

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Etnobotánica y ecofisiología de la ciruela
mexicana (*Spondias purpurea* L.)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

PRESENTA

BLANCA CATALINA RAMÍREZ HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

**CODIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA GUADALUPE
PALOMINO HASBACH**

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Comité de Sinodales:

Dra. María Guadalupe Palomino Hasbach

Dr. Javier Caballero Nieto

Dra. María Hilda Flores Olvera

Dra. Alicia Enriqueta Brechu Franco

Dr. Eulogio Pimienta Barrios

Dra. Margarita Collazo Ortega

Dra. Teresa Terrazas Salgado

El presente trabajo fue apoyado por el Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP-SEP) anexo UDG-98-15-01 folio UDG-43 y por la Universidad de Guadalajara

Dedicatoria:

**A mi esposo y a mis hijos, quienes
son el motivo y la razón de mi vida**

Agradecimientos

Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios, por su constante apoyo brindado a lo largo de este trabajo.

A la Dra. Guadalupe Palomino Hasbach, quien me brindó algo más que su apoyo, gracias.

Al Dr. Javier Caballero Nieto, a quien le agradezco sus observaciones y su paciencia.

A la Dra. Margarita Collazo Ortega, Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dra. Hilda Flores Olvera y Dra. Alicia Brechu Franco, por su desinteresado apoyo y sus acertadas observaciones, que sin duda ayudaron a mejorar la calidad de este trabajo.

A Julia Zañudo por su apoyo y su amistad que en todo momento me brindó, gracias Julia!

A Alejandro Muñoz Urias, a quien le agradezco su amistad y el apoyo recibido.

A Alejandro Domínguez de la Torre, quien no sólo me acompañó en el arranque de este estudio, sino que lo hizo a sabiendas que era la primera vez que yo conducía en carretera y más aún para el área de la Barranca de Huentitán.

A los habitantes de las localidades de estudio quienes compartieron conmigo sus conocimientos y experiencia.

A todas las personas que de alguna manera colaboraron e hicieron posible este trabajo.

CONTENIDO

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivos.....	5
Metodología.....	5
CAPITULO II . LA CIRUELA MEXICANA (<i>Spondias purpurea</i> L.)	7
Botánica	7
Sinonimia	12
Nombres vernáculos.....	12
Origen y distribución de <i>Spondias purpurea</i> L.....	15
Etnobotánica de <i>Spondias purpurea</i> L.....	17
CAPITULO III. APROVECHAMIENTO Y CULTIVO DE <i>Spondias purpurea</i> L. EN EL CENTRO OCCIDENTE DE MÉXICO.....	19
Introducción.....	19
Objetivos.....	21
Materiales y métodos.....	21
Composición Vegetal de la zona de estudio.....	21
Región Occidente.....	23
Descripción del sitio de estudio.....	24
Descripción geográfica y climatológica de las zonas de estudio.....	25
Barranca de Huentitán.....	25
Zona de la Costa.....	26
Zona Norte.....	27
Aspectos Etnobotánicos.....	29
Estudio físico químico de variedades de ciruela.....	29
Determinaciones físicas.....	29
Determinaciones químicas.....	30
Resultados y discusión	

Caracterización de los Agroecosistemas de <i>Spondias purpurea</i> L.....	31
Zona Barranca de Huentitán.....	31
Zona de la Costa.....	37
Zona Norte.....	39
Propagación de la ciruela mexicana.....	41
Caracterización física y química de los frutos.....	42
Características físicas.....	42
Características química.....	44
Proceso de domesticación de la ciruela mexicana.....	52
Importancia económica y ecológica de la ciruela.....	58
Conclusiones.....	63
CAPITULO IV. ECOFISIOLOGIA DE <i>Spondias purpurea</i> L.....	64
Introducción.....	64
Objetivos.....	67
Phenology, growth, and response to light of ciruela mexicana (<i>Spondias purpurea</i> L., Anacardiaceae.....	68
Abstract/Resumen.....	68
Introduction.....	68
Materials and methods.....	69
Plant and site descriptions.....	69
Phenology, shoot growth, and environmental data.....	69
Anatomical observations.....	69
Measure of colonization of roots by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi.....	70
Physiological observations.....	70
Results and discussion.....	71
Literature cited.....	76
Photosynthesis in Mexican plum [<i>Spondias purpurea</i> L. (Anacardiaceae)].	78
Summary/Resumen.....	78
Introduction.....	78
Materials and methods.....	79

Results and discussion.....	79
Conclusions.....	82
Literature cited.....	82
CAPITULO V. DISCUSIÓN GENERAL.....	85
Conclusiones.....	90
BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	92
Anexo 1.....	113

RESUMEN

La ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) es una especie caducifolia perteneciente a la familia de las Anacardiaceas. Es originaria de los Trópicos de América y se ha utilizado con diversos usos desde la época prehispánica y su consumo ha prevalecido debido a que produce frutos durante la primavera proveyendo una fuente de agua y alimento para consumo humano y animal, de la fauna silvestre y doméstica; asimismo la planta tiene diversos usos. El proceso de domesticación que ha sufrido esta planta se inició en la época prehispánica, sin embargo, este proceso se encuentra aún en etapas iniciales, debido a que, acorde con las etapas manejadas bajo el concepto genotécnico de fitomejoradores, solamente se han seleccionado fenotipos sobresalientes, llevándolos al cultivo, asimismo su propagación se lleva a cabo en forma vegetativa, y a la fecha no se han realizado trabajos de hibridación. La plasticidad anatómica y fisiológica observada en *S. purpurea* es relevante e indica plasticidad ecológica, ya que tienen la capacidad de ajustar la morfología y fisiología a los recursos disponibles, como es el caso de nutrimentos del suelo y la luz, lo cual es relevante dado el ambiente limitante en el que esta especie se desarrolla; por otro lado puede haber mayor eficiencia en la fijