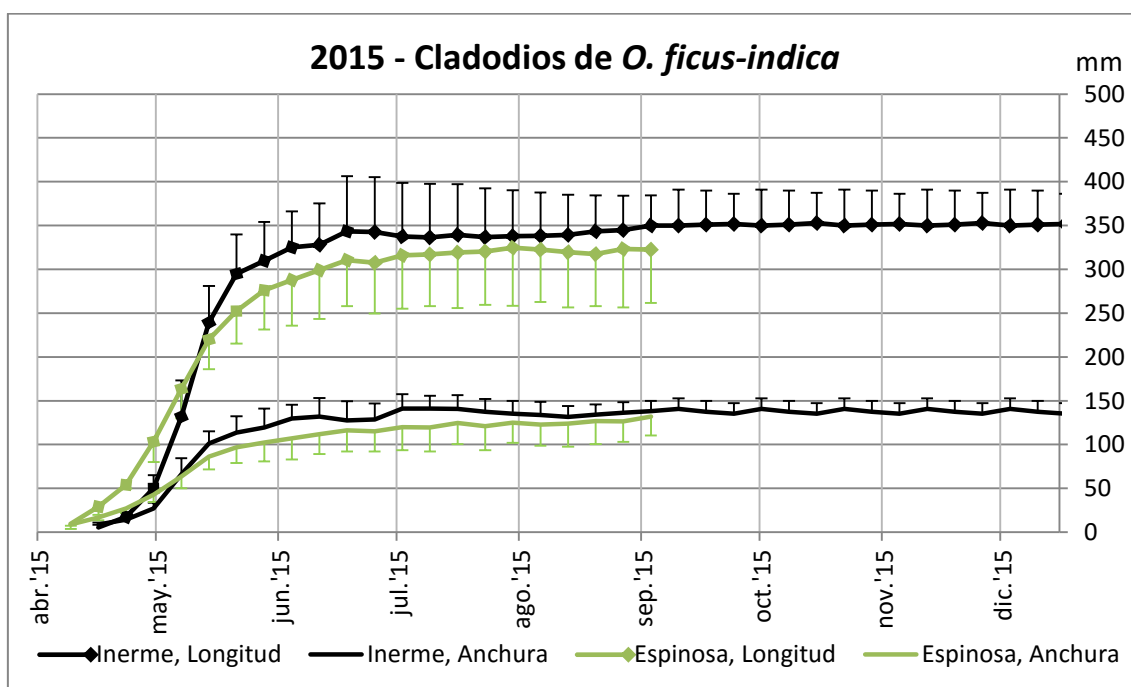


Figura 190. Evolución del crecimiento de los tallos nacidos en 2015 en dos plantas de *O. ficus-indica*, una de la forma inerme (en negro), y otra de la forma espinosa (en verde). Se ha medido tanto la longitud como la anchura media de los tallos, en función del tiempo. El tamaño de la muestra (n) ha sido de 15 tallos por forma.

En el año 2003 también se estuvo observando la evolución de unos pocos brotes tardíos (Figura 191), que aparecieron entre inicios de julio (forma espinosa) y finales del mismo mes (forma inerme). Los resultados obtenidos fueron muy superiores a los obtenidos en cualquier otro año, especialmente en la forma inerme (Tabla 78).

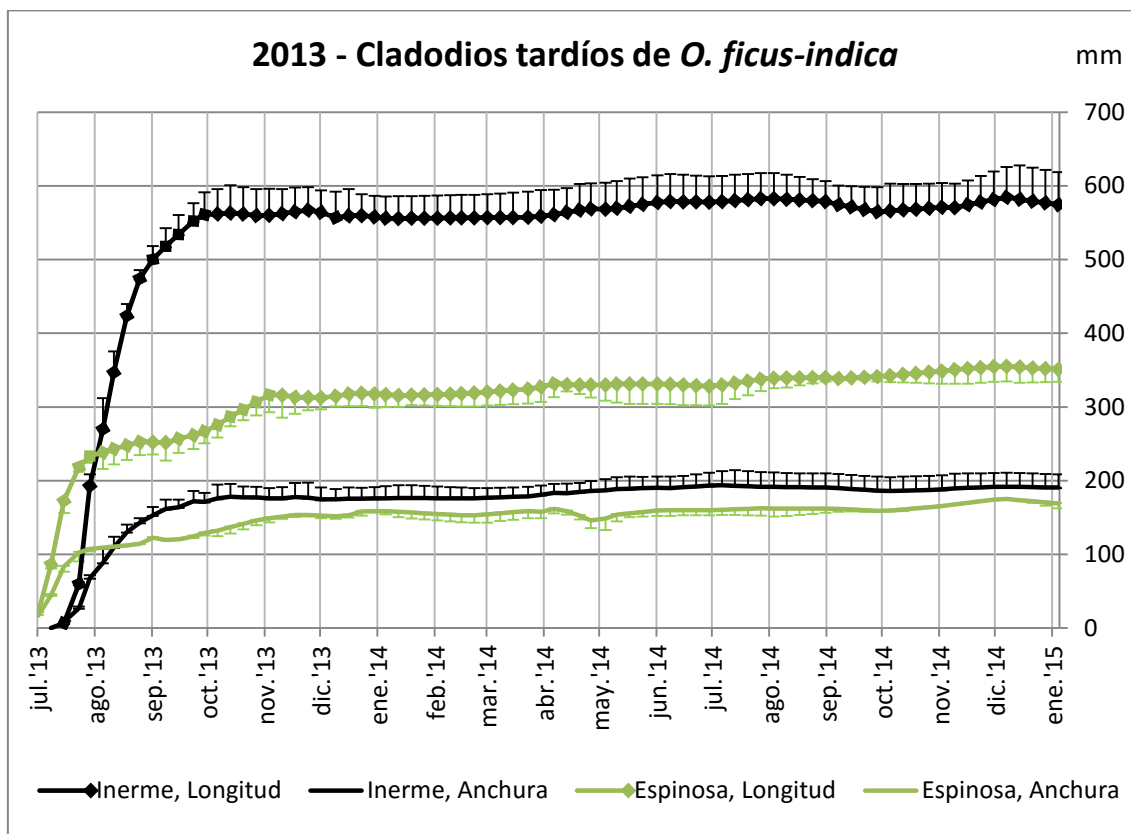


Figura 191. Evolución del crecimiento (longitud y anchura) de los tallos tardíos aparecidos en 2013 en dos plantas de las dos formas estudiadas de *O. ficus-indica*. La forma inerme se representa en negro, y la espinosa en verde. El tamaño de la muestra (*n*) es 4 en la forma inerme y 2 en la espinosa.

Tallos de 2013 (tamaño final)	Forma inerme		Forma espinosa	
	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura
Iniciales	339 ± 33,3	158 ± 10,7	312 ± 38,1	140 ± 16,8
Tardíos	585	194	370	175

Tabla 78. Comparativa de los tamaños alcanzados por los cladodios de aparición temprana (abril) y tardía (julio) en 2013. El tamaño de la muestra (*n*) es 10 para los cladodios tempranos de ambas formas, y en los cladodios tardíos, 4 para la forma inerme y 2 para la espinosa. Resultados expresados en mm.

Al igual que hemos hecho con los frutos, se han representado gráficamente los resultados agrupados para cada forma en cada año, en la figura 192 y la figura 193, de modo que resulte más sencillo observar las diferencias existentes entre los comportamientos de los cladodios en función de ambas variables (forma y año).

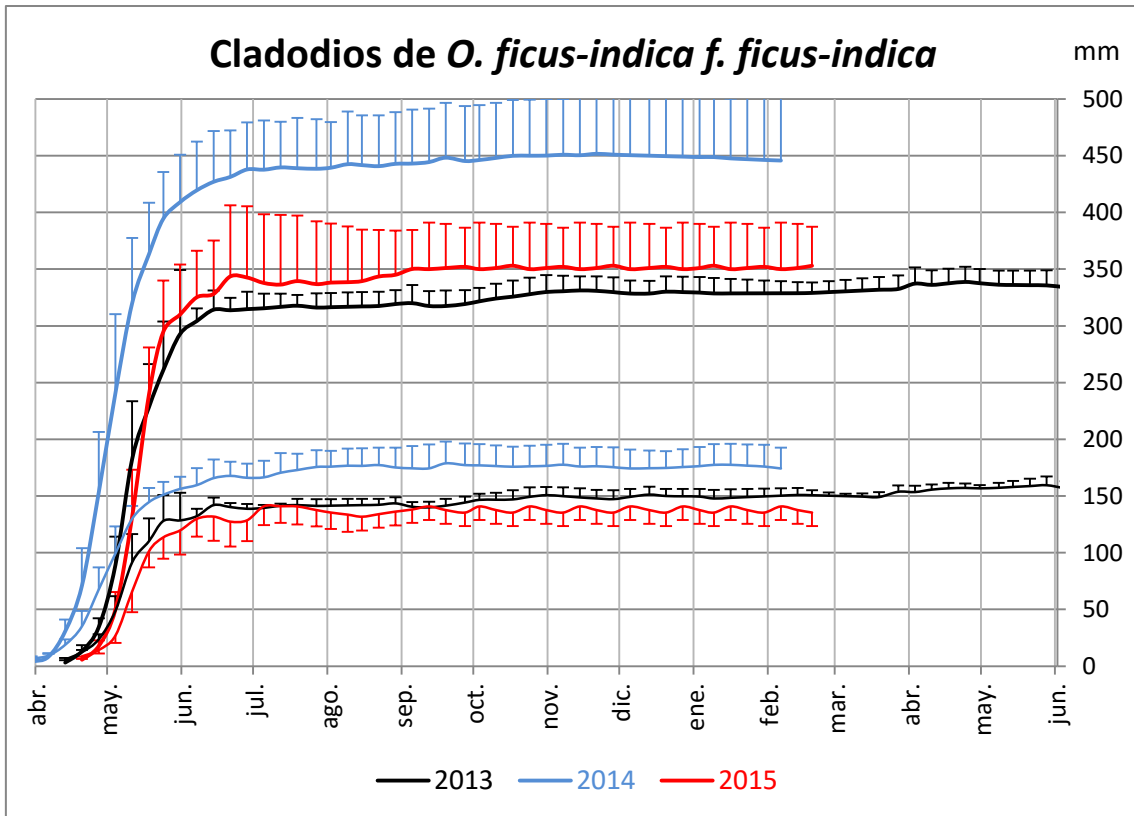


Figura 192. Comparativa de la evolución del crecimiento de los cladodios de la forma inerme en los distintos años. Las curvas superiores corresponden a la longitud de los tallos, y las inferiores a las anchuras.

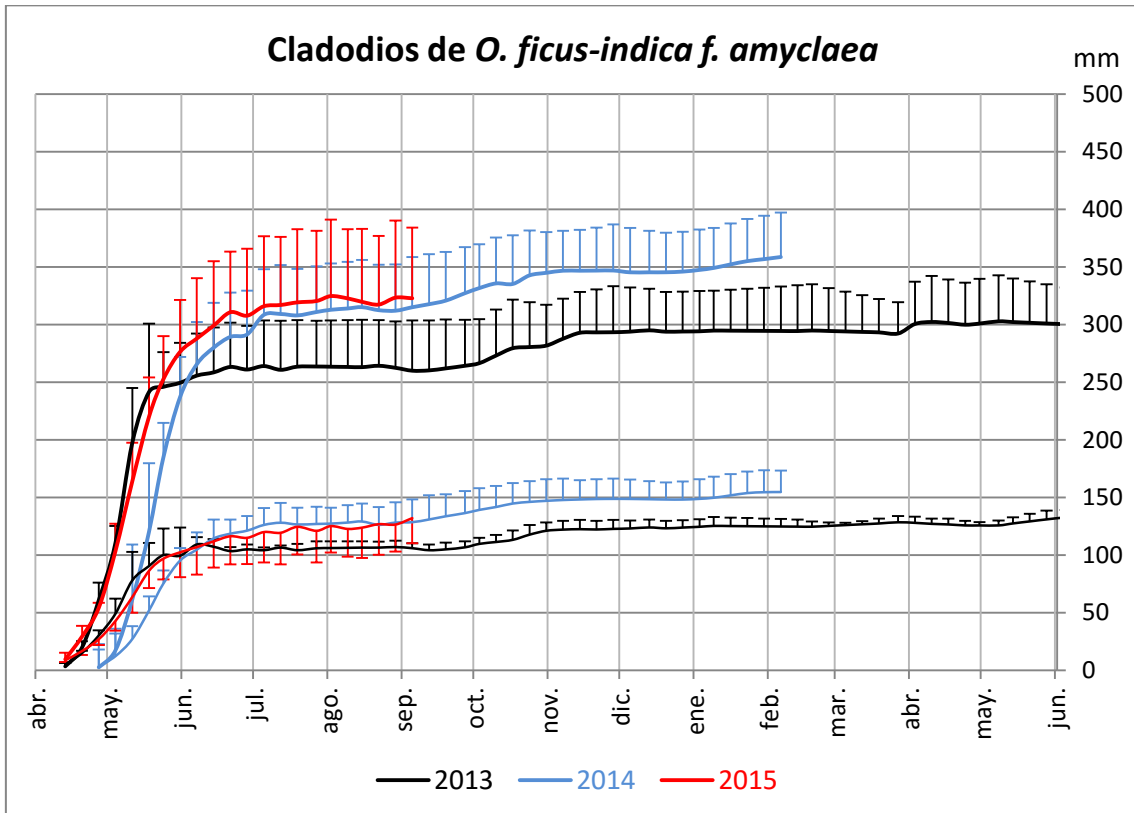


Figura 193. Comparativa de la evolución del crecimiento de los cladodios de la forma espinosa en los distintos años. Las curvas superiores corresponden a la longitud de los tallos, y las inferiores a las anchuras.

## Productividad

La superficie de suelo ocupada por la chumbera de la forma inerme (Figura 194) está dividida en dos trozos, ocupados por una planta más grande y otra más pequeña, que ocupan respectivamente 35,4 m<sup>2</sup> y 12,3 m<sup>2</sup> de suelo. En total por tanto, ocupan un área de suelo de 47,7 m<sup>2</sup>. Por su parte, la superficie ocupada por la chumbera de la forma espinosa es de 6,7 m<sup>2</sup>.

Sin embargo, como se ha comentado en los materiales y métodos, es necesario tener en cuenta también 1,5 metros de espacio libre alrededor de cada planta. Por tanto la superficie productiva de cada planta es 114 m<sup>2</sup> para la forma inerme, y 27,6 m<sup>2</sup> para la espinosa.



Figura 194. Fotografía aérea de las chumberas estudiadas de la forma inerme. A la derecha se remarca la superficie que ocupan. Fotografía de 2015.

## Frutos

De los recuentos del número de frutos de las plantas hemos obtenido los siguientes resultados. Durante la primera época de fructificación de 2015, la forma inerme ha producido 2.499 frutos. Por su parte, la forma espinosa ha producido 206 frutos durante la misma época.

	Frutos producidos	Área ocupada (m <sup>2</sup> )	Productividad (frutos/m <sup>2</sup> )
<b>Forma inerme</b>	2.499	114,0	21,9
<b>Forma espinosa</b>	206	27,6	7,5

Tabla 79. Productividad de las chumberas inerme y espinosa durante la primera temporada fructífera de 2015. Número de frutos producidos por superficie cultivada.

La productividad en términos del número de frutos producidos por superficie cultivada (Tabla 79) fue de 21,9 y 7,5 frutos por m<sup>2</sup> de suelo ocupado por las plantas inerme y espinosa, respectivamente.

Por otra parte, partiendo de estos datos y conociendo el peso medio de los frutos, hemos podido calcular la productividad en términos de peso de frutos producidos por unidad de superficie ocupada por la planta (Tabla 80). La planta inerme, en 2015, produjo 2,19 Kg de frutos por cada m<sup>2</sup> ocupado por la planta. La forma espinosa tuvo una productividad de 0,73 Kg/m<sup>2</sup>. Traduciendo los valores a hectáreas nos da unas producciones de 21.900 y 7.300 Kg por hectárea, en las formas inerme y espinosa respectivamente.

	Frutos / m <sup>2</sup>	Peso medio del fruto (gr)	Productividad (Kg/Ha)
<b>F. inerme</b>	21,9	99,98	21.900
<b>F. espinosa</b>	7,5	98,18	7.300

Tabla 80. Productividad de las chumberas inerme y espinosa durante la primera temporada fructífera de 2015. Peso de **frutos** producidos por superficie cultivada.

### **Cladodios**

Para calcular la productividad de la planta en cuanto a cladodios producidos, se ha recontado primeramente la cantidad de cladodios productivos que alberga cada planta. La chumbera inerme contiene 1267 (±88) cladodios productivos, mientras que la chumbera espinosa tiene 191 cladodios productivos.

	Forma inerme	Forma espinosa
<b>Terminales</b>	1.267 (± 88)	143
<b>Subterminales</b>	116	48
<b>Total: Cladodios Productivos</b>	<b>1.383 (± 88)</b>	191

Tabla 81. Resultados. Número de cladodios productivos en las plantas inerme y espinosa estudiados.

A partir de 15 fotografías, hemos calculado el ratio de cladodios producidos por cladodio productivo. Los resultados obtenidos han sido 1,12 y 0,90 cladodios brotados por cladodio productivo en las formas inerme y espinosa, respectivamente. Multiplicando estos datos por el número de cladodios productivos, hemos obtenido unos valores (Tabla 82) que se deberían asemejar a los datos reales de productividad en términos de cladodios nuevos durante la primera temporada de fructificación de 2015 en ambas plantas.

	<b>Clads. producidos / Cladodio productivo</b>	<b>Cladodios productivos</b>	<b>Cladodios producidos</b>
<b>F. inerme</b>	1,12 ( $\pm 0,41$ )	1.383	1.548,9
<b>F. espinosa</b>	0,90 ( $\pm 0,19$ )	191	171,9

Tabla 82. Número de cladodios producidos en las plantas inerme y espinosa durante la primera temporada de fructificación de 2015.

Tal y como hicimos con los frutos, hemos calculado la productividad en términos de cladodios nuevos producidos por unidad de superficie ocupada por la planta (Tabla 83). El resultado ha sido que la forma inerme produce 13,6 cladodios por metro cuadrado de suelo ocupado por la planta. La forma espinosa por su parte produce 6,2 cladodios por metro cuadrado de suelo ocupado por la planta.

	<b>Cladodios producidos</b>	<b>Área ocupada (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Productividad (cladodios/m<sup>2</sup>)</b>
<b>F. inerme</b>	1.548,9	114,0	13,6
<b>F. espinosa</b>	171,9	27,6	6,2

Tabla 83. Productividad de las chumberas inerme y espinosa durante la primera temporada fructífera de 2015. Número de cladodios producidos por superficie cultivada.

La producción también se ha calculado en términos de masa de cladodios producida por unidad de superficie ocupada por la planta. Como hemos comentado, este cálculo se ha realizado de dos formas distintas, en función del tipo de producto que queramos aprovechar.

En el caso de los nopalitos (Tabla 84), hemos multiplicado el número de cladodios producidos durante el año, por el peso deseable para un nopalito de calidad. De acuerdo con la bibliografía, los nopalitos deben ser cosechados y comercializados al alcanzar una longitud de 20-25 cm y pesar entre 90 y 100 gr (Pimienta-Barrios, 1993; Cantwell *et al.*, 1999). Así, realizando los cálculos en base a 100 gr por nopalito, se han obtenido producciones de 1,36 y 0,62 kg de nopalitos por m<sup>2</sup> de suelo ocupado por las plantas inerme y espinosa, respectivamente. Esto es equivalente a 13.600 Kg/Ha en la forma inerme, y 6.200 Kg/Ha en la espinosa.

	<b>Nopalitos / m<sup>2</sup></b>	<b>Peso deseable del nopalito (gr)</b>	<b>Productividad (Kg/Ha)</b>
<b>F. inerme</b>	13,6	100	13.600
<b>F. espinosa</b>	6,2	100	6.200

Tabla 84. Productividad de las chumberas inerme y espinosa durante la primera temporada fructífera de 2015. Peso de **nopalitos** producidos por superficie cultivada.

Si nos interesan los cladodios adultos (Tabla 85), las producciones se han calculado en base al peso promedio de los cladodios una vez han alcanzado su tamaño definitivo. En este caso, la chumbera inerme estudiada ha tenido una producción de 9,86 kg de cladodios nuevos producidos por cada metro cuadrado de suelo ocupado por la planta, o lo que es lo mismo 98.000 Kg por Ha. Mientras que la forma espinosa ha generado 4,44 kg por m<sup>2</sup>, o 44.400 Kg por Ha.

	<b>Cladodios / m<sup>2</sup></b>	<b>Peso medio del cladodio (gr)</b>	<b>Productividad (Kg/Ha)</b>
<b>F. inerme</b>	13,6	725	98.600
<b>F. espinosa</b>	6,2	716	44.400

*Tabla 85. Productividad de las chumberas inerme y espinosa durante la primera temporada fructífera de 2015. Peso de **cladodios adultos** producidos por superficie cultivada.*





## Discusión

### Seguimiento del desarrollo

Los brotes florales y los tallos nuevos tienen, por lo general, una primera aparición prácticamente simultánea durante la primera mitad de abril. Existen excepciones de brotes que se adelantan, aunque son poco frecuentes. Más frecuentes son los brotes tardíos, pudiendo aparecer brotes florales hasta los últimos compases de mayo y brotes de cladodios a finales de julio.

#### *Frutos*

Se ha observado que los primeros frutos aparecen entre finales de marzo y mediados de abril. Los frutos continúan apareciendo durante aproximadamente un mes, hasta mediados de mayo, aunque cada vez con menos frecuencia.

La antesis tiene lugar principalmente en la segunda mitad de mayo (Figura 182 y Figura 183), pudiendo extenderse durante la primera mitad de junio (Figura 181).

El desarrollo de los frutos sigue un patrón establecido. Crecen en longitud a gran velocidad durante su primer mes o mes y medio de vida, alcanzando entre los 50 y 60 mm, y luego continúan creciendo, pero a un ritmo más contenido, hasta que se desprenden, midiendo entre 70 y 80 mm de largo. En ocasiones, tras haber adquirido el punto óptimo de maduración, reducen su longitud según se deterioran y pierden turgencia. Por otra parte, el crecimiento en grosor sigue un camino inverso. En un principio los frutos crecen de manera muy lenta en anchura, y a mediados o finales de julio (midiendo de 30 a 40 mm de anchura) aceleran en gran medida el crecimiento hasta mediados o finales de agosto, alcanzando entre los 40 y 50 mm de anchura. Por tanto, durante el proceso de maduración los frutos engordan entre 10 y 15 mm en apenas un mes.

Simplificando, los frutos crecen en longitud principalmente durante su primer mes (generalmente abril), y en anchura durante el último (a partir de mediados de julio), hasta alcanzar la madurez.

Generalmente, los frutos de ambas formas se desprenden durante la segunda mitad de agosto. Sin embargo siempre quedan frutos que tardan bastante más tiempo en caer, o incluso llegando a mantenerse aferrados hasta el año siguiente, aunque este fenómeno es poco frecuente.

El momento oportuno de la recogida del fruto no es fijo. En los distintos años estudiados, han alcanzado el punto óptimo de madurez en distintos momentos, principalmente en la segunda mitad de agosto y la primera de septiembre. Esta variabilidad se da incluso en frutos de una misma planta. Por ello consideramos oportuno, a la hora de realizar un cultivo, llevar un seguimiento de la evolución de los frutos, especialmente a partir de la segunda quincena de agosto.

Las diferencias en las dimensiones de los frutos de ambas formas han sido inconstantes. En todos los años estudiados, los frutos de la forma inerme han tenido una mayor media de longitud, aunque el único año en el que se ha podido probar una diferencia significativa ha sido en 2015. Por otra parte, se ha probado que el grosor de los frutos en un año es superior en la forma inerme (2015), en otro en la espinosa (2014), y en el año restante no ha habido una diferencia significativa. Teniendo en cuenta todo lo anterior, no se puede decir con total claridad que los frutos de una forma sean superiores a los de otra, aunque de nuestras observaciones y de las medias, nos podamos aventurar a decir que los frutos de la forma inerme parezcan ser algo superiores en tamaño. De hecho en el año 2015 fue significativamente superior tanto en longitud como en grosor.

El aparente mayor tamaño de los frutos maduros de la forma inerme en parte parece debido a que durante la segunda mitad del mes de mayo, la forma espinosa reduce ligeramente su velocidad de crecimiento, y es en ese momento en el que los frutos de la forma inerme le toman la delantera en cuanto a tamaño, ya que ellos no parecen sufrir esa reducción del crecimiento.

Las condiciones atmosféricas de los 3 años estudiados han sido distintas en el momento de aparición de los brotes florales, sin embargo, el crecimiento durante sus primeros compases ha sido bastante parejo. Ejemplo de ello es que a 1 de junio de todos los años estudiados, a pesar de las diferentes condiciones meteorológicas de los meses previos, los frutos tenían unas medidas muy similares, en longitud (60-65 mm) y anchura (25-30 mm). Además, las dimensiones finales alcanzadas por los frutos de una misma forma en los distintos años también han sido bastante constantes. Todo esto nos lleva a pensar que las condiciones atmosféricas tienen un efecto limitado sobre el crecimiento inicial de los frutos (siempre y cuando dichas condiciones no sean extremas y limiten el crecimiento).

Por otra parte, durante el año 2014 se pudo realizar además un seguimiento de algunos frutos tardíos, aparecidos a mediados de abril, casi un mes más tarde que el grueso de los frutos. Aunque los aparecidos en dicho momento fueron pocos, por lo que la muestra fue pequeña (n igual a 12 en la forma inerme y 5 en la espinosa) y por tanto los resultados no son del todo fiables, resulta de interés observar su

comportamiento, ya que alcanzaron mayor tamaño. Es destacable que en 2013 la mayor parte de los frutos aparecieron en la misma época que los tardíos de 2014, y su tamaño fue normal, menor que el de los tardíos de 2014. Por tanto es descartable que el momento de aparición del fruto sea el único factor que afecte a su crecimiento.

Los frutos tardíos de 2014 crecieron en longitud a gran velocidad durante su primer mes y medio, de tal modo que el 1 de junio ambas formas tenían unos frutos con una media de longitud 0,5 cm mayor. Los frutos tardíos, siguieron teniendo una velocidad de crecimiento mayor, por lo que a partir de ese momento adelantaron en tamaño a los frutos más tempranos. Resulta curioso que los frutos de la forma espinosa también sufrieron un retardo en su crecimiento en la segunda mitad de mayo, como los frutos tempranos de todos los años estudiados. Al final del crecimiento de los frutos tardíos de ambas formas, su longitud fue mayor que la de los frutos nacidos a finales de marzo (especialmente en la forma inerme). El crecimiento en grosor también tuvo una mayor velocidad, alcanzando el mismo diámetro de los frutos tempranos el 1 de julio. A partir de entonces los crecimientos fueron iguales al de los tempranos, obteniéndose unos valores finales en grosor iguales a los frutos tempranos

Resumiendo, los frutos tardíos estudiados en 2014 tuvieron un comportamiento semejante, aunque con un ritmo de crecimiento superior que les permitió alcanzar unas dimensiones mayores (fueron más largos y de igual diámetro).

Ya se ha visto que la utilización de la técnica de “scozzolatura” (brotes de otoño), da lugar a frutos más grandes, por lo que se demuestra que el momento de aparición del fruto puede condicionar su crecimiento. En el caso de la scozzolatura podría explicarse por 2 razones. Una es que los nuevos brotes tienen una menor competencia por los recursos. En ese momento es poco frecuente que aparezcan tallos nuevos, por lo que la mayor parte de los recursos irían para hacer crecer los frutos. Otra razón es que las condiciones ambientales son favorables en ese momento, ya que las precipitaciones son frecuentes.

Sin embargo, en los brotes tardíos de primavera las condiciones ambientales no fueron muy diferentes respecto al que sufrieron los brotes tempranos de primavera, ya que tan sólo se retrasaron 3 semanas aproximadamente. Además, la competencia por los recursos debería ser semejante, ya que en dicho momento aún están creciendo los frutos y brotes anteriores. Por tanto, a pesar de haberse observado que los frutos tardíos son de mayores dimensiones (o lo parece, teniendo en cuenta el pequeño tamaño de la muestra), las razones de este fenómeno merecen ser estudiadas más a fondo.

### ***Cladodios***

En cada uno de los años estudiados, el promedio de las dimensiones de los cladodios de la forma inerme ha sido, en mayor o menor medida, superior al de la forma espinosa (Tabla 74). En algunos de los casos esta diferencia se ha podido probar significativa mediante herramientas estadísticas.

Incluyendo ambas formas, la longitud de un cladodio adulto oscila alrededor de los 310 y 360 mm, aunque si las condiciones son óptimas, puede llegar a ser muy superior. La anchura se aproxima a los 150 mm. A la diferencia entre promedios, hay que añadir que las dimensiones máximas medidas también nos indican que las pencas de la forma inerme pueden llegar a ser mucho mayores que las de la forma espinosa (Tabla 73).

El brote de los cladodios tiene lugar fundamentalmente durante la primera mitad del mes de abril. Respecto a su desarrollo, se ha observado que los tallos de la forma inerme crecen fundamentalmente sus tres primeros meses de vida, y posteriormente su crecimiento se reduce ostensiblemente. En la forma espinosa, la mayor parte del crecimiento se da durante los dos primeros meses y luego se estabiliza, para tener un pequeño crecimiento los meses de septiembre y octubre. Para ambas formas, el crecimiento en longitud y anchura de cada penca es simultáneo, los aumentos o disminuciones en los ritmos de crecimiento coinciden en el tiempo. Es decir, el momento en que la penca crece a mayor ritmo en longitud, también lo hace en anchura, y viceversa.

Por otra parte, los diferentes resultados obtenidos en los distintos años, nos lleva a pensar que la única variable conocida entre dichos años, las condiciones climáticas, han afectado al crecimiento vegetativo de las plantas. Teniendo en cuenta que el crecimiento de la penca se produce durante sus primeros meses, parece lógico pensar que son las condiciones atmosféricas en ese momento las que afectan en mayor medida, condicionando el tamaño final de los cladodios.

Nuestras observaciones nos llevan a pensar que, como prácticamente en cualquier vegetal, la disponibilidad de agua tiene que ser un factor de importancia en el crecimiento de las chumberas, a pesar de ser plantas bien adaptadas a la escasez de lluvias. Los resultados parecen indicar que los tallos alcanzan mayores tamaños si brotan en un periodo más húmedo, cosa bastante lógica. En concreto, las condiciones ambientales durante los dos o tres primeros meses de vida de los cladodios son especialmente importantes. También parece tener impacto la cantidad de lluvias recibidas el mes anterior a la aparición de los brotes, presumiblemente por aumentar la disponibilidad de agua en el momento en el que la planta se está preparando para

brotar. Así, se ha observado que parece haber una relación entre el crecimiento de los cladodios durante un mes, y las precipitaciones de dicho mes y el anterior. Es decir, el mes posterior a uno húmedo, el crecimiento es alto (siempre que se encuentre dentro de la época de crecimiento). Para ilustrar todo lo anterior, se ha elaborado la tabla 86, que muestra el crecimiento mensual medio de los cladodios en cada año, en relación con las precipitaciones de dichos meses.

F. inerme	2013			2014			2015		
	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura
Marzo	156,6			23,0 <sub>-</sub>	+6	+8	13,1		
Abril	16,7 <sub>--</sub>	+58	+35	41,0	+235	+91	48,8 <sub>--</sub>	+50	+27
Mayo		+235	+94	10,7	+173	+59	0,1	+266	+97
Junio	2,9	+22	+10	21,2	+24	+8	34,2	+22	+11
Julio	0,9	+1	+2	10,6	+1	+10	0	+0	+0
Agosto	3,8	+3	+1	0	+4	+0	6,8	+7	+1
Septiembre	9,5	+1	+3	58,7	+2	+1	8,3		
F. espinosa	2013			2014			2015		
	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura	L / m <sup>2</sup>	Long.	Anchura
Marzo	156,6			23,0			13,1		
Abril	16,7 <sub>--</sub>	+82	+38	41,0 <sub>-</sub>	+17	+12	48,8 <sub>--</sub>	+104	+43
Mayo		+168	+62	10,7	+232	+87	0,1	+177	+62
Junio	2,9	+12	+4	21,2	+52	+25	34,2	+31	+13
Julio	0,9	+1	+2	10,6	+12	+3	0	+12	+6
Agosto	3,8	+0	+0	0	+0	+1	6,8	+0	+3
Septiembre	9,5	+3	+2	58,7	+17	+10	8,3		

Tabla 86. Datos de precipitaciones (en L/m<sup>2</sup>), y crecimiento medio mensual (expresado en mm) de los cladodios de una planta de *O. ficus-indica* de la forma inerme y otra de la espinosa durante 3 años consecutivos. Se ha empleado un código de color en los datos de precipitaciones para facilitar la interpretación de los datos: las precipitaciones por debajo de los 10 L/m<sup>2</sup> están en un tono amarillento. De 10 a 20, de 20 a 40, y valores superiores a 40 L/m<sup>2</sup>, en tonos azules de creciente intensidad.

En los años 2013 y 2015, los tallos de la forma inerme brotaron prácticamente al mismo tiempo, a mediados de abril. Agrupando los datos de precipitación de marzo y

abril, el año 2013 fue más lluvioso ( $173 \text{ L/m}^2$  frente a  $62 \text{ L/m}^2$ ), y los cladodios en abril crecieron más que en 2015. Sin embargo, la cantidad de precipitaciones de los meses de abril y mayo en 2015 fueron superiores ( $49 \text{ L/m}^2$  frente a  $17 \text{ L/m}^2$ ), y en dicho año las pencas crecieron más que en 2013. Teniendo en cuenta que el grueso del crecimiento de los cladodios de la forma inerme se da en los 2 primeros meses, los resultados de junio no se han tenido en cuenta.

Los brotes de la forma inerme en el año 2014 fueron más tempranos, apareciendo en los últimos días de marzo, por lo que la comparación con el resto de años no puede ser exacta. Sin embargo, sí que se observan dos fenómenos reseñables, y que pensamos que guardan relación entre sí. Por una parte, las lluvias son abundantes y están más repartidas durante los primeros meses de vida de los cladodios. Por otra parte, los cladodios de este año han sido con diferencia los que han alcanzado un mayor tamaño. Esto nos lleva a pensar que es deseable que existan lluvias abundantes y bien repartidas en el tiempo durante el mes anterior y los dos siguientes meses a la aparición de los brotes.

El comportamiento de la forma espinosa es semejante, aunque se detectó una diferencia. En el mes de abril de 2013, el crecimiento fue menor que en el mismo mes de 2015, al contrario de lo sucedido con la forma inerme. Sin embargo, esta diferencia de comportamiento la asociamos a las características físico-químicas del terreno. La forma espinosa se asienta sobre una pendiente, mientras que la forma inerme lo hace en un terreno relativamente llano. Creemos que es probable que mientras que en el terreno de la forma inerme se almacenara buena parte de las descomunales lluvias del mes de marzo de 2013, permitiendo aprovechar esa reserva, en la forma espinosa no se acumularan tantas reservas por la naturaleza del terreno. De modo que la cantidad de agua disponible no era la misma que la precipitada.

A pesar de haber aparecido casi un mes más tarde que la forma inerme, la forma espinosa en 2014 ha alcanzado las mayores dimensiones de los años estudiados, al igual que la forma inerme. La interpretación que le damos, es la misma que para la forma inerme, y es que las precipitaciones durante sus primeros meses de vida son abundantes y están muy bien repartidas.

Resulta interesante la comparación del comportamiento de las pencas de ambas formas en dicho año, 2014. Ambas alcanzaron las mayores dimensiones de todos los años estudiados, pero también se alcanzó la mayor diferencia entre los tamaños de ambas formas. Aunque ya hemos comprobado que las pencas inermes generalmente tienen un mayor tamaño que las espinosas, esta diferencia es muy superior a lo visto otros años. La explicación encontrada a este fenómeno creemos que se encuentra en el momento de aparición de los brotes, y por tanto, las condiciones diferentes

encontradas en distintos momentos de su maduración. Las pencas de la forma inerme aparecieron en los últimos días de marzo, prácticamente en abril (Figura 189), un mes con gran cantidad de lluvias,  $41 \text{ L/m}^2$  (Tabla 76). Las pencas de la forma espinosa, por su parte, aparecieron en los últimos días de abril, prácticamente en mayo, de menores precipitaciones,  $10,7 \text{ L/m}^2$ . Así, durante su primer mes de vida, la forma espinosa recibió aproximadamente una cuarta parte de la cantidad de agua que recibió la forma inerme. Sumando la cantidad de agua recibida en los dos primeros meses, volvemos a encontrar que la forma inerme ha recibido un mayor aporte de agua ( $51,7 \text{ L/m}^2$  frente a  $31,9 \text{ L/m}^2$ ). Teniendo en cuenta que la temperatura no tiene un efecto muy grande en la productividad, siempre que no exceda determinados límites que comentaremos a continuación, parece lógico pensar que la disponibilidad de agua ha sido el principal factor responsable de la gran diferencia de tamaños alcanzados por las pencas de ambas plantas

En el período de tiempo estudiado, las temperaturas han tenido un efecto menos importante que la cantidad y distribución de las lluvias, ya que las temperaturas han sido relativamente propicias para el crecimiento de la planta. De acuerdo con Alves (2014) las temperaturas por debajo de los  $15^\circ\text{C}$  y por encima de  $30^\circ\text{C}$  reducen la producción fotosintética, y en pocas ocasiones las temperaturas han pasado esos límites. Cuando se han sobrepasado los  $30^\circ\text{C}$ , lo cual, vistos los datos medios mensuales, presumiblemente habrá sido en los meses de junio, julio y agosto, ya ha pasado la época de mayor crecimiento de los cladodios, por lo que naturalmente ya han reducido considerablemente el ritmo de crecimiento. Por tanto, el efecto de reducción fotosintética no se ve reflejado en el crecimiento de las pencas.

Resulta de interés comentar que el mes en que los cladodios alcanzaron un menor tamaño, resultó el más frío durante los meses de marzo, abril y mayo, y el más caluroso en julio y agosto. Sin embargo no se ha podido demostrar una correlación clara. Nuestro punto de vista nos inclina a pensar que la razón principal del menor tamaño radica más bien en las escasas precipitaciones, las más bajas durante el periodo de crecimiento de los tallos.

Por otra parte y para finalizar con los cladodios, se ha hecho el seguimiento de unas pocas pencas aparecidas durante la primera mitad del mes de julio de 2013. Las observaciones resultaron sorprendentes, ya que estas pencas alcanzaron unas dimensiones muy superiores a las alcanzadas por las pencas que aparecieron en la época normal de brote, 3 meses antes. Su crecimiento tuvo lugar durante los meses de julio, agosto y septiembre, con escasas precipitaciones, si se compara con los meses de abril y mayo, en los que acostumbran a crecer los cladodios. Sin embargo, es importante comentar que el tamaño de la muestra fue muy pequeño ( $n=4$ ), debido a

que durante ese periodo los brotes emergidos fueron muy escasos. Por tanto, la media no es muy fiable, aunque creemos que es de interés dar a conocer este fenómeno.

Los escasos brotes tardíos que aparecieron el año siguiente tuvieron longitudes variables y no continuó la tendencia. Sin embargo, algunos de dichos brotes fueron los que alcanzaron las mayores dimensiones durante ese año. De hecho, los valores para 2013 y 2014 de la tabla 73 son de pencas tardías. En 2015 no se pudo realizar un seguimiento de los cladodios tardíos.

Desconocemos la razón de este hipotético fenómeno, pero creemos que quizá el éxito de los cladodios tardíos estribe en que la planta no tiene que dividir sus recursos en el crecimiento de un gran número de brotes en el momento de la aparición de tales brotes tardíos. No obstante, por el momento todo son conjeturas.

## **Productividad**

Hay que destacar que las plantas estudiadas no han sido destinadas expresamente para su explotación económica. De hecho, son plantas que no han tenido ningún tipo de control ni cuidado. Esto es importante valorarlo en su justa medida, ya que unas plantas que hayan tenido un cuidado y control adecuado, tendrán una productividad muy superior.

Hay que tener en cuenta que en estas plantas hay una gran cantidad de cladodios situados en zonas interiores del conjunto. Es decir, están rodeados por muchos otros cladodios situados más externamente. Al estar apantallados, reciben una cantidad de luz solar muy escasa, además de tener poco espacio para desarrollar brotes nuevos, por lo que su productividad es prácticamente nula. De esta manera, una proporción considerable de los cladodios de estas plantas silvestres son poco o nada productivos. Sin embargo, la productividad puede mejorarse sustancialmente con podas periódicas (y otros cuidados), que ayuden a aprovechar de una mejor manera la superficie. Las podas, manteniendo 2 cladodios por cada penca madre (Alves, 2014), mitigarían el problema de los cladodios internos, crear una estructura de planta que aumenta la exposición al sol en las pencas y la ventilación de la cubierta. De las podas además se puede aprovechar el material vegetal cortado para distintos usos.

Nuestro estudio se ha centrado en estudiar el comportamiento de las variedades encontradas en el medio ambiente local y regional. Sin embargo, pueden existir otras variedades y cultivares en el territorio nacional. Escoger un cultivar con higos chumbos de buena calidad y un mayor tamaño (Cerezal y Duarte, 2005), puede mejorar también la productividad, en términos de peso por m<sup>2</sup>. Sin embargo, es posible también que



otros cultivares que den frutos de mayor tamaño y peso, produzcan en menor número. Por tanto en este aspecto son necesarios más estudios específicos, en los que se comparen los comportamientos de distintos cultivares en las mismas condiciones ambientales locales.

Aun teniendo en cuenta todo lo dicho con anterioridad, los resultados de productividad obtenidos en cuanto a frutos son excepcionales. Comparando nuestros resultados con los datos oficiales de diversas plantaciones en España para los años 2013-2014 (Tabla 87), recogidos por el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA, 2015), comprobamos que las chumberas estudiadas por nosotros, aun siendo plantas que no han tenido ningún cuidado, han producido una cantidad de frutos (en peso) muy destacable.

Descontando el rendimiento de los cítricos, muy superiores, la forma espinosa ha sido el tercer cultivo con mejor rendimiento, por detrás del manzano (casi con los mismos valores) y del kiwi. La forma inerme por su parte, ha tenido un rendimiento aún mejor, similar al de los cítricos. Todo esto no hace más que confirmar que la chumbera es una planta capaz de generar unos rendimientos muy altos con unas necesidades muy reducidas.

Nos ha resultado sorprendente que se hayan recogidos datos oficiales sobre cultivos de chumberas en España, ya que este cultivo no se encuentra apropiadamente regulado por considerarse una especie silvestre (y ahora, invasora), existiendo numerosas trabas para llevar a cabo esta actividad. Aunque en ocasiones la administración no trate de cerrar las explotaciones ya implantadas debido a los beneficios que esta actividad conlleva, resulta cuanto menos curioso que se tomen estadísticas oficiales de su cultivo.

<b>Rendimiento de la superficie en producción (Kg/Ha)</b>	<b>Secano</b>	<b>Regadío</b>
Chumbera (MAGRAMA)	1.504	4.408
*Chumbera (f. Inerme)	21.900	
*Chumbera (f. Espinosa)	7.300	
Manzano	7.993	25.082
Peral	7.015	19.360
Membrillero	2.375	11.663
Níspero	1.568	11.744
Albaricoquero	1.938	8.304
Cerezo y Guindo	3.141	5.114
Melocotonero	4.158	19.533
Nectarinas	1.788	18.753
Ciruelo	2.901	12.792
Higuera	1.906	6.743
Chirimoyo	800	13.627
Granado	2.066	17.053
Aguacate	–	6.659
Platanera	–	39.734
Palmera datilera	–	4.700
Kiwi	9.818	17.029
Frambueso	–	8.721
Almendra	239	770
Nogal	1.112	2.278
Avellano	683	1.380
Castaño	2.199	2.264
Pistacho	455	1.223
Naranja dulce		25.373
Naranja amarga		21.878
Mandarino		21.310
Limonero		21.956
Pomelo		36.882

Tabla 87. Datos oficiales de productividad de distintos cultivos frutales en España a lo largo de 2013-2014, divididos en cultivos en secano y en regadío (salvo los cítricos, de los cuales no se especifica el tipo de cultivo). Fuente: (MAGRAMA, 2015). \*: Valores calculados en el presente estudio.

Igualmente sorprendentes resultan los rendimientos recogidos por el Ministerio, muy bajos comparándolos con nuestros cálculos y con la bibliografía consultada. Apoyándonos en otros estudios, hemos encontrado que entre los años 1994 y 2000 en Perú, el rendimiento obtenido por los cultivos fue de 6.150 Kg/Ha, habiéndose comentado que este valor es muy inferior al de otros países debido a problemas fitosanitarios graves (Flores-Flores, 2004). En Marruecos se han conseguido rendimientos de 14.300 Kg/Ha (Maataoui, 2002). Y de los estudios realizados por Basile (2001) en los que aporta datos sobre la producción de higos chumbos y la superficie cultivada en distintos países, hemos podido también calcular los rendimientos en aquellos países, que oscilan entre los 4.286 kg/Ha de México y los 23.333 Kg/Ha de Italia. Sin embargo, en otros datos más actuales recogidos por Alves (2014), se muestran valores aún superiores, de 20.000 Kg/Ha en México, 21.000 Kg/Ha en Israel, y 24.000 Kg/Ha en Sicilia (Italia). Todos los valores vienen recogidos y ordenados en la tabla 88. Aunque algunos de los valores no sean todo lo recientes que nos gustaría, nos sirven perfectamente como guía sobre los rendimientos normales de los cultivos de esta planta, entre los cuales nuestros cálculos encajan en la tónica general. Hemos comprobado que las productividades en algunos países han mejorado con el paso del tiempo, probablemente debido a que es un cultivo en boga y cada vez se conoce mejor esta planta, y por tanto, ha mejorado la técnica de cultivo para conseguir mejores rendimientos.

	<b>Producción (Tm)</b>	<b>Superficie (Ha)</b>	<b>Productividad (Kg/Ha)</b>
<b>México</b> <sup>(3)</sup>	300.000	70.000	4.286
<b>Perú</b> <sup>(1)</sup>			6.150
<b>Chile</b> <sup>(3)</sup>	8.000	1.100	7.273
<b>Argentina</b> <sup>(3)</sup>	7.500	800	9.375
<b>Sudáfrica</b> <sup>(3)</sup>	15.000	1.500	10.000
<b>Marruecos</b> <sup>(2)</sup>			14.300
<b>México</b> <sup>(4)</sup>			20.000
<b>USA</b> <sup>(3)</sup>	4.000	200	20.000
<b>Israel</b> <sup>(4)</sup>			21.000
<b>Italia</b> <sup>(3)</sup>	70.000	3.000	23.333
<b>Sicilia (Italia)</b> <sup>(4)</sup>			24.000

Tabla 88. Rendimiento de los cultivos de higos chumbos en distintas partes del mundo. Fuentes: **(1)** (Flores-Flores, 2004); **(2)** (Maataoui, 2002); **(3)** (Basile, 2001); **(4)** (Alves, 2014).

En otro estudio que hemos realizado con anterioridad en la misma planta inerme (Lloret-Salamanca, 2010), se obtuvieron unos resultados ligeramente distintos. En concreto el ratio de producción en el año 2010 fue de 2,61 frutos por cladodio, mientras que en el presente trabajo hemos obtenido un valor, para el año 2015, de 2,06 frutos por cladodios. Aun siendo diferentes, han sido suficientemente parecidos como para considerarlos fiables. Es lógico pensar que este valor, aunque semejante, sea variable en los distintos años, dentro de unos límites.

Por otra parte, en nuestras observaciones hemos comprobado que las penca de *O. ficus-indica* pueden llegar a producir y mantener hasta 29 frutos al mismo tiempo, cifra bastante superior al número máximo encontrado en la bibliografía estudiada (Nerd y Mizrahi, 1995). Sin embargo, un número tan elevado de frutos no es necesariamente positivo, ya que los frutos tendrán un tamaño y peso inferior. Debe ser tenido en consideración la posibilidad de eliminar algunos frutos para mantener no más de 6 frutos por cladodio con el fin de evitar lastrar su crecimiento (Brutsch, 1992) y obtener frutos de un calibre aceptable<sup>6</sup>. En nuestras plantas hemos tenido un promedio de aproximadamente 100 gramos por cada fruto (de tercera categoría), mientras que para el mercado se recomiendan frutos mayores a los 120 gr (Nobel, 2002). En base a esto, creemos que mediante la eliminación de brotes florales en nuestras plantas podríamos conseguir aumentar la producción, como ya comprobó Nobel (2002) en sus estudios, a la vez que obtendríamos frutos de un mayor valor para los criterios del mercado. Sin embargo sería aconsejable realizar algunas experiencias para comprobar en qué medida el mayor peso de los frutos contrarresta el menor número de estos y comprobar cómo afecta en realidad a la productividad.

Respecto a la productividad en cladodios, distinguiremos según su uso. Los cladodios adultos por lo general irán encaminados para el consumo animal. Es decir, su principal uso (aunque no el único), será el de forraje. Si comparamos el rendimiento en peso de los cladodios adultos que hemos observado, de 44.400 a 98.600 Kg/Ha en las formas espinosa e inerme respectivamente, con los datos oficiales (MAGRAMA, 2015) de otras plantas forrajeras cultivadas en España (Tabla 89), se puede observar que el rendimiento en los cladodios adultos es muy superior a prácticamente todos los demás cultivos. Estos valores calculados en nuestras plantas ya son más que suficientes para tenerlos en cuenta como un posible aprovechamiento de la planta por su gran rendimiento. Sin embargo, no son los mejores resultados encontrados en la bibliografía. En cultivos sin cuidados específicos pueden alcanzar los 160.000 Kg/Ha, pero con cuidados tales como la fertilización y la irrigación, pueden ser aumentados

---

<sup>6</sup> Lo que se denomina “fruto de retallo”.

hasta los 400.000 Kg/Ha (Barrientos, 1972). Por tanto existe además un margen de mejora considerable.

<b>Rendimiento (en verde) de la superficie en producción (Kg/Ha)</b>	<b>Secano</b>	<b>Regadío</b>
*Cladodios adultos (f. inerme)	98.600	
*Cladodios adultos (f. espinosa)	44.400	
Cereales invierno forraje	10.936	22.156
Maíz forrajero	36.779	55.178
Sorgo forrajero	15.157	37.761
Ballico	28.937	36.228
Otras gramíneas forraje	8.259	25.293
Alfalfa	19.686	58.867
Trébol	6.221	32.347
Esparceta	14.120	27.052
Zulla	32.500	–
Veza para forraje	13.721	24.784
Otras leguminosas forraje	11.084	17.935
Nabo forrajero	17.268	25.069
Remolacha forrajera	22.303	36.584
Zanahoria forrajera	20.667	20.000
Col forrajera	23.540	30.252
Calabaza forrajera	19.743	30.358
Otros forrajes varios	6.783	18.785
Praderas polifitas	23.813	31.953

*Tabla 89. Datos oficiales de productividad de distintos cultivos forrajeros en España a lo largo de 2013-2014, divididos en cultivos en secano y en regadío. Fuente: (MAGRAMA, 2015). \*: Valores calculados en el presente estudio.*

En el caso de cladodios jóvenes, o nopalitos, la producción en peso será lógicamente menor que la producción de cladodios adultos, en vista que los cladodios jóvenes son considerablemente más ligeros que los adultos. Los cladodios jóvenes acostumbran a ir encaminados al consumo humano, ya sea en fresco o procesados. Para valorar en su justa medida el rendimiento de los nopalitos, los hemos comparado con otros cultivos que se puedan catalogar de la misma categoría, vegetales destinados al consumo humano (Tabla 90). Los rendimientos obtenidos entran dentro de los rangos del resto de cultivos, sin llegar a destacar. Lo recomendable de su aprovechamiento para este uso dependerá de su rentabilidad, en base al precio alcanzado en el mercado y la demanda de este producto. Estos aspectos serán discutidos en el apartado que versa sobre la viabilidad de la explotación.

<b>Cultivos</b>	<b>Secano</b>	<b>Regadío (Aire libre)</b>	<b>Regadío (Protegido)</b>
*Nopalitos (inerte)	13.600		
*Nopalitos (espinosa)	6.200		
Col	33.129	31.139	35.000
Berza	32.513	28.827	
Espárrago	2.601	5.499	6.748
Apio	4.000	49.040	
Lechuga	16.207	26.823	30.517
Escarola	15.227	26.142	34.066
Espinaca	10.929	19.309	7.989
Acelga	13.933	26.814	47.529
Cardo	10.250	36.684	–
Grelo	10.639	11.626	–
Canónigo	–	12.125	6.400
Rúcula	–	20.000	7.600
Achicoria verde	–	24.651	–
Endivia	4.000	24.486	–
Perejil	–	21.564	–
Borraja	–	53.463	61.471
Sandía	13.202	47.631	56.425
Melón total	6.013	32.902	33.057
Calabaza	14.632	26.293	49.271
Calabacín	10.814	32.956	57.886
Pepino	9.833	29.133	90.160
Pepinillo	–	11.427	
Berenjena	8.167	31.210	70.431
Tomate	9.563	68.916	97.896
Pimiento	8.547	35.063	67.909
Guindilla	4.127	17.907	33.800
Fresa y fresón	8.429	15.239	39.862
Alcachofa	3.968	13.040	
Brócoli	15.000	16.447	18.667
Coliflor	17.652	22.959	39.167
Ajo	5.199	9.527	14.000
Cebolla	13.333	56.314	33.333
Cebolleta	12.672	26.440	25.000
Puerro	13.945	32.748	25.000
Remolacha de mesa	16.083	45.243	–
Zanahoria	34.155	56.947	20.000
Rábano	12.000	17.591	30.000
Nabo	15.000	25.597	
Judías verdes	7.468	16.430	20.522
Guisantes verdes	3.315	7.230	9.831
Habas verdes	4.202	9.121	–

Tabla 90. Datos oficiales de productividad de distintos cultivos vegetales en España a lo largo de 2013-2014, divididos en cultivos en secano y en regadío. Fuente: (MAGRAMA, 2015). \*: Valores calculados en el presente estudio.

No existen estadísticas que nos digan el rendimiento en nopalitos en los cultivos de chumberas en España. Para tener un marco comparativo que nos diga si la producción en nopalitos ha sido la adecuada, hemos realizado la comparación con los datos de México, en el cual es muy frecuente el cultivo de chumberas para la obtención de nopalitos. Allí, haciendo un cálculo con los datos de producción y superficie cultivada para nopalitos (Sáenz *et al.*, 2006), hemos obtenido un rendimiento promedio de 56.276 Kg/Ha. Sin embargo encontramos que existen por lo general dos tipos de cultivos. Uno de ellos es el sistema tradicional, de menor densidad de plantas, en el que se consiguen rendimientos de entre 30.000 y 80.000 Kg/Ha (Pimienta-Barrios, 1993). El otro tipo de cultivo es más intensivo, utiliza plásticos para proteger las plantas del frío y llega a dar rendimientos entre los 179.000 y 273.000 Kg/Ha (Blanco-Macías *et al.*, 2002).

En vista de los resultados mexicanos, queda patente que los rendimientos en nopalitos obtenidos por las plantas objeto de estudio, de 6.200 Kg/Ha (forma espinosa) a 13.600 Kg/Ha (forma inerme), son muy inferiores a los rendimientos del mismo producto en México.

## **Viabilidad de la explotación**

En este apartado hemos tratado de discernir si es posible llevar a cabo una explotación comercial de *O. ficus-indica* en nuestra región. Para ello se han tenido en cuenta los factores que van a permitir o impedir que se pueda llevar a cabo dicha actividad. Hemos dividido estos factores en dos grupos: factores naturales (climáticos y ambientales) y factores humanos (socioeconómicos).

Los factores climáticos y ambientales son los que van a definir si la planta va a prosperar y tener un desarrollo adecuado para sacar provecho de ella. Los factores socioeconómicos nos indicarán si la actividad comercial va a ser sostenible y rentable. Para ello se necesita que la actividad sea exitosa en el ámbito económico y social. El aspecto económico tiene en cuenta gastos e ingresos. Para que la actividad sea viable los primeros deben ser menores que los segundos, de modo que se obtengan beneficios. Por el aspecto social nos referimos al comportamiento de la sociedad y los mercados respecto a esta actividad. Es necesario que el producto sea aceptado por los consumidores, de modo que la demanda de mercado de los productos de la chumbera sea lo suficientemente grande para permitir el sustento de la actividad. También influirá la competencia, y el apoyo que de la administración a esta actividad.

Como es lógico, únicamente del estudio de dichos factores no se puede obtener la certeza del éxito de la actividad. Este estudio sólo pretende dar a conocer y

examinar los componentes que van a permitir o imposibilitar el funcionamiento de una explotación en la región. Las decisiones tomadas respecto a estos factores determinarán si la explotación será exitosa o no.

### ***Factores climáticos y ambientales***

Observando los excelentes valores de desarrollo, rendimiento y productividad sin cuidados externos, obtenidos por las plantas estudiadas, resulta sencillo concluir que el clima regional es un factor muy positivo. De hecho, en un estudio sobre la explotación de esta planta en Sicilia (Timpanaro y Foti, 2014), donde las condiciones climáticas mediterráneas son muy similares a las locales, se menciona explícitamente que el clima es uno de los puntos fuertes del cultivo de esta planta, favoreciendo cultivos de gran calidad con frutos muy bien recibidos por los mercados. Por tanto, este clima beneficioso para la chumbera no va a resultar un factor que obstaculice la viabilidad, sino todo lo contrario.

Es una planta muy resistente a las altas temperaturas, habiéndose calculado que su límite (en el cual el 50% de las plantas mueren), son los 70°C, temperatura que obviamente no se alcanza en nuestra región. Por otro lado, el frío les resulta más incómodo, teniendo su límite en los -10°C (Nobel y Bobich, 1995). De acuerdo con AEMET, en nuestra región el promedio de temperaturas mínimas en el mes de enero (el de temperaturas mínimas más bajas), es de 3,3°C, es decir, 13,3°C por encima del límite calculado. Aunque es cierto que en alguna ocasión se puede llegar a alcanzar estas temperaturas tan bajas en nuestro clima, es algo muy poco frecuente y de duración escasa. Por tanto, las temperaturas tampoco suponen una amenaza real para la viabilidad de su explotación.

Sus requerimientos hídricos son modestos. Crece con normalidad en zonas con precipitaciones anuales entre los 200 y 250 mm, aunque para cultivos comerciales competitivos se necesitan en torno a los 450 mm anuales (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urías, 1995). De acuerdo con los datos recogidos por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), nuestra región tiene unas precipitaciones medias anuales de 447 mm, lo cual es prácticamente la cantidad exacta necesaria para la explotación comercial de la chumbera. De tal modo, no podemos considerar que los recursos hídricos vayan a ser un factor que vaya a impedir o limitar el cultivo de esta planta. En caso de querer irrigar el cultivo, no se requerirán grandes cantidades de agua.

Aunque tampoco es un factor problemático en la región, es importante constatar que esta planta es sensible a aguas salinas. El riego prolongado con aguas con 60 mM de NaCl (lo cual es un 12% de la salinidad del agua marina) inhibe el crecimiento de los cladodios a la mitad y para el crecimiento de las raíces (Berry y Nobel, 1985).



Por otra parte, parece evidente que no es una planta exigente con el suelo sobre el que se asienta, ya que hemos observado algunas chumberas arraigar en terrenos donde apenas crecen otros vegetales. Además, como ya se ha explicado, tiene importantes propiedades para la conservación de los suelos, especialmente para aquellos con baja fertilidad y con pendientes pronunciadas cuya utilización con cultivos básicos ha propiciado erosión y degradación de flora y fauna silvestre (Flores-Valdez *et al.*, 1995). Uno de los pocos factores del suelo al que esta planta resulta sensible es la salinidad de este. La explotación no se debe emplazar en suelos muy salinos o sódicos. Se ha calculado que un suelo con 150 ppm en masa de sodio lleva a una inhibición del 50% del crecimiento de los brotes (Nobel, 1989). En todo caso, este no es un problema frecuente en los suelos regionales. De tal modo que el suelo no debería ser ningún factor que limite la viabilidad de su cultivo en Extremadura. Esto se corrobora además por el gran rendimiento observado en la planta inerte situada en la Universidad de Extremadura, cuyo suelo debe ser excelente para su cultivo.

Por todo lo expuesto, no parece que la viabilidad de una explotación de esta planta en Extremadura se pueda ver amenazada por unas condiciones ambientales desfavorables.

### ***Factores socioeconómicos***

Para comprobar la viabilidad de cualquier actividad es esencial reconocer los gastos e ingresos que se derivarán de ésta. Tanto los gastos como los ingresos (y por tanto los beneficios) dependerán en gran medida de las técnicas de cultivo empleadas (Basile, 2001). Los ingresos están a su vez determinados por la demanda del producto en el mercado.

### **Gastos**

Los gastos que conlleva poner en marcha y mantener una explotación agrícola de *O. ficus-indica* son variables. Como hemos observado, dependen de las técnicas de cultivo, así como de los productos que se vayan a comercializar y del método de comercialización, entre otros muchos factores. Además, un mayor tamaño de la explotación tendrá unos costes superiores, pero normalmente va a tener también unos ingresos mayores, por lo que en principio aumentarán los beneficios.

A modo de resumen, en la tabla 91 se muestran los gastos más representativos. El coste de las labores y servicios resultan aproximadamente la mitad de los gastos productivos, mientras que los gastos en materiales son los de menor importancia (Basile, 2001).

<b>GASTOS</b>	<b>CONCEPTO</b>
<b>Materiales</b>	Agua de riego
	Fertilizantes
	Pesticidas
	Herbicidas
	Material vegetal
	Otros
<b>Labores y servicios</b>	Labores de cultivo y Servicios mecanizados
	Mediación y Consultoría profesional
	Almacenamiento y Transporte
<b>Otros</b>	Terreno y Preparación
	Tasas Administrativas
	Personal (Salarios y Seguridad Social)
	Equipamiento y bienes materiales

Tabla 91. Principales gastos derivados de la implantación y mantenimiento de una explotación de *O. ficus-indica*.

Los mayores gastos en materiales los encontramos en la fertilización y la irrigación, por ese orden (Basile *et al.*, 2002). Los gastos de estos materiales, y de los demás necesarios, van a depender exclusivamente del producto o material empleado, la cantidad empleada y su precio de mercado.

Los gastos en irrigación no serán altos, especialmente comparándolos con otras actividades agrícolas, ya que la planta no necesita grandes cantidades de agua para prosperar, como se ha comentado previamente. Aun así, según algunos autores la irrigación es imprescindible. El empleo del agua, preferentemente durante la época seca del año (Mulas y D'Hallewin, 1997), ayuda a aumentar la producción (Basile, 2001) y a conseguir una mejora en el tamaño y calidad del fruto (Timpanaro y Foti, 2014). Las cantidades a aplicar dependerán principalmente de las condiciones meteorológicas de cada año, además de la capacidad de retención del suelo. A pesar de la importancia del riego, hasta hace relativamente poco tiempo (año 1995) sólo en Israel e Italia era común irrigar los cultivos (Inglese, 1995). Se desconoce si actualmente sigue dándose la misma situación, dada la inexistencia de estudios más recientes al respecto. En Israel se usaban por goteo unos 500 mm de agua al año, mientras que en Italia se estilaba realizar dos aplicaciones de 50-80 mm de agua durante el periodo de desarrollo de los frutos.

La cantidad de fertilizantes, pesticidas y herbicidas necesarios va depender en gran medida del terreno, además del tipo de cultivo que se lleve a cabo. El ejemplo de ello son los cultivos ecológicos, que emplean productos diferentes, como pesticidas (en caso de utilizarse) y fertilizantes ecológicos, mucho más caros que los convencionales (Basile *et al.*, 2002). Por otra parte, este tipo de cultivo no utiliza herbicidas. En resumidas cuentas, la gestión del cultivo será la principal influencia en el coste de dichos productos. En aras de reducir el gasto y el impacto de la actividad, lo recomendable es emplear el mínimo producto necesario.

Otro material necesario será el material vegetal, es decir, los cladodios que se plantarán para comenzar la actividad. Por una parte, este material puede ser abundante en el entorno, por lo que podría recogerse directamente, sin incurrir en gastos extras. Sin embargo, es posible que se desee explotar un cultivar concreto que no esté presente en el entorno. En tal caso, la adquisición de este material (a algún otro agricultor con su actividad ya en marcha) sería por tanto un gasto puntual al inicio de la actividad, que no se tendrá que repetir en los años siguientes. Su repercusión en los gastos generales debería ser mínima

Aproximadamente la mitad del presupuesto de producción en los cultivos de *O. ficus-indica* se gasta en las labores y servicios.

El grado de mecanización del cultivo es pequeño, ya que la mayor parte de las operaciones de cultivo deben realizarse a mano. Los costes de estas labores, que no incluyen la cosecha y operaciones posteriores oscilan entre las 130 y las 340 horas de trabajo por hectárea (Inglese *et al.*, 2002). Estudios más recientes los sitúan entre las 200 y 235 horas por hectárea (Timpanaro y Foti, 2014). De este tiempo, más del 70% corresponde a la poda, eliminación de frutos sobrantes y “scozzolatura” (Inglese *et al.*, 2002). La poda representa uno de los mayores gastos totales en los cultivos italianos (Basile, 1989; Basile *et al.*, 2002).

A pesar de todo lo dicho, los gastos de manejo cultural son pequeños, sobre todo en comparación con otros cultivos. Es una planta que no requiere muchos cuidados para mantenerse en condiciones óptimas. De hecho, la mayoría de los cultivos en América y algunos de la zona del Mediterráneo tienen un escaso manejo cultural (Berger *et al.*, 2006). Estos escasos requerimientos los hemos podido comprobar por nosotros mismos, ya que aún sin ninguna tarea de mantenimiento, las plantas que hemos estudiado en persona han reflejado unos datos de rendimiento muy positivos. Únicamente con aprovechar la producción de frutos de la chumbera inerme situada en la universidad, podríamos obtener unos buenos ingresos sin haber tenido que hacer ninguna inversión en cuidados de la planta. Aunque parece lógico pensar que si estas

plantas se hubieran mantenido bajo cuidados, la productividad hubiera sido aún superior.

Los restantes gastos de labores y servicios (Tabla 91) pueden considerarse opcionales.

Por una parte la consultoría profesional es deseable para todos los agricultores, ya que es un cultivo relativamente moderno (y aún más en nuestro territorio) y no existe una tradición arraigada en la sociedad. Lo normal será que el agricultor tenga muchas dudas a la hora de desarrollar su actividad, y poca información a su alcance para resolverlas. Por tanto es muy recomendable, y prácticamente indispensable para los recién iniciados, que por otro lado serán una gran mayoría.

Por otra parte, el almacenamiento y transporte también es un gasto que se puede evitar si se desea. Si se llega a un acuerdo el almacenamiento y transporte puede correr a cargo de un comprador, que se encarga del manejo del producto y sacarlo al mercado por sus propios medios. De este modo, el agricultor reduce gastos en su actividad. Algo muy parecido se lleva a cabo en el 80% de las explotaciones en Sicilia (Inglese *et al.*, 2002), donde se utiliza el sistema “*a strasatto*”. En este modelo la cosecha y las subsiguientes operaciones (entre los que se incluyen almacenamiento y transporte) no los paga el productor, si no el comprador (Basile, 2001; Timpanaro y Foti, 2014). El comprador paga por los derechos de cosechar las plantas del productor, y es él mismo el que se hace cargo de la cosecha. Esta compra se hace sin una definición precisa de la cantidad de producto. El productor y el comprador llegan a un acuerdo verbal dos o tres meses antes de la cosecha, y en ese momento el comprador hace un adelanto del 30-50% del valor total acordado. Ese valor lo estipulan en función de las previsiones y los rendimientos en años anteriores. Es el método preferido por los productores, ya que a pesar de reducir ligeramente sus ingresos, se corren menos riesgos, ya que se aseguran unos ingresos y no tienen que preocuparse si la cosecha no cumple con lo esperado o no se logran colocar los productos en el mercado. Por ello, creemos que es el sistema ideal para los recién iniciados. Sin embargo, en un mercado poco maduro como es el del higo chumbo en España, puede resultar complicado encontrar un comprador dispuesto a correr con los gastos de la cosecha y sucesivas operaciones.

En el caso de no encontrar un comprador dispuesto a ajustarse a los términos de tal sistema, o simplemente se quieran aumentar los beneficios (a costa de aumentar los gastos y riesgos), entonces se tendrá que tomar el control de la cosecha y demás operaciones. En ese caso, sería de interés sopesar la adquisición de maquinaria, para realizar operaciones de desespinado o pelado, etcétera, y de tal modo darle un valor añadido al producto.

El resto de gastos (**otros**), consisten principalmente en cuotas periódicas: gastos administrativos, salarios, seguridad social, alquiler o plazos, etc.

Sumado a los gastos de la adquisición o alquiler del terreno, hay que tener en cuenta los gastos necesarios para la adecuación del terreno para la actividad. Es un gasto puntual al inicio de la actividad, en el que se tiene en cuenta tanto con las labores de adaptación del suelo y la instalación de infraestructuras, como el plantado del material vegetal. La ausencia o presencia de edificios en el terreno, de un sistema de distribución del agua, y la ejecución de trabajos antes de instalar el cultivo varían poderosamente la inversión en la tierra (Basile, 2001).

	A	B	C	D
Producción (Tm/Ha)	16,6	15,1	13	14
Coste de producción				
(€/Ha)	4.511,3	4.360,9	3.383,5	3.872,2
(€/Kg)	0,271	0,286	0,263	0,278

Tabla 92. Costes productivos en 4 explotaciones (A-D) de *O. ficus-indica* en Sicilia en el año 2013. Tabla adaptada a euros (en su valor medio de 2013) de los datos recogidos en Timpanaro y Foti (2014).

	E	F	G
Producción (Tm/Ha)	25	16	19
Coste de producción			
(\$/Ha)	4.715	4.350	3.440
(\$/Kg)	0,19	0,27	0,18
Coste integral (con desespinado, empaquetado, transporte, almacenamiento y comercialización) (\$/Kg)	0,59	0,63	0,71

Tabla 93. Costes en 3 explotaciones (E-G) de *O. ficus-indica* en México en 1995. Fuente: (Flores-Valdez et al., 1995)

Estos son en general los gastos que tendrán que afrontarse para poner en marcha la explotación comercial estándar de esta planta. El valor monetario de esto como se ha comentado es muy variable (como variables son las necesidades de cada cultivo). A modo de guía para orientarnos sobre el valor aproximado de esta cantidad, podemos tener en cuenta los estudios realizados en cultivos frutales de *O. ficus-indica* en Sicilia por Timpanaro y Foti (2014), en los obtienen los resultados expuestos en la tabla 92. Así, en Sicilia cuesta aproximadamente entre 26 y 29 céntimos de euro producir un kilogramo de higos chumbos. Estudios más antiguos realizados en México (Flores-Valdez et al., 1995) afirman que producir un kilogramo de frutos costaba entre

18 y 27 centavos de dólar, más barato que los 35-38 centavos actuales de Sicilia. En este estudio además calcula los costes integrales de todo el proceso, obteniendo valores entre los 59 y 71 centavos de dólar.

Como se acaba de comentar, esos son los gastos generales del cultivo más común, es decir, enfocado a la producción de fruta fresca. Los gastos para la producción de cladodios, sean nopalitos o nopales adultos, serán los mismos, aunque de un valor distinto, ya que la cantidad de trabajo en las distintas operaciones será diferente. De igual modo lo serán los materiales empleados. Sin embargo, si se desea añadir otras actividades (como procesar productos) o realizar una actividad diferente (criar cochinillas), hay que añadir gastos extras al gasto base del cultivo.

En el caso de los productos procesados, entre otros gastos que se puedan derivar, habrá que tener en cuenta la maquinaria y el personal necesario (en caso de necesitarse) para producirlo.

Para la cría de la cochinilla del carmín los gastos se centran en las labores de campo, como la recolección manual de la cochinilla. Los gastos en materiales serán mínimos, ya que es una actividad artesanal, nada mecanizada, y sólo se requieren instrumentos rudimentarios y baratos. El material utilizado serán saquitos de un tejido poroso para la introducción de la población de cochinillas, una especie de cucharas para raspar la superficie de los cladodios y recoger la cochinilla, y cajas de madera donde guardarlas y secarlas (Blasco, 2014).

### *Demanda de mercado, ingresos y beneficios*

Para que la actividad sea rentable, los ingresos deberán ser superiores a los gastos. En este aspecto, el cultivo y aprovechamiento de esta planta puede ser una actividad rentable de varias maneras, al ser numerosos sus aprovechamientos potenciales. Además, algunos de esos usos son compatibles entre sí, de modo que es posible un obtener un aprovechamiento integral de la planta.

#### ▪ *Frutos frescos*

El principal ingreso que se suele obtener del cultivo de la chumbera consiste en la venta de sus frutos, los higos chumbos o tunas. De hecho, actualmente la industria italiana de la chumbera, líder mundial del comercio de esta planta, está dirigida casi exclusivamente a la producción y venta de frutos frescos (Timpanaro y Foti, 2014). Aunque en los últimos años se han incrementado los gastos de producción de este fruto por la volatilidad de los precios de los materiales y productos necesarios, los beneficios siguen siendo muy importantes.

En México, el consumo de frutos frescos ya era considerable en el año 1995, siendo 3,69 kg per cápita anual (Flores-Valdez *et al.*, 1995). Volviendo a Italia, en 2001 el consumo anual de higos chumbos era de 2,5 kg per cápita en Sicilia y 1 kg en el resto de Italia (Basile, 2001). Por desgracia no se dispone de datos más actuales. En el mismo estudio, se señala que dicho mercado aún podía aceptar una cantidad mucho mayor de higos chumbos frescos, aunque también era necesaria una mayor promoción del producto. Esto era cierto para Italia, donde ya por aquellos entonces el producto era mucho más conocido y apreciado de lo que lo es actualmente en España. Lógicamente aquí es aún mucho más necesario dar a conocer el producto y hacerlo apetecible para el consumidor.

En España, aunque han ganado algo de fama en los últimos tiempos, los higos chumbos siguen siendo un desconocido para buena parte de la población, especialmente fuera de Andalucía y las Islas Canarias. Estudiando el mercado español actual hemos comprobado que los precios de venta de este producto son muy variables. De la misma manera lo son las vías de comercialización, sean puestos callejeros, grandes superficies o venta online.

En puestos callejeros de Murcia hemos encontrado la docena de higos chumbos (aproximadamente 1Kg) a 2,5 € sin pelar y 3 € pelados (datos del verano de 2009). En los comercios convencionales ha sido difícil encontrar este producto, aunque ocasionalmente se puede encontrar en grandes superficies como “Carrefour” o “El corte inglés”. En este último se venden las bandejas de 6 unidades y 800 gr aproximadamente, por 3,16€. Haciendo el cálculo el precio es de 3,95 €/Kg. Este mismo producto se puede encontrar a la venta también en su misma página web.

La tienda online de “El corte inglés” no es el único lugar donde se venden higos chumbos por internet. Actualmente pueden encontrarse a la venta en diversas páginas de venta online, tales como “hechoenandalucía.net” o “agrotterra.com”. En la primera se venden bandejas de higos chumbos verdes sin pelar por 3,50 €/Kg. En la segunda se pueden encontrar higos chumbos desespinaados con certificación ecológica por 5 €/Kg, envasados en un blíster para alimentación.

También existen plataformas que ponen en contacto a productores agrícolas para la venta directa de su producto sin la intervención de intermediarios. “agroboca.com” es un ejemplo de ello. Allí hemos encontrado vendedores de higos chumbos ecológicos por un precio entre los 4,25 y 5 €/Kg.

Finalmente, de acuerdo con una note de preense de la ASAJA (Asociación Agraria de Jóvenes Agricultores) de Almería, allí el higo chumbo alcanzó durante 2013 un precio medio de 0,99 €/Kg. No se especifica, pero observando la diferencia con el resto

de precios, creemos que dicho valor es el percibido por el productor y no el precio final.

Visto esto, queda patente que el sistema de producción (normal o ecológico) y el método de comercialización afectan a los ingresos percibidos por el productor y al precio final del producto. No es lo mismo vender frutos sin control sanitario en un improvisado puesto callejero, que venderlo en unas grandes superficies, o incluso por internet.

Los ingresos de la venta por internet permiten evitar intermediarios, por lo que el productor percibe la práctica totalidad del precio pagado por el comprador. Habrá que restar tan sólo el coste del envío, además de los gastos fijos del mantenimiento de la página web y las comisiones (en caso de darse) por cada operación de compra. Aun así, es el método más beneficioso para el productor, a priori. El problema al que se enfrentan es lograr atraer al consumidor, conseguir la publicidad suficiente como para que el consumidor entre en la página web y compre. Este es un escollo importante a salvar, y la razón por la cual muchos productores optan por las vías tradicionales.

Otro factor a tener en cuenta respecto a los precios, es que al ser un producto estacional, su precio aumenta ostensiblemente fuera de su época natural de maduración. Por esta razón muchas explotaciones optan por sacrificar la primera etapa de fructificación del año y realizar la Scozzolatura para obtener frutos fuera de temporada, más valiosos en el mercado. De hecho en Italia son más frecuentes los frutos obtenidos por scozzolatura (denominados “scozzolati” o “bastardoni”), que llegan al mercado en otoño/invierno, cuando la competición con otras frutas es menor (Targa *et al.*, 2013).

	A	B	C	D
Producción (t/ha)	16,6	15,1	13	14
Precio medio (€/t)	379,7	387,2	345,9	360,9
Producción bruta vendible (€/ha)	6315,8	5864,7	4511,3	5075,2
Beneficios				
€/ha	1804,5	1503,8	1127,8	1203,0
€/kg	0,105	0,098	0,090	0,083

Tabla 94. Datos económicos en 4 explotaciones (A-D) de *O. ficus-indica* en Sicilia en el año 2013. Tabla adaptada a euros (en su valor medio de 2013) de los datos recogidos en Timpanaro y Foti (2014).

En la tabla 94 encontramos los valores económicos obtenidos en las previamente comentadas explotaciones sicilianas estudiadas por Timpanaro y Foti (2014). En ellas se consiguen unos ingresos aproximados de entre 350 y 390 euros por tonelada, o lo que es lo mismo, entre 35 y 39 céntimos de euro por kilogramo. De esta manera



obtienen unos ingresos de entre 4.500 y 6.300 € por hectárea. Estas son explotaciones de mucha extensión y se pueden permitir vender más barato que una explotación familiar con producciones más humildes. Es decir, obtienen pequeños beneficios por kg, y basan su estrategia en vender enormes cantidades de producto. Además estamos hablando del mercado italiano, donde la oferta es mucho mayor, por lo que se requieren unos precios más competitivos. Para llevar a cabo esto en España sería necesario trabajar mucho el aspecto publicitario para generar una mayor demanda de la que hay actualmente. Restando los costes productivos, estas explotaciones obtienen unos beneficios de 1.100 a 1.800 € por hectárea, o de entre 8 y 10 céntimos de euro por kilogramo de fruto. Esto es, entre 80 y 100 € por tonelada producida.

Un último dato a tener en cuenta a la hora de llevar a cabo la explotación para obtención de frutos, es que los ingresos y beneficios no serían inmediatos, ya que se necesita tiempo hasta que el cultivo esté en marcha y dé sus frutos. De acuerdo con Inglese, las plantas comienzan a producir frutos suficientes para su comercialización de 2 a 3 años tras el plantado. De 6 a 8 años tras el plantado consiguen su máximo potencial, que se puede mantener durante los 30 primeros años o incluso más, dependiendo del tipo de cultivo y cuidados (Inglese *et al.*, 2002; Nobel, 2002).

#### ▪ *Nopalitos*

El consumo de nopalitos es casi exclusivo de México (que a su vez es prácticamente el único productor mundial), y de la población hispana de Estados Unidos, que también consumen con frecuencia esta verdura. El consumo en México, en el año 2003, era de 5,78 kg de nopalitos anuales per cápita (Berger *et al.*, 2006). Prácticamente toda la producción se consume en fresco.

En México, de acuerdo con el Sistema Nacional de Información e Integración de Mercados (SNIIM) de dicho país, el precio medio durante los años 2013-2015 fue de 9,70 pesos mexicanos por kilogramo de nopalito fresco, que convertido al valor medio del euro en ese intervalo de tiempo queda en 0,56 €/Kg. Sin embargo los precios no son muy estables, encontrándose oscilaciones entre los 0,15 y 0,97 €/Kg en función del cultivo de origen.

En el resto de países del mundo, entre ellos España, la demanda es muy limitada. De tal modo, es poco recomendable en nuestra región enfocar el cultivo de esta planta para la maximización del crecimiento de nopalitos (como sucede en gran cantidad de cultivos en México). Para que fuera un cultivo rentable, sería necesario crear demanda a nivel nacional, ya que exportar los nopalitos y competir con el mayor (y único) productor mundial en su propio mercado se antoja poco aconsejable.

Su aprovechamiento por tanto debería ser complementario a otra actividad principal (el cultivo del fruto por ejemplo), explotando los restos vegetales de la poda para comercializarlos. Debido a la baja demanda del nopalito fresco, sería interesante explorar la opción de venderlos como alimentos procesados. De este modo se podría dar salida a un producto exótico y moderno, y con un mayor aguante en el mercado, ya que no se echa a perder con tanta rapidez. Estos productos encajan bien en el perfil de productos apreciados para la venta por internet.

De hecho, en España prácticamente la única manera de comprar nopalitos es a través de internet. En "*Agroterra.com*" se venden nopalitos frescos de la región de Murcia por 6 €/Kg. En "*Despensamexicana.es*" se venden nopalitos en salmuera en bolsas de 1Kg, enteros o en tiras, por 6,8 €/Kg y 5,2 €/Kg, respectivamente. También se venden en escabeche cortados en tiras y en frascos de cristal de 420 gr por 4,48 €, es decir, a 10,7 €/Kg.

Por todo lo expuesto anteriormente, los beneficios respecto a este producto serían modestos, y se debería enfocar como un apoyo para la actividad principal.

▪ *Nopales forrajeros*

Los cladodios maduros también pueden aprovecharse como forraje para alimentación animal. Este uso es frecuente en zonas áridas o semiáridas, debido al alto contenido en humedad de los cladodios, y a la ausencia de muchas alternativas en dichas zonas. Además ayuda a combatir el sobrepastoreo en suelos amenazados ya de por sí por las condiciones climáticas.

La chumbera es cultivada como planta forrajera en algunos países de América (México, Brasil, Chile, Argentina y Estados Unidos), África (Etiopía y diversos países del norte y del sur) y alguna zonas del este de Asia (Mondragón-Jacobo y Pérez-González, 2001). Se estima que en 2001 había en todo el mundo unas 900.000 hectáreas de chumberas cultivadas con fines forrajeros (Reynolds y Arias, 2001).

Su empleo como planta forrajera es muy recomendable en Portugal y otras regiones mediterráneas (Rodrigues *et al.*, 2016), como Extremadura, donde los veranos son secos y la disponibilidad de alimento en el medio es escasa. El aporte en épocas secas de este alimento de gran contenido en humedad, ayuda a mantener la producción de leche y carne en las actividades ganaderas. En la época seca, cada vaca puede consumir entre 15 y 40 Kg de cladodios por día, aunque en condiciones extremas puede llegar a los 90 Kg. Ovejas y cabras consumen entre 3 y 9 Kg al día (López-García *et al.*, 2001). Esta planta tiene la ventaja de ser perenne, pudiendo aportar alimento a los animales durante todo el año, al contrario que muchos de los cultivos encaminados a proveer de forraje (Tabla 89).

En España no hay datos oficiales sobre su cultivo como planta forrajera. Este uso no está asociado a ninguna actividad comercial, al menos a nivel nacional. Se emplea por granjeros que recogen el material vegetal de plantas silvestres, o plantadas sin intención de darles un uso comercial, para alimentar al ganado.

Por contrapartida, los cladodios requieren de un tratamiento previo para eliminar las espinas antes de suministrárselos al ganado, si no se emplea una variedad completamente inerme. Utilizar cladodios espinosos (sin eliminar las espinas) en la alimentación bovina, ovina o caprina, es una práctica ineficiente y pone en peligro la salud de los animales (López-García *et al.*, 2001), por lo que es totalmente desaconsejable.

En general la explotación con fines forrajeros parece tener más potencial como apoyo a otras actividades ganaderas que como actividad encaminada a obtener ingresos de la venta de los cladodios.

▪ *Cochinilla*

La demanda del carmín de la cochinilla es global, ya que se emplea prácticamente en todo el mundo. Los principales países importadores de carmín de cochinilla son Dinamarca, Brasil, Alemania, España, China, Estados Unidos y Reino Unido, por ese orden (datos de 2015, Tabla 95). Además, la previsiones indican que la demanda crecerá en años venideros, ya que actualmente la sociedad demanda cada vez más productos naturales, entre ellos los tintes, rechazando los tintes sintéticos que vienen siendo una dura competencia para el carmín de cochinilla.

País	Exportaciones (\$)
Dinamarca	7.452.000
Brasil	3.452.000
Alemania	3.364.000
España	2.095.000
China	1.800.000
Estados Unidos	1.779.000
Reino Unido	1.596.000

Tabla 95. Exportaciones de carmín de cochinilla peruana durante 2015. Valores expresados en dólares estadounidenses. Fuente: Agrodataperu.

Los mayores productores del mundo de la cochinilla son Perú, Chile y España, por orden de importancia. La producción de los países americanos tiene una tendencia creciente, mientras que la española se ha reducido notablemente en los últimos años. Las últimas referencias disponibles hablan de una producción conjunta en los 3 países

de 755 toneladas. Perú y Chile conjuntamente sostienen entre el 90 y 95% de la producción mundial, y España el 5-10% restante, entre 40 y 65 toneladas (Sáenz *et al.*, 2002). A diferencia de las demás actividades realizadas con la chumbera, México no es un productor de importancia, empleándose tan sólo 100 Ha en todo su territorio para el cultivo de chumberas destinadas a criar cochinillas (Flores-Valdez *et al.*, 1995).

La producción española se focaliza en las Islas Canarias, donde su cultivo juega un papel dinamizador en la economía local. Aunque en los últimos años su cría está en recesión, es reseñable que en 2016 la Unión Europea concedió la Denominación de Origen Protegida "Cochinilla de Canarias". Esto la reconoce con un distintivo único que no posee ninguna otra cochinilla y corona la española como la de mayor calidad. Con este motivo, existe un interés creciente a nivel europeo en impulsar la actividad. Recientemente se han trazado planes de ayudas con este fin (Programa de Desarrollo Rural 2014-2020 de la Unión Europea, con una inversión de 185 millones de euros), fomentando el desarrollo de empresas y estimulando el crecimiento socioeconómico de zonas rurales.

De acuerdo con declaraciones de enero de 2016 de la Asociación de Exportadores (ADEX) de Perú, para que la actividad sea rentable y no genere pérdidas, los precios de la cochinilla seca y limpia en el mercado han de ser iguales o superiores a los 50 dólares por kilogramo.

El precio de la cochinilla en el mercado internacional es tremendamente volátil. Como podemos apreciar en la tabla 96, con sólo 2 años de diferencia los precios pueden casi llegar a triplicarse (de enero de 2014 a 2016). En todo caso, el precio por lo general oscila entre los 50 y 60 dólares el kilogramo. Actualmente parece que la tendencia de precios es positiva. Durante 2015, el precio medio fue de 63,8 \$/Kg, valor superior al del año anterior, pero inferior al provisional de 2016.

En vista de lo expuesto, todo parece indicar que esta actividad puede ser lucrativa y dar buenos beneficios. Un factor a tener en cuenta para su implantación en Extremadura es la propia competencia nacional. Como hemos visto, el producto Canario es de una calidad contrastada, por lo que será el más solicitado en el mercado. La manera de contrarrestar esto y encontrar un hueco en el mercado tendrá que ser mediante un producto más barato. Otra opción es diversificar y ofrecer un producto que no se encuentre entre la oferta actual, como pueden ser por ejemplo la cochinilla viva, frascos de carmín líquido o los propios cladodios con parásitos.

	<b>2014</b>	<b>2015</b>	<b>2016</b>
Enero	38,28	76,38	96,88
Febrero	39,59	61,70	100,73
Marzo	65,68	50,46	
Abril	74,29	53,09	
Mayo	77,62	61,85	
Junio	50,70	49,63	
Julio	61,53	61,27	
Agosto	44,54	54,46	
Septiembre	56,78	73,96	
Octubre	63,17	69,96	
Noviembre	58,86	74,96	
Diciembre	38,89	83,62	
<b>Promedio Anual</b>	<b>54,87</b>	<b>63,80</b>	<b>99,21</b>

Tabla 96. Precios promedio del kilogramo de cochinilla peruana, limpia y seca, en el mercado internacional. Fuente: Agrodaperu.

▪ *Productos procesados*

En aras de realizar un aprovechamiento integral que maximice los beneficios, es importante aprovechar todos los recursos posibles obtenidos del cultivo de la chumbera. Esto se logra mediante la diversificación, lo cual aporta un valor añadido a la actividad y al mismo tiempo ayuda a sostenerla obteniendo ingresos extra.

La viabilidad de los aprovechamientos alternativos (productos transformados generalmente) a priori está sujeta a implementarlos como actividad complementaria a la principal. Es decir, son viables siempre y cuando sirvan como apoyo de la actividad principal: cultivo de frutos o cría de la cochinilla. Esto es así debido a que todos los estudios realizados hasta el momento advierten que los productos alternativos actualmente sólo son consumidos a nivel local (Basile, 2001) en las zonas de cultivo, o incluso de uso familiar, siendo la exportación prácticamente inexistente.

El desconocimiento sobre estos productos alternativos actualmente es muy grande, y no parece que el mercado esté dispuesto a consumir cantidades muy grandes de éstos. Los estudios de demanda ya advierten sería necesario que los frutos frescos (el producto más consumido de esta planta) tuvieran campañas de promoción tanto locales como internacionales que den a conocer el producto (Basile, 2001; Inglese *et al.*, 2002), ya que aún son un producto relativamente desconocido para el

público general. Teniendo en cuenta este dato, parece lógico pensar que los productos alternativos aún necesiten más esfuerzos para colocarlos en el mercado internacional.

Sin embargo, la bibliografía existente sobre la demanda de productos de la chumbera no está muy actualizada, y creemos que el auge de las compras por internet y de los productos naturales, pueden estar transformando la demanda y ser poderosos aliados a la hora de poder facilitar la venta de estos productos. De hecho, existen numerosas tiendas online que ya venden estos productos.

Algunos productos que hemos podido encontrar a la venta (en páginas web españolas), entre otros muchos, son bolsas de 1 kg de harina de nopal (Figura 195A) de origen mexicano por 6 €/Kg; jabón hecho con aceite de semillas (Figura 195C), por 7,5 € por unidad; licores de higos chumbos hechos en la Sierra de Ronda (Figura 195D) y en Grazalema (Figura 195H), por 15,5€ y 11€ la botella de 500 mL, respectivamente (31 €/L y 22 €/L); confituras de higo chumbo hecho en Baleares (Figura 195F), por 4,55€ el tarro de cristal de 225 gr (20,22 €/Kg); Mermelada de higo chumbo hecho en Murcia (Figura 195E), por 4,2€ el tarro de cristal de 150 gr (28 €/Kg); Flores deshidratadas para hacer infusiones (Figura 195B), en bolsas de 75 gr por 4€ (53,3 €/Kg), recogidas en la región de Murcia; o el aceite de semillas (Figura 195G), por 53,6€ el bote de 15mL (3.573,3 €/L).

Llama la atención el precio del último producto, el aceite de semillas. Aunque el rendimiento es bajo, ya que se necesitan 25 Kg de semillas para hacer 1 litro de aceite, la tuna generalmente contiene semillas en alta proporción (10-15 gr por cada 100 gr de fruto). Considerando que en algunos de los productos alimentarios que se preparan a partir del fruto las semillas son eliminadas y desechadas, resulta de interés aprovecharlas por su elevado valor, especialmente en forma de aceite. Sáenz y Sepúlveda (2006) añaden que su obtención sería rentable sólo si la semilla fuera un desecho de un volumen mínimo que hiciera interesante la extracción del aceite.

Como se puede apreciar la mayoría de los productos estudiados tienen un precio elevado, lo que nos hace pensar que pueden llegar a ser rentables, aunque es necesario hacer un estudio en profundidad del proceso de fabricación de cada producto, analizando costes, para dilucidar su rentabilidad. En principio el principal obstáculo a salvar parece ser la baja demanda.



Figura 195. Productos procesados de *O. ficus-indica*. [A] Harina de nopal. [B] Flores desecadas. [C] Jabón de aceite de semillas. [D] Licor de higos chumbos de la Sierra de Ronda. [E] Mermelada de higos chumbos. [F] Confitura de higos chumbos. [G] Aceite puro de semillas. [H] Licor de higos chumbos de Grazalema.

### ¿Económicamente viable?

Como comentábamos al inicio del subapartado “Viabilidad de la explotación”, nuestro objetivo no era realizar un proyecto de explotación comercial real. Lo que se ha pretendido es analizar si es posible realizar una explotación comercial sostenible en la región, teniendo en cuenta los numerosos factores que afectan a su implantación y mantenimiento.

Estos factores variarán en función del tipo de explotación que se desea (enfocada al fruto, a la cría de cochinilla, a los cladodios, etc.), el lugar de emplazamiento, el tipo de comercialización, etcétera. Por tanto, los resultados económicos también serán más o menos favorables, y a la postre determinarán si es factible dicha explotación.

Contrastando toda la información recopilada durante la investigación, creemos que el cultivo de esta planta es claramente viable en nuestra región. Como ya se ha comprobado, el aspecto ambiental es idóneo, por lo que no plantearía ningún problema. Por otro lado, parece que hay muestras cercanas (en Portugal) que los mercados locales, aunque lentamente, se están abriendo al higo chumbo. En otras regiones (principalmente Murcia), también hay algunas explotaciones en marcha. Esta situación es perfectamente trasladable a nuestra región y alrededores.

Creemos que la venta de frutos frescos puede llegar a ser lucrativa, sobre todo si los complementamos con la venta de otros productos derivados (procesados) de la explotación. Especialmente interesante resultan los aprovechamientos alternativos de los cladodios, ya que serían un desperdicio abundante de las podas en cultivos destinados a la producción de frutos.

Por otro lado no parece que haya demanda suficiente como para mantener una explotación comercial centrada en la venta de nopalitos o nopal forrajero, por lo que en nuestra opinión esta no sería una actividad viable, ni a nivel regional, ni nacional.



## Bibliografía

**Abdel-Hameed E.S., Nagaty M.A., Salman M.S. y Bazaid S.A. (2014).** "Phytochemicals, nutritional and antioxidant properties of two prickly pear cactus cultivars (*Opuntia ficus indica* Mill.) growing in Taif, KSA". *Food Chemistry*, **160**. 31-38.

**Adela Lira-Vargas A., Corrales-Garcia J.J.E., Valle-Guadarrama S., Beatriz Pena-Valdivia C. y Andrea Trejo-Marquez M. (2014).** "Biopolymeric films based on cactus (*Opuntia ficus-indica*) mucilage incorporated with gelatin and beeswax". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **16**. 51-70.

**Alimi H., Hfaeidh N., Mbarki S., Bouoni Z., Sakly M. y Ben Rouma K. (2012).** "Evaluation of *Opuntia ficus indica* f. *inermis* fruit juice hepatoprotective effect upon ethanol toxicity in rats". *General Physiology and Biophysics*, **31** (3). 335-42.

**Alves J.C.R. (2014).** "Instalação da cultura e práticas culturais". *Jornadas Ibéricas da Figueirada-índia. Opuntia ficus-indica, uma oportunidade para a região. Idanha-a-Nova, Portugal*.

**Ammar I., Ennouri M. y Attia H. (2015).** "Phenolic content and antioxidant activity of cactus (*Opuntia ficus-indica* L.) flowers are modified according to the extraction method". *Industrial Crops and Products*, **64**. 97-104.

**Antunes-Ricardo M., Gutierrez-Uribe J.A., Martinez-Vitela C. y Serna-Saldivar S.O. (2015).** "Topical anti-inflammatory effects of isorhamnetin glycosides isolated from *Opuntia ficus-indica*". *BioMed research international*, **2015**. 847320-20.

**Avila-Nava A., Calderon-Oliver M., Medina-Campos O.N., Zou T., Gu L., Torres N., Tovar A.R. y Pedraza-Chaverri J. (2014).** "Extract of cactus (*Opuntia ficus indica*) cladodes scavenges reactive oxygen species in vitro and enhances plasma antioxidant capacity in humans". *Journal of Functional Foods*, **10**. 13-24.

**Badillo J.R. (1987).** "Elaboración de una jalea de nopal". *Universidad Autónoma de Puebla*.

**Bañuelos G.S. y Lin Z.Q. (2010).** "Cultivation of the Indian fig *Opuntia* in selenium-rich drainage sediments under field conditions". *Soil Use and Management*, **26** (2). 167-75.

**Bañuelos G.S., Stushnoff C., Walse S.S., Zuber T., Yang S.I., Pickering I.J. y Freeman J.L. (2012).** "Biofortified, selenium enriched, fruit and cladode from three *Opuntia* Cactus pear cultivars grown on agricultural drainage sediment for use in nutraceutical foods". *Food Chemistry*, **135** (1). 9-16.

**Barbera G., Inglese P. y Mantia T.L. (1994).** "Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Mill.)". *Scientia Horticulturae*, **58** (1). 161-65.

**Barrientos P.F. (1972).** "Rendimiento del nopal *Opuntia ficus-indica* var. 'COPENA F-1 a diversas densidades". *Colegio de Postgraduados. Chapingo, México*.

**Basile F. (1989).** "*Attualità e prospettive della fichidindicoltura in Italia*". Atti dell'Accademia dei Georgofili, VII Serie, **36**. 5-18.

**Basile F. (2001).** "*Economic aspects of Italian cactus pear production and market*". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **4**. 31-45.

**Basile F., Foti V.T. y Timpanaro G. (2002).** "*Comparative economic analyses between conventional and eco-compatible cactus pear cultivation in Italy*". IV International Congress on Cactus Pear and Cochineal. International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium.

**Benayad Z., Martinez-Villaluenga C., Frias J., Gomez-Cordoves C. y Es-Safi N.E. (2014).** "*Phenolic composition, antioxidant and anti-inflammatory activities of extracts from Moroccan Opuntia ficus-indica flowers obtained by different extraction methods*". Industrial Crops and Products, **62**. 412-20.

**Berger H., Rodríguez-Félix A. y Galletti L. (2006).** "*Operaciones de campo para la utilización de los nopales*". En: "*Utilización agroindustrial del nopal*", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO.

**Bernardino-Nicanor A., Noemi Hinojosa-Hernandez E., Simitrio Juarez-Goiz J.M., Luis Montanez-Soto J., Eugenia Ramirez-Ortiz M. y Gonzalez-Cruz L. (2015).** "*Quality of Opuntia robusta and its use in development of mayonnaise-like product*". Journal of Food Science and Technology-Mysore, **52** (1). 343-50.

**Berry W.L. y Nobel P.S. (1985).** "*Influence of soil and mineral stresses on cacti*". Journal of Plant Nutrition, **8** (8). 679-96.

**Blanco-Macías F., Valdez-Cepeda R.D. y Ruiz-Garduño R.R. (2002).** "*Intensive production of cactus pearitots under plastic tunnels*". Leuven, Bélgica. International Society for Horticultural Science.

**Blasco M. (2014).** "*La cochinilla del carmín (Dactylopius spp.). ¿Una plaga o un recurso?*" Jornadas Ibéricas da Figueira-da-índia. Opuntia ficus-indica uma oportunidade para a região. Idanha-a-Nova. Portugal.

**Bouatay F. y Mhenni F. (2014).** "*Use of the cactus cladodes mucilage (Opuntia ficus-indica) as an eco-friendly flocculants: Process development and optimization using stastical analysis*". International Journal of Environmental Research, **8** (4). 1295-308.

**Brahmi D., Ayed Y., Bouaziz C., Zourgui L., Hassen W. y Bacha H. (2011a).** "*Hepatoprotective effect of cactus extract against carcinogenicity of benzo(a)pyrene on liver of Balb/C mice*". Journal of Medicinal Plants Research, **5** (18). 4627-39.

**Brahmi D., Bouaziz C., Ayed Y., Ben Mansour H., Zourgui L. y Bacha H. (2011b).** "*Chemopreventive effect of cactus Opuntia ficus indica on oxidative stress and genotoxicity of aflatoxin B1*". Nutrition & Metabolism, **8** (73).

**Brutsch M.O. (1992).** "*Crop manipulation in spineless prickly pear (Opuntia ficus-indica) in South Africa*". II Congreso Internacional de la Tuna y Cochinilla. Santiago, Chile. Universidad de Chile.

**Bwititi P., Musabayane C.T. y Nhachi C.F.B. (2000).** "*Effects of Opuntia megacantha on blood glucose and kidney function in streptozotocin diabetic rats*". Journal of Ethnopharmacology, **69** (3). 247-52.

**Cantwell M., Barbera G., Inglese P. y Pimienta-Barrios E. (1999).** "*Manejo postcosecha de tunas y nopalitos*" (1014-227). En: "*Agroecología, cultivo y usos del nopal*", Estudio FAO: Producción y protección vegetal 132. Barbera G. y Inglese P. (Eds.). FAO.

**Castellar M.R., Obon J.M., Alacid M. y Fernandez-Lopez J.A. (2003).** "*Color properties and stability of Betacyanins from Opuntia fruits*". Journal of Agricultural and Food Chemistry, **51**. 2772 - 76.

**Cerezal P. y Duarte G. (2005).** "*Algunas características de tunas (Opuntia ficus-indica (L.) Miller) cosechadas en el altiplano andino de la 2da región de Chile*". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **7**. 34-60.

**Contreras-Padilla M., Perez-Torrero E., Hernandez-Urbiola M.I., Hernandez-Quevedo G., del Real A., Rivera-Munoz E.M. y Rodriguez-Garcia M.E. (2011).** "*Evaluation of oxalates and calcium in nopal pads (Opuntia ficus-indica var. redonda) at different maturity stages*". Journal of Food Composition and Analysis, **24** (1). 38-43.

**Cruz-Cansino N.D.S., Ramirez-Moreno E., Leon-Rivera J.E., Delgado-Olivares L., Alanis-Garcia E., Ariza-Ortega J.A., Manriquez-Torres J.d.J. y Jaramillo-Bustos D.P. (2015).** "*Shelf life, physicochemical, microbiological and antioxidant properties of purple cactus pear (Opuntia ficus indica) juice after thermoultrasound treatment*". Ultrasonics sonochemistry, **27**. 277-86.

**Chauhan S.P., Sheth N.R. y Suhagia B.N. (2015).** "*Effect of fruits of Opuntia elatior Mill on mast cell degranulation*". Journal of pharmacy & bioallied sciences, **7** (2). 156-9.

**Chiteva R. y Wairagu N. (2013).** "*Chemical and nutritional content of Opuntia ficus-indica (L.)*". African Journal of Biotechnology, **12** (21). 3309 - 12.

**Chong P.-W., Lau K.-Z., Gruenwald J. y Uebelhack R. (2014).** "*A review of the efficacy and safety of litramine IQP-G-002AS, an Opuntia ficus-indica derived fiber for weight management*". Evidence-based complementary and alternative medicine: eCAM, **2014**. 943713-13.

**Chougui N., Djerroud N., Naraoui F., Hadjal S., Aliane K., Zeroual B. y Larbat R. (2015).** "*Physicochemical properties and storage stability of margarine containing Opuntia ficus-indica peel extract as antioxidant*". Food Chemistry, **173**. 382-90.

**Davidson M.H., Dugan L.D., Burns J.H., Bova J., Story K. y Drennan K.B. (1991).** "*The hypocholesterolemic effects of beta-glucan in oatmeal and oat bran. A dose-controlled study*". Journal of the American Medical Association, **265** (14). 1833-39.

**Deldicque L., Van Proeyen K., Ramaekers M., Pischel I., Sievers H. y Hespel P. (2013).** "Additive insulinogenic action of *Opuntia ficus-indica* cladode and fruit skin extract and leucine after exercise in healthy males". *Journal of the International Society of Sports Nutrition*, **10** (45).

**Dib H., Belarbi M., Fluckiger A., Riailand M., Benammar C., Khan N.A., Ghiringhelli F. y Hichami A. (2015).** "Protective effects of dietary *Opuntia ficus-indica* cladodes on colorectal cancer". *Acta Physiologica*, **214**. 27-27.

**Ennouri M., Fetoui H., Bourret E., Zeghal N. y Attia H. (2006a).** "Evaluation of some biological parameters of *Opuntia ficus indica*. 1. Influence of a seed oil supplemented diet on rats". *Bioresource Technology*, **97** (12). 1382-86.

**Ennouri M., Fetoui H., Bourret E., Zeghal N., Guermazi F. y Attia H. (2006b).** "Evaluation of some biological parameters of *Opuntia ficus indica*. 2. Influence of seed supplemented diet on rats". *Bioresource Technology*, **97** (16). 2136-40.

**Ennouri M., Ammar I., Khemakhem B. y Attia H. (2014).** "Chemical composition and antibacterial activity of *Opuntia ficus-indica* f. *Inermis* (cactus pear) flowers". *Journal of Medicinal Food*, **17** (8). 908-14.

**Esatbeyoglu T., Wagner A.E., Schini-Kerth V.B. y Rimbach G. (2015).** "Betanin-A food colorant with biological activity". *Molecular Nutrition & Food Research*, **59** (1). 36-47.

**Falcao H.M., Oliveira M.T., Mergulhao A.C., Silva M.V. y Santos M.G. (2013).** "Ecophysiological performance of three *Opuntia ficus-indica* cultivars exposed to carmine cochineal under field conditions". *Scientia Horticulturae*, **150**. 419-24.

**Fedala N., Lounici H., Drouiche N., Mameri N. y Drouiche M. (2015).** "Physical parameters affecting coagulation of turbid water with *Opuntia ficus-indica* cactus". *Ecological Engineering*, **77**. 33-36.

**Felker P. y Inglese P. (2003).** "Short-term and long-term research needs for *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. utilization in arid areas". *Journal of Professional Association for Cactus Development*, **7**. 131-52.

**Felker P., Paterson A. y Jenderek M.M. (2006).** "Forage potential of *Opuntia* clones maintained by the USDA, national plant germplasm system (NPGS) collection". *Crop Science*, **46** (5). 2161-68.

**Fernandez-Lopez J.A., Almela L., Obon J.M. y Castellar R. (2010).** "Determination of antioxidant constituents in cactus pear fruits". *Plant Foods For Human Nutrition*, **65** (3). 253-59.

**Fernandez-Lopez J.A., Angosto J.M. y Aviles M.D. (2014).** "Biosorption of hexavalent chromium from aqueous medium with *Opuntia* biomass". *The Scientific World Journal*, **2014** (670249).

**Fernández M.L., Trejo A. y McNamara D.J. (1990).** "*Pectin isolated from prickly pear (Opuntia sp.) modifies low density lipoprotein metabolism in cholesterol-fed guinea pigs.*". Journal of Nutrition, **120**. 1283-90.

**Fernández M.L., Lin E.C.K., Trejo A. y McNamara D.J. (1992).** "*Prickly pear (Opuntia sp.) pectin reverses low density lipoprotein receptor suppression induced by a hypercholesterolemic diet in guinea pigs.*". Journal of Nutrition, **122**. 2330-40.

**Flores-Flores V. (2004).** "*Situación del nopal en el Perú. Simposio: Importancia del nopal en el mundo.*". X Congreso Nacional y VIII Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Chapingo, México.

**Flores-Valdez C.A., de Luna-Esquivel J.M. y Ramírez-Moreno P.R. (1995).** "*Mercado mundial de la tuna*", Apoyos y servicios a la comercialización agropecuaria. Chapingo, México.

**Forni E., Polesello A., Montefiori D. y Maestrelli A. (1992).** "*High-performance liquid chromatographic analysis of the pigments of blood-red prickly pear (Opuntia ficus indica)*". Journal of Chromatography, **593**. 177-83.

**Fox D.I., Pichler T., Yeh D.H. y Alcantar N.A. (2012).** "*Removing heavy metals in water: the interaction of cactus mucilage and arsenate (As (V))*". Environmental Science & Technology, **46** (8). 4553-59.

**Frati A.C., Jimenez E. y Ariza C.R. (1990).** "*Hypoglycemic effect of Opuntia-ficus-indica in non-insulin-dependent diabetes-mellitus patients*". Phytotherapy Research, **4** (5). 195-97.

**Galati E.M., Monforte M.T., Tripodo M.M. y Trovato A. (2000).** "*Antiinflammatory activity of Opuntia ficus indica (L.) Mill. cladodes*". X Congresso della Società Italiana di Farmacognosia. Asís, Italia.

**Galati E.M., Monforte M.T., Tripodo M.M., d'Aquino A. y Mondello M.R. (2001).** "*Antiulcer activity of Opuntia ficus indica (L.) Mill. (Cactaceae): ultrastructural study*". Journal of Ethnopharmacology, **76** (1). 1-9.

**Galati E.M., Tripodo M.M., Trovato A., Miceli N. y Monforte M.T. (2002).** "*Biological effect of Opuntia ficus indica (L.) Mill. (Cactaceae) waste matter: Note I: diuretic activity*". Journal of Ethnopharmacology, **79** (1). 17-21.

**Gandía-Herrero F., Cabanes J., Escribano J., García-Carmona F. y Jiménez-Atienzar M. (2013).** "*Encapsulation of the most potent antioxidant betalains in edible matrixes as powders of different colors*". Journal of Agricultural and Food Chemistry, **61** (18). 4294-302.

**Gentile C., Tresoriere L., Allegra M., Livrea M.A. y D'Alessio P. (2004).** "*Antioxidant betalains from cactus pear (Opuntia ficus-indica) inhibit endothelial ICAM-1 expression*". Annals of the New York Academy of Sciences, **1028**. 481 - 86.

**González-Cortés J., Royano-Barroso L. y Parralejo Alcobendas A. (2014).** "Utilización de *Opuntia ficus-indica* para la producción de biogás". Jornadas Ibéricas da Figueira-da-índia. *Opuntia ficus-indica* uma oportunidade para a região. Idanha-a-Nova, Portugal.

**Heinrich M., Haller B.F. y Leonti M. (2014).** "A perspective on natural products research and ethnopharmacology in Mexico: The eagle and the serpent on the prickly pear cactus". *Journal of Natural Products*, **77** (3). 678-89.

**Hernandez-Urbiola M.I., Perez-Torrero E. y Rodriguez-Garcia M.E. (2011).** "Chemical analysis of nutritional content of prickly pads (*Opuntia ficus indica*) at varied ages in an organic harvest". *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **8** (5). 1287-95.

**Inglese P. (1995).** "Crop production, growth, and ultimate size of cactus pear fruit following fruit thinning". *Hortscience*, **30** (2). 227-30.

**Inglese P., Barbera G. y Lamantia T. (1995).** "Research strategies for the improvement of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) fruit quality and production". *Journal of Arid Environments*, **29** (4). 455-68.

**Inglese P., Basile F. y Schirra M. (2002).** "Cactus pear fruit production" (163-83). En: "Cacti biology and uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Janick J. y Paull R.E. (2008).** "The encyclopedia of fruit and nuts". CABI North American Office.

**Kaur M., Kaur A. y R. S. (2012).** "Pharmacological actions of *Opuntia ficus indica*: A Review ". *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, **2** (7). 15-18.

**Li W., Wu D., Wei B., Wang S., Sun H., Li X., Zhang F., Zhang C. y Xin Y. (2014).** "Anti-tumor effect of cactus polysaccharides on lung squamous carcinoma cells (SK-MES-1)". *African journal of traditional, complementary, and alternative medicines / African Networks on Ethnomedicines*, **11** (5). 99-104.

**Liang B.B., Liu H.G. y Cao J.T. (2008).** "Antitumor effect of polysaccharides from cactus pear fruit in S180-bearing mice". *Chinese Journal of Cancer*, **27** (6). 580-84.

**Liu H.G., Liang Q.Y., Meng H.L. y Huang H.X. (2010).** "Hypoglycemic effect of extracts of cactus pear fruit polysaccharide in rats". *Journal of Chinese medicinal materials*, **33** (2). 240-42.

**López-García J.J., Fuentes-Rodríguez J.M. y Rodríguez R.A. (2001).** "Production and Use of *Opuntia* as Forage in Northern Mexico" (29-37). En: "Cactus (*Opuntia* spp.) as forage", FAO Plant Production and Protection Paper 169. Mondragón C. (Ed.). FAO.

**Lloret-Salamanca A. (2010).** "Estimación de las pautas de crecimiento y productividad de *Opuntia ficus-indica* bajo las condiciones climáticas de Extremadura". Trabajo de Fin del Máster Universitario de Iniciación a las Ciencias, Universidad de Extremadura.

**Maataoui S. (2002).** "*Contribution à l'étude de la composition physico-chimique de la stabilité des pigments et de la variabilité génétique chez le figuier de barbarie (Opuntia ficus-indica L.)*". Université Hassan Premier, Faculté des Sciences et Techniques. Stettat, Marruecos.

**Madrigal-Santillan E., Garcia-Melo F., Morales-Gonzalez J.A., Vazquez-Alvarado P., Munoz-Juarez S., Zuniga-Perez C., Sumaya-Martinez M.T., Madrigal-Bujaidar E. y Hernandez-Ceruelos A. (2013).** "*Antioxidant and anticlastogenic capacity of prickly pear juice*". *Nutrients*, **5** (10). 4145-58.

**Madrigal-Santillan E., Madrigal-Bujaidar E., Alvarez-Gonzalez I., Teresa Sumaya-Martinez M., Gutierrez-Salinas J., Bautista M., Morales-Gonzalez A., Garcia-Luna y Gonzalez-Rubio M., Aguilar-Faisal J.L. y Morales-Gonzalez J.A. (2014).** "*Review of natural products with hepatoprotective effects*". *World Journal of Gastroenterology*, **20** (40). 14787-804.

**MAGRAMA (2015).** "*Anuario de estadística del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente 2014*", Catálogo de Publicaciones de la Administración General del Estado. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.

**Malviya R., Srivastava P. y Kulkarni G.T. (2011).** "*Applications of mucilages in drug delivery - A review*". *Advances in Biological Research*, **5** (1). 1-7.

**Miller S.M., Fugate E.J., Craver V.O., Smith J.A. y Zimmerman J.B. (2008).** "*Toward understanding the efficacy and mechanism of Opuntia spp. as a natural coagulant for potential application in water treatment*". *Environmental Science & Technology*, **42** (12). 4274 - 79.

**Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. (2001).** "*Cactus (Opuntia spp.) as forage*", FAO Plant Production and Protection Papers 169. FAO. Roma, Italia.

**Moreno-Alvarez M.J., Hernandez R., Belen-Camacho D.R., Medina-Martinez C.A., Ojeda-Escalona C.E. y Garcia-Pantaleon D.M. (2009).** "*Making of bakery products using composite flours: Wheat and cactus pear (Opuntia boldinghii Britton et Rose) stems (cladodes)*". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **11**. 78-87.

**Mulas M. y D'Hallewin G. (1997).** "*Fruit quality of four cactus pear (Opuntia ficus-indica Mill.) cultivars as influenced by irrigation*". Leuven, Belgium. International Society for Horticultural Science.

**Ncibi S., Ben Othman M., Akacha A., Krifi M.N. y Zourgui L. (2008).** "*Opuntia ficus indica extract protects against chlorpyrifos-induced damage on mice liver*". *Food and Chemical Toxicology*, **46** (2). 797-802.

**Nerd A. y Mizrahi Y. (1995).** "*Reproductive biology*" (49-58). En: "*Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear*", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Nobel P.S. (1989).** "*A nutrient index quantifying productivity of agaves and cacti*". *Journal of Applied Ecology*, **26**. 635-45.

**Nobel P.S. y Bobich E.G. (1995).** "Environmental biology" (57-74). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Nobel P.S. (2002).** "Cacti biology and uses", Nobel P.S. (Ed.). University of California Press, Ltd. Los Angeles, EE.UU.

**Nunez-Lopez M.A., Paredes-Lopez O. y Reynoso-Camacho R. (2013).** "Functional and hypoglycemic properties of nopal cladodes (*O. ficus-indica*) at different maturity stages using in vitro and in vivo tests". Journal of Agricultural and Food Chemistry, **61** (46). 10981-86.

**Ochoa M.J., Targa M.G., Abdala G. y Leguizamón G. (2009).** "Extending fruiting season of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) in Santiago del Estero, Argentina". Leuven, Belgium. International Society for Horticultural Science.

**Owen N.A. y Griffiths H. (2014).** "Marginal land bioethanol yield potential of four crassulacean acid metabolism candidates (*Agave fourcroydes*, *Agave salmiana*, *Agave tequilana* and *Opuntia ficus-indica*) in Australia". Global Change Biology Bioenergy, **6** (6). 687-703.

**Palevitch D., Earon G. y Hevir I. (1993).** "Treatment of benign prostate hipertrophy with *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller". Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants, **2** (1). 45-49.

**Pelaez-Cid A.A., Velazquez-Ugalde I., Herrera-Gonzalez A.M. y Garcia-Serrano J. (2013).** "Textile dyes removal from aqueous solution using *Opuntia ficus-indica* fruit waste as adsorbent and its characterization". Journal of Environmental Management, **130**. 90-97.

**Pichler T., Young K. y Alcantar N. (2012).** "Eliminating turbidity in drinking water using the mucilage of a common cactus". Water Science & Technology: Water Supply, **12** (2). 179 - 86.

**Pimienta-Barrios E. (1993).** "Vegetable cactus pear (*Opuntia* spp.)" (177-91). En: "Underutilized crops, pulses and vegetables". Williams J.T. (Ed.). Chapman and Hall.

**Pimienta-Barrios E. y Muñoz-Urías A. (1995).** "Domestication of opuntias and cultivated varieties" (58-63). En: "Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear", FAO Plant Production and Protection Paper 132. Barbera G. et al. (Eds.). FAO.

**Pitacas F.I., Reis C. y Moitinho Rodrigues A. (2014).** "Caracterização nutricional do cladódio como alimento para ruminantes". Jornadas Ibéricas da Figueira-da-índia, *Opuntia ficus-indica* uma oportunidade para a região. Idanha-a-Nova, Portugal.

**Ramirez-Moreno E., Cordoba-Diaz M., de Cortes Sanchez-Mata M., Diez Marques C. y Goni I. (2015).** "The addition of cladodes (*Opuntia ficus indica* L. Miller) to instant maize flour improves physicochemical and nutritional properties of maize tortillas". Lwt-Food Science and Technology, **61** (1). 675-81.

**Ramos-Ramirez E.G., Reyes-Reyes M., Ortiz-Gonzalez L.F., Salazar-Montoya J.A., Rodriguez-Paez L. y Mendez-Castrejon M.P. (2013).** "Mucilage of *Opuntia streptacantha*: dietary fiber with potential prebiotic". Annals of Nutrition and Metabolism, **63**. 1595-95.



**Ramos-Suarez J.L., Martínez A. y Carreras N. (2014).** "Optimization of the digestion process of *Scenedesmus sp* and *Opuntia maxima* for biogas production". Energy Conversion and Management, **88**. 1263-70.

**Reynolds S.G. y Arias E. (2001).** "Introduction" (1-4). En: "Cactus (*Opuntia spp.*) as forage", FAO Plant Production and Protection Paper 169. Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. (Eds.). FAO.

**Rodrigues A.M., Pitacas F.I., Reis C.M.G. y Blasco M. (2016).** "Nutritional value of *Opuntia ficus-indica cladodes* from portuguese ecotypes". Bulgarian Journal of Agricultural Science, **22** (1). 40-45.

**Rojas-Molina I. (2012).** "Distribución e identificación de los compuestos de calcio presentes en la penca de nopal (*Opuntia ficus-indica*)". Revista Salud Pública y Nutrición, **4**. 115-18.

**Roman-Ramos R., Flores-Saenz J.L. y Alarcon-Aguilar F.J. (1995).** "Anti-hyperglycemic effect of some edible plants". Journal of Ethnopharmacology, **48** (1). 25-32.

**Sáenz C., Estevez A.M., Sepúlveda E. y Mecklenburg P. (1998).** "Cactus pear fruit: a new source for natural sweetener". Plant Foods for Human Nutrition, **52** (2). 141 - 49.

**Sáenz C. (2000).** "Processing technologies: an alternative for cactus pear (*Opuntia spp.*) fruits and cladodes". Journal of Arid Environments, **46** (3). 209-25.

**Sáenz C., Corrales J. y Aquino G. (2002).** "Nopalitos, mucilage, fiber and cochineal" (211-34). En: "Cacti Biology and Uses". Nobel P.S. (Ed.). University of California Press.

**Sáenz C., Berger H., Corrales-García J., Galletti L., García de Cortázar V., Higuera I., Mondragón C., Rodríguez-Félix A., Sepúlveda E. y Varnero M.T. (2006).** "Utilización agroindustrial del nopal", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO. Roma, Italia.

**Sáenz C. y Sepúlveda E. (2006).** "Producción de alimentos para consumo humano por la pequeña industria". En: "Utilización agroindustrial del nopal", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO.

**Sáenz C., Cancino B. y Robert P. (2012).** "Red betalains from *Opuntia spp.*: Natural colorants with potential applications in foods". Israel Journal of Plant Sciences, **60** (3). 291-99.

**Sánchez J., Sánchez F., Curt M.D. y Fernández J. (2012).** "Assessment of the bioethanol potential of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) biomass obtained from regular crops in the province of Almería (SE Spain)". Israel Journal of Plant Sciences, **60** (3). 301-18.

**Saoudi M., Jebahi S., Jamoussi K., Ben Salah G., Kallel C. y El Feki A. (2011).** "Haematological and biochemical toxicity induced by methanol in rats: Ameliorative effects of *Opuntia vulgaris* fruit extract". Human & Experimental Toxicology, **30** (12). 1963-71.

**Sarkar P., Setia N. y Choudhury G.S. (2011).** "Extrusion processing of cactus pear". *Advance Journal of Food Science and Technology*, **3** (2). 102-10.

**Serra A.T., Poejo J., Matias A.A., Bronze M.R. y Duarte C.M.M. (2013).** "Evaluation of *Opuntia* spp. derived products as antiproliferative agents in human colon cancer cell line (HT29)". *Food Research International*, **54** (1). 892-901.

**Sreekanth D., Arunasree M.K., Roy K.R., Chandramohan R.T., Reddy G.V. y Reddanna P. (2007).** "Betanin a betacyanin pigment purified from fruits of *Opuntia ficus-indica* induces apoptosis in human chronic myeloid leukemia Cell line-K562.". *Phytomedicine*, **14** (11). 739-46.

**Targa M.G., Leguizamón G., Coronel de Renolfi M. y Ochoa M.J. (2013).** "Economic feasibility of Scozzolatura in traditional and improved orchards of cactus pear in Santiago del Estero, Argentina". Leuven, Belgium. International Society for Horticultural Science.

**Timpanaro G. y Foti V.T. (2014).** "The structural characteristics, economic performance and prospects for the Italian cactus pear industry". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **16**. 32-50.

**Tirado L.E. (1986).** "Elaboración de una mermelada a base de nopal". Universidad Autónoma de Puebla.

**Trejo-Gonzalez A., Gabriel-Ortiz G., Puebla-Perez A.M., Huizar-Contreras M.D., Munguia-Mazariegos M.D.R., Mejia-Arreguin S. y Calva E. (1996).** "A purified extract from prickly pear cactus (*Opuntia fuliginosa*) controls experimentally induced diabetes in rats". *Journal of Ethnopharmacology*, **55** (1). 27-33.

**Vazquez-Mendoza S. (2013).** "New host for the mushroom *Schizophyllum commune* in America". *Revista Mexicana De Biodiversidad*, **84** (2). 661-63.

**Villabona Ortiz Á., Paz Astudillo I.C. y Martínez García J. (2013).** "Caracterización de la *Opuntia ficus-indica* para su uso como coagulante natural coagulant". *Revista Colombiana de Biotecnología*, **15** (1). 137-44.

**Wiese J., McPherson S., Odden M.C. y Shlipak M.G. (2004).** "Effect of *Opuntia ficus indica* on symptoms of the alcohol hangover". *Archives of Internal Medicine*, **164** (12). 1334-40.

**Wolfram R.M., Kritz H., Efthimiou Y., Stomatopoulos J. y Sinzinger H. (2002).** "Effect of prickly pear (*Opuntia robusta*) on glucose- and lipid-metabolism in non-diabetics with hyperlipidemia - A pilot study". *Wiener Klinische Wochenschrift*, **114** (19-20). 840-46.

**Yahia E.M. y Mondragon-Jacobo C. (2011).** "Nutritional components and anti-oxidant capacity of ten cultivars and lines of cactus pear fruit (*Opuntia* spp.)". *Food Research International*, **44** (7). 2311-18.

**Zafra-Rojas Q.Y., Cruz-Cansino N., Ramírez-Moreno E., Delgado-Olivares L., Villanueva-Sánchez J. y Alanis-García E. (2013).** "Effects of ultrasound treatment in purple cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) juice". *Ultrasonics Sonochemistry*, **20** (5). 1283-88.

**Zou D., Brewer M., Garcia F., Feugang J.M., Wang J., Zang R., Liu H. y Zou C. (2005).** "*Cactus pear: a natural product in cancer chemoprevention*". Nutrition Journal, **4**. 75-95.



## **Capítulo 5:**

---

Las chumberas, ¿especies invasoras?



## Introducción

Visto que los factores analizados en el capítulo anterior son favorables para la explotación de esta planta (en mayor o menor medida), el principal escollo para explotarla se encuentra en obtener los permisos correspondientes. Es decir, nada de lo expuesto previamente nos sirve si la administración no da su visto bueno para poder llevar a cabo el cultivo. Lamentablemente esto es un riesgo real, ya que la chumbera es una especie que parece estar incluidas (dudosamente) en el catálogo de especies exóticas invasoras, por lo que su cultivo sería ilegal.

En otras regiones se ha obviado este supuesto carácter y no se han clausurado los cultivos de chumberas ya implantados, principalmente por los beneficios socioeconómicos que derivan de esta actividad. Sin embargo, esta situación no es deseable ni sostenible. De esta manera se relega a la precariedad los cultivos, que pueden ser desmantelados en cualquier momento cuando a la administración se le antoje.

Por tanto, creemos que es de vital interés incidir en este aspecto, el de su hipotético carácter invasor en el territorio peninsular (e insular español), el cual tratamos en el presente capítulo.

### ***Las chumberas y la Península Ibérica (e islas)***

Como ya se ha mencionado repetidamente, el género *Opuntia* se extiende por buena parte de la Península Ibérica, representado principalmente por dos especies: la chumbera brava u *Opuntia dillenii*, actualmente considerada como forma de *Opuntia stricta* (Ker. Gawl. - Haw, 1819); y la chumbera común u *Opuntia ficus-indica*, en dos formas: inerme (forma *ficus-indica*) y espinosa (forma *amyclaea*). La chumbera común es la *Opuntia* más extendida en las zonas donde tienen lugar actividades humanas, observada frecuentemente como seto vivo; mientras que la chumbera brava se limita a algunas zonas costeras, con algunas manchas aisladas hacia el interior, extendiéndose además por ecosistemas naturales.

Sólo estas dos especies, protagonistas del presente trabajo, crecen o pueden crecer de una manera espontánea. Las otras especies del género presentes en la Península Ibérica, han sido introducidas con fines relacionados con la jardinería, la floricultura y la ornamentación, pero su presencia está totalmente controlada en áreas residenciales y jardines.

Actualmente, en España la mayoría (o la totalidad) de las especies del género *Opuntia* son consideradas invasoras por algunos grupos científicos y ecologistas

(Balaguer, 2004; Elorza *et al.*, 2004b, a; Lowe *et al.*, 2004; Genovesi y Scalera, 2007; Bartomeus *et al.*, 2008; Cobos, 2010; Padrón *et al.*, 2011), lo cual está en constante discusión, principalmente atendiendo a las definiciones concretas de especies invasoras. En concordancia, la ley española considera a las especies de *Opuntia* como invasoras, si bien existen aspectos poco claros acerca de su status y coherencia con la definición de especie invasora (B.O.E., 2013).



Figura 196. *Chumbera común* (izda.) y *Chumbera brava* (dcha.).

Creemos que esta consideración, como especie invasora, se basa más en el comportamiento de algunas especies en otros países como Australia o Sudáfrica (que no obstante, extraen beneficios de las especies introducidas), que el verdadero comportamiento de las chumberas en la Península Ibérica o en las islas (Hamlin, 1924; Dood, 1936; Imms, 1941; Julien, 2006; Zimmermann, 2010).

Es interesante resaltar que España, durante su dominio en la cuenca mediterránea, fue la causante de extender estas especies por los países de su influencia: Marruecos, Argelia, Túnez, Portugal, Italia y sus islas, Grecia, Israel, Líbano, etc. Más tarde, desde estos territorios, las chumberas han pasado a otros países tales como Arabia o Turquía. Se da la paradoja que en la inmensa mayoría de estos países, si no todos, las chumberas no sólo no son consideradas invasoras, si no que son económicamente aprovechadas y cultivadas.

De tal modo que en los países circundantes a España, la situación es muy distinta. En Portugal *O. ficus-indica* (ambas formas) está catalogada como naturalizada,



mientras que *O. dillenii* ni tan siquiera es citada en los catálogos oficiales del país (D.d.R, 1999; Marchante *et al.*, 2005). Además, actualmente franceses, italianos y belgas están plantando miles de hectáreas en el norte de África, y en Etiopía ya se han plantado más de 10.000 hectáreas de *Opuntia ficus-indica* para obtener frutos, forraje y carmín. De modo que el único país mediterráneo que no extrae beneficio económico reglado de esta especie, es España, precisamente el país introductor.



Figura 197. **[A y B]** Explotaciones frutícolas de chumberas en Canarias (A) y Palermo, Italia (B). **[C y D]** Venta de productos provenientes de la chumbera, tales como frutos frescos (C), y artesanía elaborada con distintas partes de la planta (D).

A pesar de que en España, al considerarse especie invasora, no puede ser utilizada por ley, ni la planta ni sus partes, lo cierto es que en muchas ocasiones se ofertan higos chumbos de origen español, tanto en plena calle como en supermercados y grandes superficies. Esta situación es claramente contradictoria, y conduce al desaprovechamiento de un valioso recurso y el consiguiente valor añadido que se podría obtener, tanto en empleo como en impuestos, máxime cuando la especie lleva implantada en España desde hace 5 siglos. Más tarde, se tendrá ocasión de insistir sobre este absurdo que, entre todos los países de la cuenca mediterránea, sólo se da en España (Kiesling, 2013). Por estas razones, se hace necesaria una reflexión exhaustiva en relación al establecimiento en el territorio nacional de estas especies introducidas, lo que justifica su inclusión en el presente trabajo.

### ***Especies introducidas, panorama histórico***

La introducción de las especies desde lo que se considera su hábitat natural hasta zonas a veces muy alejadas de aquellas, no es nada nuevo. Las expediciones comerciales mediterráneas, llevaban y traían especies que eran utilizadas, cultivadas y aplicadas para usos diversos, desde la alimentación y el transporte, hasta el abrigo y la ornamentación, incluso para la guerra. Los fenicios extendieron diversas especies por todo el Mediterráneo, tales como el olivo y, muy probablemente, el camaleón. Más tarde el Imperio Romano fue un destacado introductor de especies, desde Britania a Etiopía, desde Lusitania a India. Durante la Edad Media, las expediciones a Oriente tuvieron las mismas consecuencias, siendo la más famosa la Ruta de la Seda.

Pero no es hasta el descubrimiento de América que el trasiego de especies vegetales y animales se realiza con gran intensidad, lógicamente sin tener en cuenta consecuencias negativas que podrían producirse, al menos en la época en que se produjeron. Hasta bien entrado el siglo XIX, nadie podía prever que este trasiego podría conllevar el transporte de plagas que podrían contaminar a las especies propias del viejo mundo (parásitos en general, incluyendo aquellos que podrían afectar a la humanidad). No es hasta tiempos más recientes que se ha comenzado a tener en cuenta las amenazas ecológicas que puede producirse tras la introducción de especies exóticas. De tal modo, el concepto de especie invasora es relativamente reciente (no más allá de la segunda mitad del siglo XX).

### ***Un concepto muy discutido: Especie invasora***

Con una interpretación fundamentalista, puede ser invasora toda especie que haya sido introducida y cuyo uso haya podido suponer un deterioro en el desarrollo de las especies autóctonas. Así, el concepto se hace ecologista y toda especie introducida es susceptible de ser invasora. Si se aplica estos axiomas al olivo, introducido por los fenicios en la Península Ibérica y ocupando actualmente enormes extensiones de Andalucía, podría ser considerada una especie invasora, ya que se ubica en zonas cuya flora y fauna original han desaparecido. Lo mismo puede decirse de los cultivos emplazados en el mar de plástico de Almería, los arrozales de las marismas del Guadalquivir o cualquier otra especie cuyo cultivo se haya extendido por muchas zonas: naranjales en Huelva, Valencia y Sevilla, melocotoneros en Aragón, Almendrales en Málaga y un largo etcétera, sustituyendo los ecosistemas previos por otros nuevos. De similar aplicación, podría decirse de los campos cerealistas y los dedicados a la ganadería o a la acuicultura.

Evidentemente, la humanidad tendría graves problemas para alimentarse y para avanzar si se hubiera tenido en cuenta el fenómeno introductorio en su estricta expresión. Por tanto, un concepto fundamentalista de la introducción de especies no tiene sentido ni utilidad alguna. Pero como el problema está ahí, real o latente, es necesario concretar mejor y de manera más lógica, el concepto y definición de especie invasora.

Actualmente, la mayoría de autores está de acuerdo en que una especie invasora es aquella introducida intencionadamente, cuya propagación haya sido demostrada, escapando al control de su vigilancia y amenazando realmente a un ecosistema y a sus pobladores, siendo además un problema teóricamente irreversible. Es un concepto estricto que incluye algunos términos que no todos los catálogos respetan, en aras a aumentar el número de especies a incluir en dichos catálogos, dramatizando el problema.

En primer lugar, el concepto obliga a que la especie exótica en cuestión haya demostrado que es una verdadera amenaza en una determinada región, aunque en otras no provoque problema alguno o no haya llegado a producirse aún. Por tanto, hay que tener en cuenta otra variable, el factor tiempo, a la que se suma otra de carácter material, el factor espacio.

Por otro lado, no es lo mismo hablar de especies ya introducidas en un determinado lugar, que otra que se pretende introducir y que ya ha demostrado su potencial invasor en otras áreas. En el primer caso, la demostración de su carácter invasor es necesaria para considerarla invasora, mientras que en el segundo caso, puede ser aconsejable poner en valor el principio de precaución. Así pues, el problema llega a complicarse por razones ambientales, económicas, administrativas, sociales y políticas, cada una de ellas con sus propias metodologías de actuación, a veces contradictorias. A ello se añade que a menudo se toman como formas invasoras aquellas especies o grupos de especies cuya introducción es necesaria, a pesar de existir problemas; y otras cuya presencia ha sido exagerada sin tener en cuenta los factores espacio y tiempo.

Dada la tremenda complejidad que tiene el fenómeno y la evidencia de un problema que es universal, se han evaluado distintas definiciones con el objeto de concretar en lo posible lo que puede entenderse como especie invasora.

Una diferenciación tiene que ver con el factor tiempo. Se toma como punto de inflexión el descubrimiento de América, redondeando la fecha al año 1.500 por razones prácticas. Las especies introducidas anteriormente a dicho año se denominan

arqueófitos y las posteriores, neófitas. Las chumberas establecidas en la Península Ibérica, Baleares y Canarias, están en la frontera entre arqueófitos y neófitos.

En primer lugar, una especie invasora tiene que ser exótica, definida como aquella introducida por intereses humanos (es decir, de forma intencionada), que puede prosperar o reproducirse en una determinada área sin control humano y cuya expansión sea imposible de detener (nuevamente hay que tener en cuenta el factor tiempo).

Y precisamente, teniendo en cuenta el tiempo de introducción, muchas especies exóticas implantadas en una zona, no causan problema alguno ni al ecosistema ni a sus pobladores autóctonos, por lo que los partidarios de la definición fundamentalista, acuden a un término ostensiblemente relativo, “pueden amenazar”. Ello no es concordante para todos los países y en muchos de ellos estas especies se consideran naturalizadas pero no invasoras, conviviendo sin mayor complicación con las formas autóctonas. En un sentido utilitario y dado el control que se lleva sobre las mismas, la mayoría de las especies cultivadas por razones económicas podrían incluirse bajo este epígrafe.

Y ya finalmente, una especie exótica invasora también se define como aquella cuya introducción ha provocado un problema negativo en la zona con amenaza demostrable de su impacto, lo que supone tener en cuenta el factor espacio.

Según estas definiciones, está claro que la mayoría de las especies introducidas no suponen problema alguno para las formas nativas, sobre todo aquellas que se encuentran bajo control humano (muchas de las plantas que se usan en las autopistas son especies introducidas y se expanden con facilidad, pero están sujetas a un control muy estricto; lo mismo puede decirse de numerosas especies utilizadas en jardinería).

Otras especies son consideradas invasoras porque efectivamente lo son en otros países, aunque las características edáficas, ecosistemáticas y climáticas, sean muy diferentes. Finalmente, otras pueden ser consideradas invasoras para algunos países y en cambio para otros son incluso especies cultivadas y protegidas, simbolizando en muchos casos a la comarca o al país, a pesar de no ser una especie propia, pero que lleva tanto tiempo allí que se acepta su implantación por motivos tradicionales e históricos. Como anécdota, en muchas películas bíblicas e históricas, emplazadas en épocas anteriores al descubrimiento de América, se observan pitas y chumberas, a pesar de que estas especies no existían en el Viejo Mundo en tales épocas.

En términos generales, muchos países consideran que una especie teóricamente invasora, ha de ser catalogada como naturalizada (y no invasora) si lleva más de 100 años en una zona y no ha dado lugar a problema alguno.

Algunos autores van más allá e introducen el término de transformación. Para ser invasora, una especie introducida no sólo tiene que demostrar fehacientemente que es una amenaza, sino que además tiene que demostrar que es un agente transformador que afecta negativamente al ecosistema en cuestión y a sus pobladores. En caso contrario, debe considerarse naturalizada.

Frente a esta concepción de especie invasora, en donde se incluye la demostración de la amenaza y la transformación del ecosistema, otros autores evocan el principio de precaución. Defienden la idea de que toda especie introducida, más tarde o más temprano, se “puede” convertir en invasora, por lo que debe prohibirse su introducción, a pesar de que muchas de ellas nunca serán invasoras y en cambio se trata de especies económicamente muy rentables. Otros van más allá e introducen otro término relativo, “puede competir” con especies autóctonas, por lo que abundan las expresiones vagas y las especies a introducir quedan incluidas en una nebulosa tremendamente relativa: “puede amenazar”, “puede competir”.

No obstante, y conforme a la evidencia de que algunas especies exóticas sí han demostrado de una manera u otra su carácter invasor, se han elaborado listados y catálogos que, de acuerdo con las definiciones y concepciones de cada país, son más o menos exhaustivos. Algunos vienen exagerados por colectivos privados, al margen de los oficiales elaborados por las diferentes administraciones estatales. Así, se observan catálogos atomizadores, y listados sintetizadores, de acuerdo con la concepción e idiosincrasia de cada país. A ello se añade que algunas especies en particular, a pesar de haber demostrado que son invasoras, ofrecen ventajas económicas y sociales, por lo que a pesar de su status, se autoriza su uso, siempre bajo control. Especies cinegéticas, forestales, piscícolas y entomológicas se incluyen en este grupo. Puede darse la paradoja de que alguna de estas especies esté prohibida en un país, y en el adyacente se considere utilizable, por lo que uno tiene un problema y otro una ventaja. Un claro ejemplo de ello lo representa el black bass (*Micropterus salmoides*), considerado en España especie invasora y en Portugal especie piscícola de primera categoría, a pesar de que comparten cuencas hidrológicas. Lo mismo ocurre, también en España, con el cangrejo rojo (*Procambarus clarkia*), habiéndose prohibido su captura, pero no su comercialización, por lo que otros países tienen beneficios y España es perjudicada económicamente.

Para terminar de complicar el concepto de especie invasora, en muchos catálogos se incluyen especies cuya identificación es tremendamente complicada, como ocurre con bacterias, protozoos y microcrustáceos, haciendo inoperante su erradicación.

Finalmente, también se consideran especies invasoras a aquellas formas biológicas que parasitan especies introducidas pero no nativas, por lo que se adultera completamente el concepto de especie invasora. Un ejemplo bien conocido es el caso del picudo rojo (*Rhynchophorus ferrugineus*), parásito de las palmeras, árboles que han sido introducidos por motivos ornamentales, tanto en la Península Ibérica como en otros muchos países. El único representante de la familia con carácter autónomo hispánico es el palmito (*Chamaerops humilis*), el cual es resistente a este parásito. Desde el punto de vista conceptual de especie invasora, el picudo rojo no es tal, ya que no es una amenaza para los ecosistemas naturales ni para las especies autóctonas, aunque lógicamente puede catalogarse de plaga. Lo mismo puede decirse de algunos parásitos de eucaliptos, árbol considerado especie invasora por muchos listados ecologistas. A pesar de la alta especialidad de dichos parásitos, también son considerados invasores.

La subjetividad con la que se toma el concepto de especie invasora queda demostrada con casos como el de la tórtola turca, especie muy dañina en áreas urbanas, transportadora de muchos parásitos, e introducida, que sin embargo no es considerada como especie invasora.

Para terminar de señalar paradojas (aunque se pudieran destacar muchas más), encontramos el caso en el que una especie, que se considera introducida pero que goza de protección legal, depreda a otra especie de igual consideración, estando la primera en expansión y la segunda en regresión. No existe ninguna alusión al respecto y el vacío legal es ostensible, de tal manera que ambas son intocables a pesar de que se observa continuamente la depredación de una sobre la otra. Este caso sucede con el rabilargo (*Cyanopica cyanus*), que ataca al camaleón común (*Chamaeleo chamaeleon*), y a otros reptiles de suelo, en las zonas costeras de Huelva y Cádiz. Allí, el rabilargo ha encontrado un magnífico hábitat alimentario en las urbanizaciones y ocupa el mismo espacio que el camaleón común ( pinares y retamales), atacando igualmente a lagartijas y culebras.

Por tanto, el principal problema para definir a una especie invasora, se basa en su historia de vida, el tipo de introducción, el uso, el impacto que provoca en el nuevo hábitat (ambiental, social y económico), y la competencia real y demostrada entre ambas especies, autóctonas e introducidas (Binggeli, 1994; Balaguer, 2004). Por ello, las definiciones cualitativas (amenazas demostradas) y cuantitativas (extensión de la invasión), deben ser tenidas en consideración (Drake *et al.*, 1989; Sandlund *et al.*, 1999). Con frecuencia, especies introducidas (concepto estático) son definidas como invasoras (concepto dinámico), sin atender a definiciones. Así, deben erradicarse

especies, sin que previamente se haya tenido en cuenta sus comportamientos, impactos ambientales, ventajas de su uso y repercusiones económicas.

Esto significa que el concepto de especie invasora puede tener distintos significados, cuyo desarrollo no siempre es claramente explicado (Pyšek *et al.*, 1995). Al menos, los debates derivados la introducción de especies exóticas, ha contribuido positivamente al conocimiento sobre este tema. Sin embargo, a menudo no han sido llevados a cabo por los especialistas adecuados (científicos, sociólogos, economistas), sino por colectivos más interesados en llevar a cabo presiones mediáticas, como sociedades ecologistas o políticos (Shigesada y Kawasaki, 1997; Dachler, 1998; Starfinger *et al.*, 1998; Davis *et al.*, 2000).

En el polo opuesto pueden señalarse colectivos e incluso científicos que se fijan más en los efectos positivos que en las consecuencias ambientales, otorgando al sistema un valor utilitarista sin tener en cuenta las negativas consecuencias futuras de la introducción (Thompson *et al.*, 1995; Böhm, 2008; Shaeketon *et al.*, 2011).

Entre ambas posturas, se ubican autores que buscan características similares en el comportamiento y la distancia filogenética entre las especies introducidas y las nativas. Así, Pyšek (1998), apoya que las plantas invasoras con más éxito son aquellas que encuentran similitudes climáticas y ambientales similares a aquellas donde originalmente existían, lo que les otorga una ventaja adaptativa, si bien, siempre existe un estrés adaptativo, el cual no sufre la especie autóctona, por lo que en principio, esta se encuentra en clara ventaja frente a la exótica.

Por otra parte, de acuerdo con Richardson *et al.* (2000), para que la introducción tenga éxito debe ser un fenómeno intensamente repetitivo, confiriéndole una ventaja. Así, una especie exótica que normalmente sería fácilmente desplazada y erradicada, puede transformar el medio bajo ciertas condiciones, dándole sentido a la expresión de especie invasora.

El resultado de este debate ha tenido como consecuencia el incremento del número de especies que se incluyen en los listados como especies, que siendo simplemente exóticas, son definidas como “amenazantes” (Weber, 1992; Genovesi y Scalera, 2007). Otros autores por el contrario, creen que la demostración del carácter invasor de una especie no es un problema serio, ya que las especies exóticas y las nativas terminan por encontrar un equilibrio entre ellas (Thompson *et al.*, 1995).

Como se ha comentado, en ocasiones una especie se considera invasora sin haber demostrado comportamiento invasor, sino porque ha sido invasor en otro país (Hamlin, 1924; Dood, 1936, 1940; Hoffmann *et al.*, 1999; Zimmermann, 2010),

contribuyendo a hacer interminables los listados (Elorza *et al.*, 2004a; Lowe *et al.*, 2004; Marchante *et al.*, 2005; Cobos, 2010).



## Materiales y Métodos

Durante cuatro años hemos estudiado la expansión de la chumbera común y la chumbera brava en el sur de la Península Ibérica, en relación a su posible definición como especies invasoras desde una perspectiva científica. El presente estudio comprende distintas regiones: Andalucía, Murcia y Badajoz en España, así como Faro y Beja en Portugal.

Para nuestro propósito, se han tenido en cuenta diversas definiciones de “especie invasora”, aunque hemos puesto nuestro foco de atención especialmente en el concepto de Richardson *et al.* (2000), ya que lo consideramos el más concreto e inequívoco de todos. No en vano, es un referente para los científicos especializados en el ámbito de las invasiones.

Para comprobar si el comportamiento de las plantas estudiadas se ajusta a dichas definiciones, hemos necesitado calcular previamente una serie de parámetros respecto a sus capacidades expansivas y reproductivas. Hemos enfocado una experimentación tanto bajo condiciones controladas, como en el medio natural.



Figura 198. Parcela empleada para el crecimiento de chumberas a partir de cladodios (reprod. vegetativa)

▪ *Condiciones controladas*

Las chumberas estudiadas bajo condiciones controladas, han sido 10 cladodios por forma, depositados en una parcela cuadrada de 10 metros de lado (Figura 198), con un suelo convenientemente fertilizado. Se ha observado el crecimiento de las plantas durante dos años.

Además, con el objeto de evaluar el potencial germinativo de la semilla, se han recogido 1.200 semillas entre las 3 formas. Esto es, 400 semillas de 40 frutos de cada especie (10 semillas por fruto). Este material se ha recogido de 4 zonas alejadas unas de otras al menos 10 kilómetros.

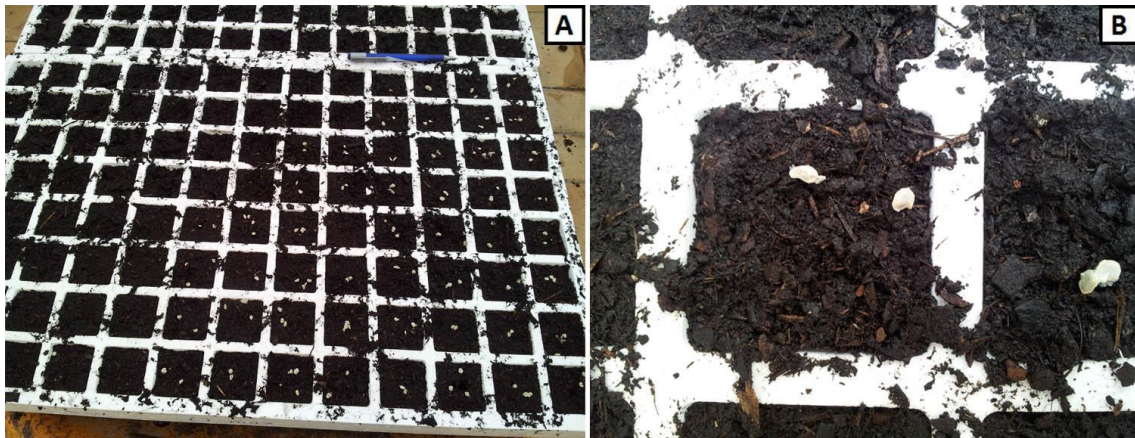


Figura 199. Alveolos semilleros empleados para el germinado de las semillas recogidas.

Una vez extraídas, las semillas se han limpiado durante 24 horas con solución Ringer; después se han puesto en papel de filtro y mantenido en un frigorífico a 8°C durante una semana. Posteriormente, se han depositado las semillas en alveolos semilleros (Figura 199) con tierra de labor y fertilizante ecológico (lombricompost) al 50%, siendo regados con agua de pozo, a razón de 2 ml cada tres días. La germinación se ha observado durante un año, siguiendo los tiempos de germinación y el número de éxitos en la misma.

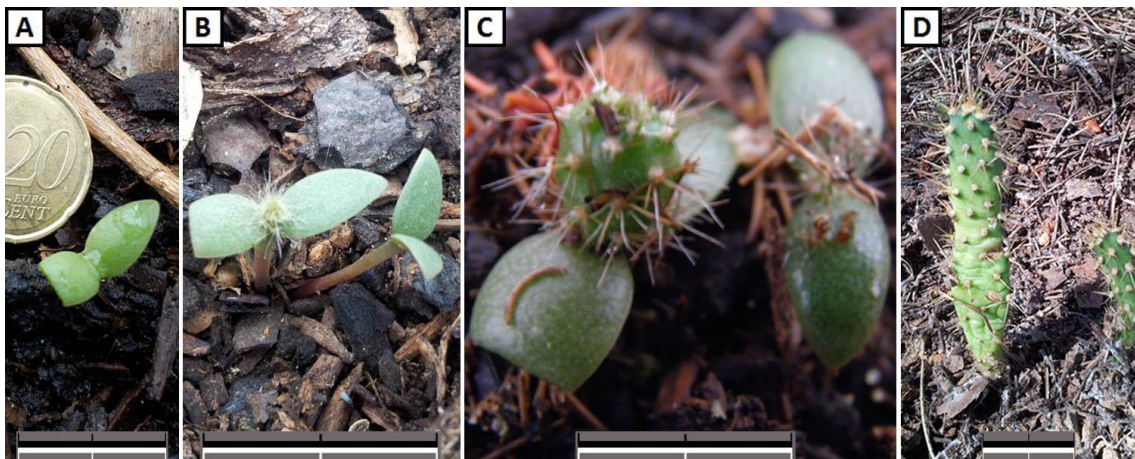


Figura 200. Plántula de chumbera brava en distintos momentos de su crecimiento. Las barras de escala equivalen a 2 cm en A y B, a 1 cm en C, y a 3 cm en D.

▪ *Medio natural*

Por otra parte, se ha llevado un control en el medio natural, donde hemos observado las tres formas de chumberas y hemos estimado su poder expansivo. Tal parámetro ha sido calculado analizando la distancia entre las plantas madres y las hijas. Las nuevas plantas se han agrupado entre las formadas por reproducción vegetativa (enraizamiento de cladodios caídos) o reproducción sexual (semillas germinadas) (Figura 200). Los resultados han sido expresados en metros a partir de la planta madre y en número de plantas hijas. Así, se ha podido definir patrones de eficiencia y de densidad demográfica.



## Resultados

### Éxito reproductivo bajo condiciones controladas

La tabla 97, por otra parte, expone el potencial de desarrollo de cladodios y semillas bajo condiciones controladas, en relación a su éxito temporal. Estas plantas han tenido un aporte de fertilizante y riego. Los resultados también se han representado gráficamente en la figura 201 para facilitar su comprensión.

	<i>O. ficus-indica</i> f. inerme		<i>O. ficus-indica</i> f. espinosa		<i>O. dillenii</i>	
	Cladodios enraizados	Semillas germinadas	Cladodios enraizados	Semillas germinadas	Cladodios enraizados	Semillas germinadas
%	60	9	80	24	90	72
Días	> 60	> 68	> 44	> 61	> 41	> 21

Tabla 97. Eficiencia, bajo condiciones controladas, de enraizamiento a partir de cladodios y de germinación de semillas, para las tres formas de *Opuntia*. Además, se recoge el número mínimo de días necesarios para el enraizamiento o la germinación.

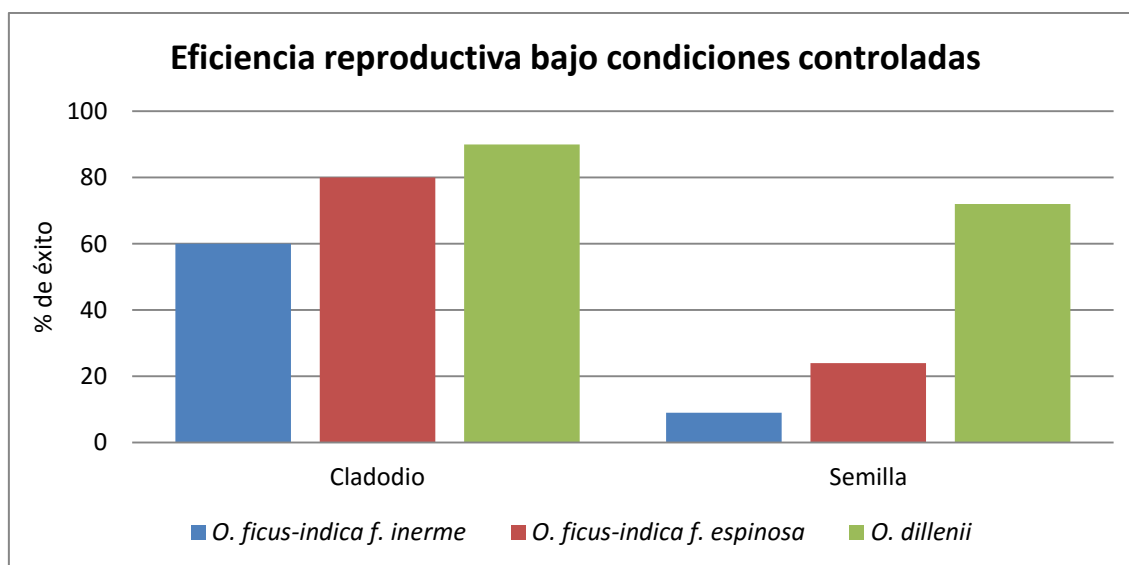


Figura 201. Eficiencia de la reproducción vegetativa (porcentaje de cladodios enraizados) y sexual (porcentaje de semillas germinadas) con condiciones controladas, de 3 formas de chumberas.

Se ha podido demostrar que los cladodios de la forma inerme de chumbera común muestran un débil potencial de enraizamiento frente al que ostenta la forma espinosa, siendo a su vez en éstas mucho menor que en la chumbera brava (60%, 80% y 90%, respectivamente, en números redondos). Además, se necesita más tiempo para el enraizamiento en la forma inerme de la chumbera común (60 días), frente al necesitado por la forma espinosa (44 días) y por la chumbera brava (41 días),

Lo mismo sucede con la germinación, tanto en eficiencia (9%, 24% y 72%), como en tiempo necesario para la germinación (68, 61 y 21 días, las más precoces).

Por tanto, de acuerdo con los resultados obtenidos bajo condiciones controladas:

- *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* tiene un pequeño éxito reproductivo., que no llega al 40% (media de resultados entre cladodios y semillas), observándose además que las nuevas plantas producidas (sea por semillas o cladodios) no aparecen antes de dos meses.
- *O. ficus-indica* f. *amyclaea* tiene un éxito reproductivo ligeramente superior (52% de media), y necesita un menor tiempo para generar nuevas plantas (52 días de media entre cladodios y semillas).
- *O. dillenii* tiene el mayor éxito vegetativo y germinativo (81% de media), y ha requerido mucho menos tiempo para generar nuevas plantas (31 días de media).

### Éxito reproductivo en el medio natural

La tabla 98 compara los resultados de enraizamiento de cladodios y de germinación, obtenidos en el medio natural para las tres formas estudiadas. Dichos datos quedan también representados en la figura 202.

	<i>O. ficus-indica</i> f. <i>inermis</i>		<i>O. ficus-indica</i> f. <i>espinosa</i>		<i>O. dillenii</i>	
	Cladodios enraizados	Semillas germinadas	Cladodios enraizados	Semillas germinadas	Cladodios enraizados	Semillas germinadas
0-2 m	11	2	21	7	30	22
2-4 m	3	0	12	3	30	20
4-6 m	1	0	5	4	21	24
6-8 m	1	0	3	0	20	16
8-10 m	0	0	2	0	17	27
<b>Total</b>	16	2	43	14	118	109

Tabla 98. Eficiencia, en el campo, de enraizamiento a partir de cladodios y de germinación de semillas, en función de la distancia a la planta madre.

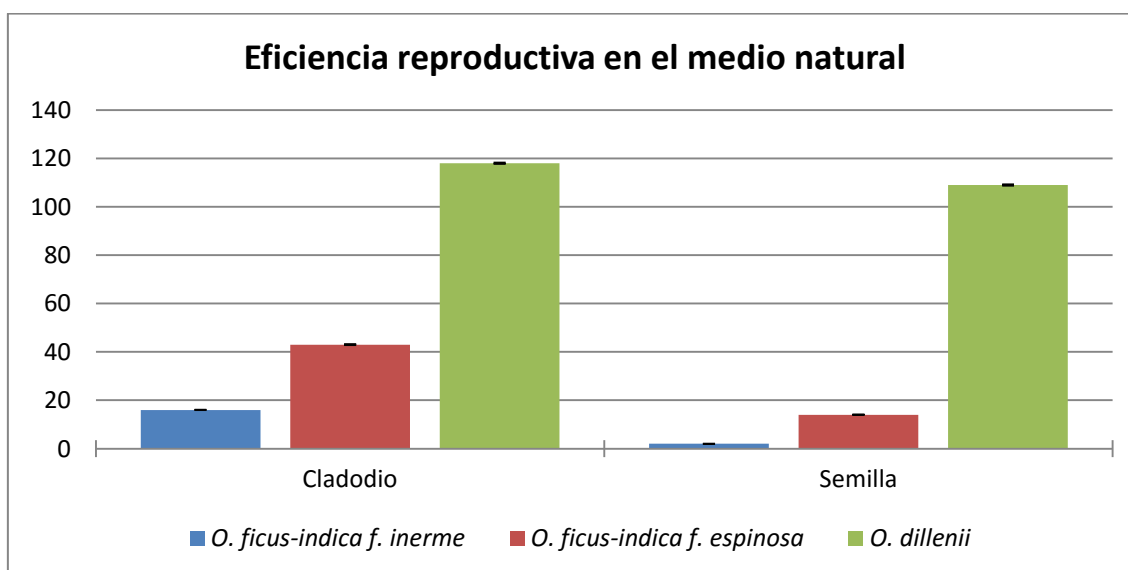


Figura 202. Eficiencia de la reproducción vegetativa (nº de cladodios enraizados) y sexual (nº de semillas germinadas) en el medio natural de 3 formas de chumberas.

Para una distancia de 0-2 metros respecto a la planta madre, las tres formas de *Opuntia* dan lugar a nuevas plantas a partir de cladodios caídos. Sin embargo, existen diferencias entre las tasas de propagación, más patentes cuanto más alejadas se encuentren de la planta madre. Así, entre los 8 y 10 metros de distancia, los cladodios inermes no desarrollan raíces, mientras que la forma espinosa lo hace, pero de una manera muy limitada. Por su parte, todos los cladodios de *O. dillenii* han dado lugar a formas vegetativas enraizadas.

Respecto a la germinación en campo mediante semillas, la forma inerme de la chumbera común se ha mostrado inhábil para propagarse más allá de dos metros, mientras que la variedad espinosa tiene un pobre poder germinativo, originando pocas plántulas y sólo a menos de 6 metros de distancia de la planta madre. En cambio, la chumbera brava ha demostrado un excelente poder germinativo, incluso más allá de los 10 metros desde la planta parental.

Por tanto, los resultados obtenidos en el medio natural son coincidentes con las pruebas realizadas bajo nuestro control:

- La chumbera común en su forma inerme tiene un éxito reproductivo muy bajo. El poder germinativo de sus semillas es prácticamente nulo, y el de sus cladodios, muy pequeño.
- La chumbera común en su forma espinosa, tiene un comportamiento semejante a la inerme, aunque sus valores son ligeramente superiores.
- La chumbera brava tiene un elevado poder reproductivo, a partir tanto de los cladodios, como desde las semillas.

### ***Observaciones directas***

En cuanto a los resultados de las observaciones directas de poblaciones en el medio natural, se ha obtenido que:

#### ▪ *Opuntia ficus-indica forma ficus-indica*

La forma inerme de *O. ficus-indica* no se ha observado en ningún momento en poblaciones de gran extensión. Su presencia se ha advertido en forma de pequeñas poblaciones aisladas, y muy esporádicas fuera de las áreas de cultivo intencionado, principalmente en zonas ruderales (Figura 203A). Sólo en algunas áreas de las provincias de Málaga, Granada y Almería se presenta con cierta abundancia en taludes, donde no parece representar ningún peligro para especies propias. En estos casos, su presencia, al contrario de provocar algún problema, es claramente favorable al colaborar en la detención de la erosión en un suelo donde no compite con especies nativas. La misma situación se da en algunas zonas costeras muy restrictivas del sur de Portugal, donde por lo demás se encuentran limitadas a jardines de urbanizaciones.

Por otra parte, no hemos observado crecimiento germinativo en campo bajo ninguna circunstancia.



Figura 203. Chumberas comunes de la forma inerme en territorio nacional. [A] Planta en fructificación, en un solar abandonado. [B] Chumbera de pequeño tamaño, aislada de otras poblaciones. [C] Chumbera utilizada como valla, en una finca abandonada. Obsérvese que a pesar de no haber tenido un mantenimiento y control de la planta, no se han producido nuevas chumberas a los alrededores.

▪ *Opuntia ficus-indica forma amyclaea*

Por su parte, la forma espinosa se ha observado con mayor frecuencia que la forma anteriormente citada, pero siempre relacionada con la actividad humana. De hecho, es la valla ecológica más frecuente en el sur de la Península Ibérica (Figura 204). En la mayoría de los casos, esta forma es más densa y compacta que la inerme, pero nunca ocupan grandes extensiones, por lo que la competencia con especies nativas no revierte ninguna preocupación. Frecuentemente se observa la asilvestración de la forma inerme a la forma espinosa, observándose pencas inermes y espinosas en un mismo pie de planta.





Figura 204. Vallas de chumbera común espinosa en el territorio nacional.



Figura 205. Chumberas bravas en territorio nacional. [A] Playa de Bolonia, Cádiz. [B y C] El Rompido, Huelva.

▪ *O. dillenii*

Por el contrario, la chumbera brava (*O. dillenii*), ha sido observada en forma de vegetación relativamente continua en zonas costeras del sur de la Península Ibérica y sobre todo en las islas Canarias (especialmente en Tenerife), casi siempre asociada a ecosistemas arenosos (Figura 205A), encontrándose rara vez sobre sistemas rocosos o taludes. En dichas zonas arenosas, se ha observado que la chumbera brava se extiende mediante tallos rastreros que puede formar un tapiz continuo, incluso en zonas con una escasa capa de sustrato. En la figura 205B se ilustra ese comportamiento, habiendo crecido sobre un techado, y manteniéndose con un sustrato ínfimo. Ello nos muestra que esta planta puede crecer en condiciones adversas.

También hemos observado que la expansión de *O. dillenii* por medio de semillas es menos frecuente que de forma vegetativa, lo cual concuerda con los experimentos realizados (Tabla 98 y Tabla 97). Las semillas además pueden ser destruidas por la depredación, lo cual ha podido ser constatado en insectos (principalmente hormigas).

Todas estas observaciones en el sur de la Península Ibérica, en cierta medida, son coherentes con los resultados obtenidos respecto al éxito reproductivo.

## Discusión

Se ha hablado sobre una gran cantidad de posibles definiciones para “especie exótica invasora”. Por tanto, primeramente resulta conveniente simplificar y exponer las seleccionadas para discutir si efectivamente las chumberas se ajustan a ellas, o por el contrario no deben ser consideradas como invasoras.

Según el actual Real Decreto que regula el catálogo de especies invasoras (B.O.E., 2013), una especie exótica invasora es *“Especie exótica que se introduce o establece en un ecosistema o hábitat natural o seminatural, y que es un agente de cambio y amenaza para la diversidad biológica nativa, ya sea por su comportamiento invasor, o por el riesgo de contaminación genética”*.

Esta definición es prácticamente igual a la propuesta por el Grupo de Expertos en Especies Invasoras de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): *“Especie exótica que se establece en un ecosistema o hábitat natural o seminatural. Esta especie actúa como agente de cambio y amenaza la diversidad biológica nativa”*.

Otra definición propuesta, esta vez en el “Convenio sobre la Diversidad Biológica” del año 2002, la define de la siguiente manera: *“Especie invasora cuya introducción y/o difusión amenazan a la diversidad biológica”*

La última definición que tendremos en cuenta es la de Richardson (2000), la más concreta de todas, dejando menor lugar a la libre interpretación con conceptos poco claros como “amenaza” o “cambio”. Define específicamente las plantas invasoras del siguiente modo: *“Plantas naturalizadas que producen descendencia reproductiva, normalmente en grandes cantidades, a distancias considerables de la planta madre y que por tanto tiene el potencial para dispersarse por un área considerable”*. Fija esa “distancia considerable” de la siguiente manera:

- *Más de 100 m en menos de 50 años para reproducción por semillas y otros propágulos.*
- *Más de 6 m en 3 años para dispersión por raíces, rizomas, estolones, o tallos caídos.*

Hemos tenido en cuenta todas las definiciones, pero con especial interés en la definición del Real Decreto, que al fin y al cabo es el que regula su posibilidad de uso y cultivo, y en la definición de Richardson, al ser la más concreta y por tanto con la que resulta más sencillo comprobar si la chumbera es invasora o no.

A partir de estas definiciones y los resultados obtenidos de los experimentos realizados y de las observaciones en el medio natural, hemos podido analizar el status que deberían tener las 3 formas analizadas.

### ***Opuntia ficus-indica forma ficus-indica***

De los resultados obtenidos, tanto en el laboratorio como en el campo, tan sólo puede concluirse que *O. ficus-indica* en su forma inerte (forma *ficus-indica*) no puede ser considerada invasora, de acuerdo con la definición de Richardson *et al.* (2000). Esto es así debido a que, por una parte, las semillas de esta planta son muy poco fértiles. Por otra parte, la reproducción vegetativa a partir de los cladodios caídos tampoco es muy efectiva, ya que el porcentaje de cladodios que enraízan es bajo, y el tiempo de enraizamiento es largo. Todo esto provoca que su potencial de dispersión sea ínfimo. De hecho, en nuestras observaciones durante el desarrollo del presente estudio, ninguna de las plantas inertes estudiadas ha llegado a extenderse 6 metros en 3 años (ni siquiera en 4). Por lo tanto, *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* no puede ser considerada planta invasora de acuerdo con la definición que consideramos más concreta y precisa de cuantas hemos estudiado.

Si valoramos su situación frente a la definición dada en el catálogo de especies exóticas invasoras (B.O.E., 2013), concluimos lo mismo, aunque queda más espacio para la discusión, al ser una definición más vaga. Según esta definición “...es un agente de cambio y amenaza para la diversidad biológica nativa...”, rasgos que no creemos que sean ciertos en la chumbera inerte. No se tiene constancia de que esta planta esté desplazando a ninguna especie autóctona. De hecho, su principal punto de aparición en nuestra geografía es en cuevas muy pronunciadas, cárcavas y barrancos, lugares poco frecuentados por otros vegetales. Por si fuera poco, éste comportamiento resulta muy beneficioso para el medio ambiente, ya que fija el suelo e impide su pérdida por erosión. Sin embargo, el principal punto que confirma que no es una especie invasora ni una amenaza para la diversidad biológica nativa, es que en los más de 500 años que lleva esta planta en nuestro territorio, en sucesivas introducciones de la mano del hombre, jamás ha generado ningún problema ambiental. Sería lógico pensar, que una especie invasora, con 500 años por delante, hubiera ocupado muy grandes extensiones (continuas) de nuestro territorio, cosa que no sucede. Las extensiones ocupadas por esta planta son pequeñas y discontinuas, generalmente asociadas a la actividad humana. Su dispersión por la naturaleza es escasa y contenida, probablemente debido a su pobre poder germinativo (Labra *et al.*, 2003; Griffith, 2004), por ser el resultado de una gran cantidad de cruces durante cientos de años, lo cual provoca un gran polimorfismo.

No se cumple, por tanto, la amenaza “...ya sea por su comportamiento invasor, o por el riesgo de contaminación genética...”. Como hemos comprobado, su comportamiento no es nada parecido a una invasión, que de acuerdo con el catálogo de especies invasoras es la “acción de una especie invasora debida al crecimiento de su población y a su expansión, que comienza a producir efectos negativos en los ecosistemas donde se ha introducido”. No se ajusta a su comportamiento debido a que el crecimiento de su población y su dispersión son contenidos, y sus efectos en ningún momento se han mostrados negativos, más bien todo lo contrario. Respecto al riesgo de contaminación genética, no parece una situación aplicable a nuestros ecosistemas, ya que el género entero es alóctono, y no parece que tenga interacción genética con ningún organismo autóctono.

Cabe decir además, que en el catálogo de especies exóticas invasoras de 2013 no aparece *O. ficus-indica* como tal, sino que aparece *O. máxima*, que para muchos es el sinónimo de la misma especie. Ejemplo de ello es la Flora Ibérica (Berthet, 1990). Sin embargo, en el anterior catálogo (2011) ambos sinónimos se incluían en él, uno (*O. máxima*) como especie invasora, y el otro (*O. ficus-indica*) como especie con potencial invasor. Por tanto, si como parece, las consideran como dos especies distintas, *O. ficus-indica* quedaría fuera del catálogo actual, permitiéndose su uso libremente. Cabe la posibilidad de que consideren *O. máxima* como la forma espinosa de *O. ficus-indica*, sin embargo, son sólo especulaciones. Esto no se ha aclarado y las distintas administraciones autonómicas y locales miran hacia otro lado cuando se comercializan productos de chumbera, incluso en grandes almacenes con etiquetas oficiales.

Una de las consideraciones para ser reconocida como especie con potencial invasor es su comportamiento fuera de España. La definición que se da en el catálogo es “especie exótica que podría convertirse en invasora en España, y en especial aquella que ha demostrado ese carácter en otros países o regiones de condiciones ecológicas semejantes a las de España.”. Su inclusión en este grupo en el anterior catálogo creemos que tampoco fue del todo correcto, ya que no hemos encontrado entre nuestras fuentes ningún caso documentado de invasiones generadas por *O. ficus-indica* en ningún otro país. Todos los casos conocidos de invasiones del género *Opuntia* corresponden a otras especies. El impacto negativo de *Opuntia ficus-indica* sobre el ambiente es mínimo, y en Italia de hecho se considera que su cultivo se puede orientar a una producción eco-compatible (Basile, 2001).

La chumbera común ejerce otras influencias positivas en la comunidad biológica, aparte del beneficio ambiental que hemos comentado de protección del suelo. En nuestras observaciones en el campo, hemos comprobado como existe mucha vida alrededor de las chumberas. Frecuente era encontrar diversas aves picoteando los

frutos en la época de maduración de éstos, o lagartijas (que recordemos es un animal protegido en España) cobijándose entre la maraña de palas de la planta. Por tanto cumple funciones de alimentación y protección de la fauna autóctona.

No sólo tiene un efecto aparentemente positivo en el medio natural, sino que también en el medio socioeconómico de la región. Es un importante recurso económico en zonas rurales deprimidas (Russell y Felker, 1987). En éstas tiene un rol estratégico especialmente donde es complicado el cultivo de otras frutas por falta de acceso o escasez de agua. Es de sobra conocido que ayuda a generar empleo (desgraciadamente un problema importante a nivel regional) y a crear riqueza (Timpanaro y Foti, 2014). De hecho, en el sur de España, durante los meses de verano algunas familias obtienen unos ingresos muy valiosos para ellas de la venta de los frutos de las chumberas de la zona. Buena muestra del interés que tiene el cultivo para activar las regiones deprimidas, aumentando los ingresos locales, la empleabilidad y la cantidad de alimentos disponibles, es que la FAO recomienda la introducción de esta planta en regiones deprimidas de todo el mundo (Sáenz *et al.*, 2006). Todo ello sin poner ningún reparo, ni considerar invasora a esta planta.

Existen algunas publicaciones en las que sin embargo sí se acepta que la chumbera (sin distinguir entre *O. maxima* y *O. ficus-indica*) es invasora, generalmente sin dar ninguna justificación para esa conclusión. En su libro sobre especies invasoras en Extremadura, Pérez-Bote (2010) sí que expone razones para darle tal consideración. En el apartado “impactos”, comenta que “*en zonas semiáridas puede penetrar en biotopos naturales, coexistiendo con especies como palmitos y azofaifos. En otros lugares*”, dice, “*impide el asentamiento de vegetación natural en zonas como taludes, suelos pedregosos, etc., conformando comunidades florísticamente muy pobres. Es muy peligrosa*”, continúa, “*para ecosistemas naturales y seminaturales, aunque su difusión sea local*”. Finaliza diciendo que “*el impacto económico está por determinar*”.

Sin embargo, no estamos de acuerdo con algunas de dichas afirmaciones, ni con que las que consideramos ciertas sean razón para considerarla invasora. La penetración en biotopos naturales y convivencia con especies locales no determina que una especie sea invasora, mientras que sea agente de cambio ni desplace ninguna especie autóctona. Por otra parte, estamos en desacuerdo con que impide el asentamiento de vegetación natural en las zonas escarpadas mentadas. En nuestras observaciones se ha podido comprobar que en las zonas más favorables para la aparición de vegetación nativa, ésta aparece en los alrededores de la chumbera, que como se ha comentado no ocupa grandes extensiones continuas, por lo que existe una convivencia en la que la chumbera no tiene ninguna repercusión negativa sobre la flora nativa. Por otra parte, en terrenos muy desfavorables como son acantilados, es cierto

que no aparece mucha flora nativa alrededor de la chumbera, sin embargo esto sucede tanto en las cercanías de la planta como a gran distancia, lo que indica que no es la planta la que está impidiendo el crecimiento, sino las condiciones del terreno. En este caso una vez más resulta deseable la aparición de la chumbera, para evitar que el suelo quede desnudo y existan procesos erosivos, o incluso desprendimientos. Para finalizar, el impacto económico ya se ha estudiado que a todas luces será positivo.

Por todas las razones argumentadas anteriormente, creemos que resulta razonable, e incluso deseable, que se permita la explotación de esta planta. Sería de gran interés eliminar esta planta del catálogo (su sinónimo *O. maxima*), eliminando por tanto las trabas legales y problemas administrativos que puedan desincentivar el aprovechamiento económico (y social) de la especie.

Aunque este es el escenario ideal, en caso de que no se tenga en cuenta estos argumentos, existen vías alternativas que podrían permitir una hipotética explotación de la chumbera. Esto se debe a que en el Real Decreto del catálogo de especies exóticas invasoras, el artículo 1.2.a expone que el mismo Real Decreto no se aplica a recursos fitogenéticos para la agricultura y alimentación. En su definición se dice que un recurso fitogenético es "*cualquier material genético de origen vegetal, que por extensión incluye a los hongos, con valor real o potencial para la agricultura y la alimentación*". Considerando la chumbera como recurso fitogenético tan sólo habría que tener cuidado ya que se dice en el artículo 1.3 que "*en el caso de especies contempladas en el catálogo, se deberán adoptar las medidas necesarias y adecuadas para evitar su posible expansión al medio natural, fuera de las zonas autorizadas*". Por tanto, en el caso de su no eliminación del catálogo, se podría llevar a cabo su explotación de forma legal inscribiéndola como recurso fitogenético, regulado por la *Ley 30/2006, de 26 de julio, de semillas y plantas de vivero y de recursos fitogenéticos (B.O.E., 2006)*.

### ***Opuntia ficus-indica forma amyclaea***

En nuestros estudios histológicos y morfológicos hemos podido observar que aunque existen algunas pequeñas diferencias, todo parece indicar que las formas inerme y espinosa en efecto, son 2 formas de una misma especie: *O. ficus-indica*. Como hemos discutido con anterioridad, la forma espinosa (forma *amyclaea*) debe ser la consecuencia del asilvestramiento de la forma inerme. Prueba de la cercanía entre ambas formas es que en ocasiones se puede encontrar algún cladodio espinoso en la forma inerme y viceversa.

En nuestro territorio es más frecuente la forma espinosa, aunque la gran mayoría de los puntos de aparición corresponden a lindes de fincas en las que ha sido plantada

por el hombre, con el fin de utilizarla como valla. Es un uso muy extendido debido a la sencillez de su mantenimiento y que sus grandes espinas pueden ser un argumento muy disuasorio para todo el que quiera entrar en las fincas sin permiso. Además de resultar una valla que da valiosos frutos, lo cual siempre es un punto a favor.

Como variedad asilvestrada, la forma espinosa tiene unas capacidades reproductivas superiores a la forma inerme, ya que enraíza más rápida y eficientemente, además de tener un mayor poder germinativo. Sin embargo, estas capacidades siguen siendo muy limitadas. Su propagación por semillas sigue siendo insuficiente para catalogarla de especie invasora según los criterios de Richardson. No obstante, tiene la capacidad de brotar a 6 metros de la planta madre en 3 años, según nuestros estudios experimentales, rasgo que sí coincide con las características de una especie invasora. Tiene el potencial de dispersarse por grandes áreas.

Sin embargo, volviendo a la definición de Richardson, la planta invasora debe producir grandes cantidades de descendencia, lo cual no se observa en los alrededores de las fincas valladas con esta planta (Figura 204 B-D). Incluso en fincas abandonadas mucho tiempo atrás, donde por tanto, no ha existido un mantenimiento y control de la planta, no se observan nuevas plantas en los alrededores. De hecho, es muy difícil encontrar una planta de esta forma que no haya sido plantada intencionalmente.

Aún menos parece encajar esta planta con la definición de especie exótica invasora dada por el Real Decreto vigente (B.O.E., 2013). Teniendo en cuenta que no se extiende más allá de los vallados, no podría considerarse en ningún caso un agente de cambio del hábitat natural. Tampoco se ha observado su comportamiento invasor, ni parece que exista un riesgo real de producir contaminaciones genéticas. En base a esto, legalmente sería impropio de catalogarla de especie invasora, ya que no cumple ninguno de sus preceptos.

Tampoco encajaría dentro de los requisitos de las especies potencialmente invasoras, ya que tampoco se conocen invasiones generadas por ésta en otros países con semejantes condiciones ambientales. Además, al igual que la forma inerme, ha sido sujeto de numerosas introducciones durante cientos de años, y aun así no ha generado ningún problema ambiental.

Sin embargo, en base a que su capacidad reproductiva es suficiente para ser invasora, según los criterios de Richardson, sería discutible la posibilidad de introducir esta forma dentro de las potencialmente invasoras. La introducción en esta categoría en todo caso estaría encaminada a vigilarla más que por un miedo real de invasión, en vista que es un riesgo harto improbable.



## ***Opuntia dillenii***

*O. dillenii* por su parte nos ha dado motivos para considerarla como una especie exótica invasora. Los estudios en laboratorio y campo muestran que se adapta a la definición de planta invasora de Richardson (Richardson *et al.*, 2000), al tener una buena capacidad de dispersión, tanto por semillas como por reproducción vegetativa a partir de las palas caídas. Incluso se ha observado su crecimiento a partir de pequeños trozos de cladodios (siempre que algunas areolas permanezcan íntegras), desde donde parten las raíces aún en terrenos deshidratados, pero con una cierta nitrofilia.

Todo indica a que efectivamente *O. dillenii* es un agente de cambio. En observaciones directas se ha comprobado que, en algunas zonas arenosas cerca de la costa en el suroeste de la Península Ibérica (en localidades de Huelva, Cádiz y Faro), esta planta ha ocupado extensiones considerables. En dichas zonas colonizadas por *O. dillenii*, esta especie se ha convertido en dominante, alterando el hábitat de las especies autóctonas. Por tanto, esas zonas podrían considerarse invadidas por esta especie.

Por otra parte, habría que realizar más estudios para valorar si verdaderamente es una amenaza para la diversidad biológica nativa, ya que no se han analizado las interacciones entre esta especie y las nativas. Por una parte, compite directamente por el espacio con otras plantas nativas que crecen en el mismo hábitat. Sin embargo, algunas especies autóctonas encuentran cobijo entre sus espinosas palas, como las ya mentadas lagartijas (especie protegida), conejos o serpientes.

A pesar de que como se acaba de comentar aún sería deseable realizar algún estudio en nuestro territorio, consideramos que con lo que se sabe hasta el momento, su inclusión en el catálogo de especies exóticas invasoras está justificada. Además, hay muestras de que esta especie, o su sinónima *O. stricta* (Böhm, 2008), ha provocado invasiones en otras partes del mundo (Freeman, 1992). Por estas razones no se ha tenido en cuenta a *O. dillenii* a la hora de estudiar la viabilidad de realizar una explotación, ya que consideramos que es una actividad indeseable en vista que resulta una amenaza ambiental.

## ***Consideraciones generales***

Por tanto, conforme a la definición oficial sobre especies invasoras, la forma inermes de chumbera común no es invasora, mientras que la forma espinosa puede representar un peligro invasor en zonas restringidas y frágiles como islas (Olesen *et al.*, 2002). Por el contrario, consideramos que *O. dillenii* es claramente invasora siendo una amenaza real para las especies nativas. Estas conclusiones coinciden con las obtenidas

conforme a la definición de Richardson *et al.* (2000) y a nuestros resultados, tanto en el medio natural como en el laboratorio: la forma inerme de la chumbera común no es invasora, la forma espinosa tiene un bajo poder invasivo, y la chumbera brava es claramente una especie exótica con alto poder invasor.

Estas evidencias deben ser consideradas si se desean llevar a cabo iniciativas conservativas.

En primer lugar, la **chumbera común** tiene una evidente importancia ambiental, deteniendo la erosión y da lugar a eficientes vallas ecológicas (Le Houerou, 1996). Además, la chumbera común representa un importante recurso económico en áreas rurales (Russell y Felker, 1987), dando lugar a bienes de exportación (Barbera *et al.*, 1992), en toda la cuenca del Mediterráneo. Por ello, es necesario evaluar las ventajas y desventajas de una posible erradicación, la cual es defendida de forma absoluta por algunos autores (Monteiro *et al.*, 2005), de la misma manera que se ha realizado en otros países con otras especies del género (Hosking *et al.*, 1998). Sin embargo, nuestra opinión, en base a todas las razones ya expuestas (planta beneficiosa en múltiples ámbitos y con un nulo poder invasor), es que *O. ficus-indica* (f. inerme) debería considerarse en España una especie naturalizada, tal y como ocurre en el resto de países de su entorno, gozando su uso de libertad absoluta. Al mismo tiempo, la variedad con espinas podría ser utilizada exclusivamente como valla ecológica y autorizada como tal, siempre bajo responsabilidad del usuario y sometida a control legal.

Finalmente, al ser la **chumbera brava** claramente invasora, deben tomarse medidas de control. No obstante, la mayoría de autores están de acuerdo en que antes de llevar a cabo una erradicación radical, deben tenerse en cuenta todas las variables, desde las absolutamente ambientales, hasta las económicas, sociales y administrativas, ya que las tareas de eliminar una especie que lleva quinientos años en un sistema biológico pueden conllevar consecuencias imprevisibles (Ananoutsou *et al.*, 2010; Genovesi, 2011). Consecuentemente, es muy difícil exponer normas generales para llevar a cabo erradicaciones generalizadas (Goodin *et al.*, 1998). De hecho, a veces es más ventajoso mantener una planta invasora para las formas nativas que erradicarlas (Bjerknes *et al.*, 2007). Así, una planta invasora puede ser positiva para la fauna (cobijando determinadas especies) y la flora (atrayendo a insectos polinizadores que además de favorecer a las exóticas, lo hacen también con las nativas (Vilá y Gimeno, 2003)). En caso de llevarse a cabo una erradicación (total o parcial), debería ser llevada a cabo por la Administración en colaboración con la empresa privada, que debería extraer beneficio económico del material vegetal extraído, ahorrando costes públicos y creando empleo ecológico.



Figura 206. Chumberas representativas de la Península Ibérica. De Izda. a dcha., chumbera común inerme (*O. ficus-indica* f. *ficus-indica*), chumbera común espinosa (*O. ficus-indica* f. *amyclaea*) y chumbera brava (*O. dillenii*).



## Bibliografía

- Ananoutsou M., Bazsi I., Delipetrou P. y Kokkons Y. (2010).** "The alien flora of Greece: taxonomy, life traits and habitat preferences". *Biological Invasions*, **12** (10). 3525-49.
- B.O.E. (2006).** "Ley 30/2006, de 26 de julio, de semillas y plantas de vivero y de recursos fitogenéticos". Boletín Oficial del Estado del Jueves 27 de julio de 2006. España.
- B.O.E. (2013).** "Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras". Boletín Oficial del Estado del Sábado 3 de agosto de 2013. España.
- Balaguer I. (2004).** "Las plantas invasoras. El reflejo de una sociedad crispada o una amenaza científicamente contrastada". *Historia Natural*, **5**. 32-41.
- Barbera G., Carimi F. y Inglese P. (1992).** "Past and present role of the Indian-fig prickly-pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, *Cactaceae*) in the agriculture of Sicily". *Economic Botany*, **46** (1). 10-20.
- Bartomeus I., Vila M. y Santamaria L. (2008).** "Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks". *Oecologia*, **155** (4). 761-70.
- Basile F. (2001).** "Economic aspects of Italian cactus pear production and market". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **4**. 31-45.
- Berthet P. (1990).** "Opuntia Mill." (62-70). En: "Flora Ibérica", 2. Castroviejo S. et al. (Eds.). Real Jardín Botánico, CSIC.
- Binggeli P. (1994).** "The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species". *Bulletin of the British Ecological Society*, **25**. 10-13.
- Bjerknes A.L., Totland O., Hogland S.J. y Nielsen A. (2007).** "Do alien plant invasion really effect pollination success in native plant species?". *Biological Conservation*, **138**. 1-12.
- Böhm H. (2008).** "Opuntia dillenii - An interesting and promising Cactaceae taxon". *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **10**. 148-70.
- Cobos F.J. (2010).** "Especies exóticas invasoras de Andalucía". Fondo Europeo de Agricultura y Desarrollo Rural, Junta de Andalucía. Sevilla.
- D.d.R (1999).** "Decreto-Lei n.º 565/99 de 21 de Dezembro. Regula e introdução da natureza de espécies não indigenas em Portugal". *Diário da República*. Portugal.
- Dachler C.C. (1998).** "The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds". *Biological Conservation*, **84**. 167-80.

**Davis M.A., Grime J.P. y Thompson K. (2000).** "*Fluctuating resources in plant communities. A general theory of invasibility*". *Journal of Ecology*, **88** (3). 528-34.

**Dood A.P. (1936).** "*The control and eradication of prickly pear in Australia*". *Bulletin of Entomological Research*, **27**. 503-17.

**Dood A.P. (1940).** "*The biological campaign against prickly-pear*". Commonwealth Prickly-Pear Board. Brisbane, Australia.

**Drake J., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R., Kruger F.F., Rejmanek M. y Williamson M. (1989).** "*Biological invasion. A global perspective*". Wiley. Chichester.

**Elorza M.S., Dana E.D. y Sobrino E. (2004a).** "*Sobre la presencia de cactáceas naturalizadas en la costa meridional de Cataluña*". *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **61** (1). 27-33.

**Elorza M.S., Dana E.D. y Sobrino E. (2004b).** "*Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*". Ministerio de Medio Ambiente. Dirección General de Biodiversidad. Madrid, España.

**Freeman D.B. (1992).** "*Prickly pear menace in eastern Australia 1880-1940*". *Geographical Review*, **82** (4). 413-29.

**Genovesi P. y Scalera R. (2007).** "*Toward a black list of invasive alien species entering Europe through trade and proposed responses*". Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Estrasburgo, Francia.

**Genovesi P. (2011).** "*Eradication*". En: "*Encyclopedia of biological invasions*". Simbedoff D. y Rejmánek M. (Eds.). University of California Press.

**Goodin B.J., McAllister A.J. y Fahring L. (1998).** "*Predicting invasiveness of plant species based on biological information*". *Conservation Biology*, **13**. 422-26.

**Griffith M.P. (2004).** "*The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence*". *American Journal of Botany*, **91** (11). 1915-21.

**Hamlin J.C. (1924).** "*The Australian prickly pear problem*". *Journal of Economic Entomology*, **17**. 60-64.

**Hoffmann J.A., Moran V.C. y Zimermann H.G. (1999).** "*Integrated management of *Opuntia stricta* (Howarth, Cactaceae) in South Africa: An enhanced role for two renowned, insect agents*". *African Entomology Memoirs*, **1**. 15-20.

**Hosking J.R., McFadyen R.E. y Murray N.D. (1998).** "*Distribution and biological control of cactus species in eastern Australia*". *Plant Protection Quarterly*, **3** (3). 115-23.

**Imms A.D. (1941).** "*The prickly pear problem in Australia*". *Nature*, **148**. 303-05.

**Julien M.H. (2006).** "*Biological control of rangeland weeds in Australia*". Rangeland Journal, **28** (1). 47-54.

**Kiesling R. (2013).** "*Historia y prehistoria de Opuntia ficus indica. Presente y futuro*". Cactusnet Newsletter, **13**. 13-18.

**Labra A., Grassi F., Bardini M., Imazia S., Guiggi A., Citterso S., Banfia E. y Scorbati S. (2003).** "*Relationships in Opuntia Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker*". International Journal of Plant Sciences, **165**. 1129-36.

**Le Houerou H.N. (1996).** "*The role of cacti (Opuntia spp.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the Mediterranean Basin*". Journal of Arid Environments, **33** (2). 135-59.

**Lowe S., Brocure M., Boudjelas S. y DePoorter M. (2004).** "*Cien de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo*", Publicación de ISSG-UINC. Holland Print Ltd. Amsterdam, Holanda.

**Marchante H., Marchante E. y Freitas H. (2005).** "*Plantas invasoras em Portugal*". Editorial dos autores. Coimbra, Portugal.

**Monteiro A., Cheia V.M., Vasconcelos T. y Moreira I. (2005).** "*Management of the invasive species Opuntia stricta in a Botanical Reserve in Portugal*". Weed Research, **45** (3). 193-201.

**Olesen J., Eskildsen L.I. y Venkatasami S. (2002).** "*Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic species generalists*". Diversity and Distributions, **8**. 181-92.

**Padrón B., Nogales M., Traveset A., Vilà M., Martínez-Abraín A., Padilla D.P. y Marrero P. (2011).** "*Integration of invasive Opuntia spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands*". Biological Invasions, **13** (4). 831-44.

**Pérez-Bote J.L., Romero-Castaño A.J. y Perianes-Carrasco M.J. (2010).** "*Especies invasoras en Extremadura*". Universidad de Extremadura. Cáceres.

**Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. y Wade M. (1995).** "*Plant invasion: general aspects and special problems*". Academic Publishing. Amsterdam, Holanda.

**Pyšek P. (1998).** "*Is there a taxonomic pattern to plant invasion?*". Oikos, **82** (282-294).

**Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C.J. (2000).** "*Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions*". Diversity and Distributions, **6**. 93-103.

**Russell C.E. y Felker P. (1987).** "*The prickly-pears (Opuntia spp., Cactaceae): A source of human and animal food in semiarid regions*". Economic Botany, **41** (3). 433-45.

**Sáenz C., Berger H., Corrales-García J., Galletti L., García de Cortázar V., Higuera I., Mondragón C., Rodríguez-Félix A., Sepúlveda E. y Varnero M.T. (2006).** "Utilización agroindustrial del nopal", Boletín de servicios agrícolas de la FAO 162. FAO. Roma, Italia.

**Sandlund O.T., Schei P.T. y Viken A. (1999).** "Invasive species and biodiversity management". Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holanda.

**Shaeketon S., Kirby D. y Gambiza J. (2011).** "Invasive plants - friends of foes? Contribution of prickly pear (*Opuntia ficus indica*) to livelihoods in Makana Municipality Eastern Cape, South Africa". Development Southern Africa, **28** (2). 177-93.

**Shigesada N. y Kawasaki K. (1997).** "Biological invasions: Theory and practice", Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

**Starfinger U., Edwards I. y Williamson M. (1998).** "Plant invasions: Ecological mechanism and human responses". Backhuys Publishers. Leiden, Holanda.

**Thompson K., Hodgson J.G. y Rich C.G. (1995).** "Native and alien invasive plants: more of the same?". Ecography, **18**. 390-402.

**Timpanaro G. y Foti V.T. (2014).** "The structural characteristics, economic performance and prospects for the Italian cactus pear industry". Journal of the Professional Association for Cactus Development, **16**. 32-50.

**Vilá M. y Gimeno I. (2003).** "Seed predation of two *Opuntia* species invading Mediterranean communities". Plant Ecology, **167** (1). 1-8.

**Weber E.F. (1992).** "The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review". Journal of Vegetation Science, **8**. 565-72.

**Zimmermann H. (2010).** "Managing prickly pear invasions in South Africa" (157-66). En: "Improved utilization of cactus pear for food, feed, soil and water conservation and other products in Africa". Nefzaoui A. et al. (Eds.). Proc. Int. Workshop.



# Recomendaciones

---



Antes de proceder a exponer las conclusiones y en base al conocimiento obtenido durante la realización del presente estudio, queremos exponer una serie de recomendaciones sobre lo que consideramos que serían las aplicaciones y las prácticas deseables con respecto a las chumberas, lo cual creemos que resultará de gran interés.

1. La chumbera común (forma inerme), lleva en la cuenca mediterránea desde hace más de 400 años. En consonancia con el resto de países de la cuenca, debería considerarse naturalizada y en consecuencia permitirse su cultivo, sobre todo en aquellas zonas donde su consumo y comercialización es rentable y tradicional.
2. Los frutos de chumbera común tienen numerosas aplicaciones alimentarias y farmacéuticas, por lo que el cultivo debería ser dirigido principalmente a estos dos sectores.
3. A pesar de ser la chumbera común una especie que necesite pocos cuidados, existen necesidades entre las que figura la eliminación de palas excedentes. No obstante, los cladodios deberían ser apreciados como alimento forrajero, especialmente para el verano por su aporte en agua y calcio, muy necesarios para los rumiantes en crecimiento.
4. La chumbera común produce bienes de exportación. Siendo un producto alternativo para la agricultura que se define como especie multipropósito, un proyecto económico debería ser secuencial, ofreciendo cinco gamas de productos:
  - 1) Primera gama: fruto fresco debidamente desespinado a granel, ofertado en cajas alveoladas.
  - 2) Segunda gama: productos en bandejas, con certificación de calidad.
  - 3) Tercera gama: frutos directamente aptos para el consumo, sin piel (la cual también da lugar a subproductos rentables).
  - 4) Cuarta gama: frutos conservados en azúcares naturales.
  - 5) Quinta gama: mermeladas, repostería ecológica y licores.
5. Los pequeños cladodios en vías de crecimiento o nopalitos, aún sin espinas (tanto de la chumbera común inerme como de la espinosa), pueden ofertarse como:
  - 1) Primera gama: nopal verdura, en fresco y unidades completas.
  - 2) Segunda gama: nopalitos cortados a tiras y congelados.
  - 3) Tercera gama: nopalitos conservados en vinagre o aceites esenciales.
  - 4) Cuarta gama: nopalitos deshidratados ofertados como aderezantes.
  - 5) Quinta gama: polvo de nopalitos deshidratados, para la fabricación de panes, tortas y preparación de sopas y cremas.

6. La chumbera común en su forma espinosa también aporta frutos de indudable valor alimentario y sanitario. Sin embargo, su mayor utilidad es como cerca ecológica. Por ello, este uso debería estar permitido legalmente, con la condición de que sea responsabilidad del usuario, que debe mantener la cerca en condiciones adecuadas sin permitir su expansión.
  
7. En el caso de llevarse a cabo una erradicación de la chumbera brava por ser especie invasora, se debe tener en cuenta que ofrece algunas ventajas ecológicas. Ventajas como servir de refugio a algunos animales de poblaciones diezmadas por los depredadores, como ocurre con los lacértidos de arena, cuya presencia es esencial para la eliminación de gran cantidad de ácaros de dunas, convirtiéndose en agentes sanitarios. Por tanto, una erradicación de la chumbera brava debería ir acompañada de su sustitución por especies autóctonas que ofrezcan las mismas ventajas. En caso de que ello no sea posible, debe pensarse en dejar algunos pies de chumbera brava hasta que la sucesión vegetal tenga éxito. En aquellas zonas donde la chumbera brava es utilizada como cerca viva, la especie sustituta debería ser la zarzamora, aunque también sujeta a control por su rápida expansión.
  
8. En resumen, todo indica que se están desaprovechando recursos que la naturaleza ofrece espontáneamente y que se desprecia no por ignorancia científica (ya que existen numerosas referencias acerca de las propiedades alimentarias y sanitarias de la chumbera), sino por la promulgación de leyes sin tener en cuenta estos conocimientos. Esta situación limita el uso racional de los recursos y la potencial formación de empleo en zonas rurales, donde precisamente es muy escaso. El presente trabajo no es sino una modesta aportación al conocimiento de dos especies de chumberas y tres formas de cactáceas que se comportan de manera diferente pero que son tratadas como si fueran idénticas. Por tanto, la última recomendación es que la aplicación de los conocimientos debería revertir el comportamiento actual en consonancia con lo que se lleva a cabo en todo el entorno mediterráneo.

# Conclusiones

---



1. La estructura interna de las formas inerme y espinosa de la chumbera común es prácticamente idéntica, y las pocas diferencias existentes entre ellas (histológicas, morfológicas y ecológicas), no son suficientemente grandes como para aceptar que ambas sean diferentes especies.
2. La chumbera brava no sólo difiere en gran medida de la común en su morfología externa, sino que también lo hace a nivel histológico y de comportamiento.
3. Tanto en la chumbera común como en la brava, el comportamiento del crecimiento de la raíz madre, así como el de la formación de primordios de raíces laterales y su desarrollo, indican que existe una fuerte competencia por los fotosintatos entre los ápices de la raíz madre y de las raíces laterales.
4. La arquitectura y características del tallo y de las hojas de las chumberas común y brava, presentan rasgos adaptativos al clima semiárido. Esto se manifiesta en un bajo número de estomas y la existencia de abundantes estructuras almacenadoras de mucílago. De igual modo sucede con las raíces, manifiesto en aspectos como la existencia de engrosamientos de suberina en el felema, y en que tenga un crecimiento determinado frente a situaciones de estrés, pero que bajo condiciones propicias, comience nuevamente la producción de raíces laterales.
5. España está infrautilizando la chumbera común como recurso, llegando a verse incluso como una amenaza. Su explotación en terreno nacional se encuentra en una indeseable situación de dudosa legalidad.
6. Los aprovechamientos potenciales del género *Opuntia* son tremendamente amplios y variados. Sin embargo, por la idiosincrasia del mercado español, la explotación más viable sigue siendo la tradicional, enfocada a la venta de frutos frescos, que no obstante puede ser complementada con otras actividades derivadas del cultivo.
7. La chumbera común es una planta capaz de arrojar unos resultados productivos, en cuanto a frutos se refiere, similares o superiores a los cultivos frutícolas de mayor productividad, sin necesitar unos cuidados muy exigentes. La productividad términos de masa de tallos generados anualmente, es comparable a cultivos vegetales de una productividad de rango medio.

~ Conclusiones ~

8. *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. 1768, en la forma *ficus-indica*, no tiene carácter invasor, por lo que no debería ser catalogada como especie invasora en España.
9. *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. 1768, en la forma *amyclaea*, no tiene carácter invasor, aunque sí tiene potencial para ser especie invasora. Por tanto, su uso debería estar permitido bajo medidas de control.
10. *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw. 1819, tiene carácter invasor, por lo que es necesario realizar estudios de carácter ambiental y económico que concluyan las medidas necesarias a tomar frente a esta planta en el territorio español.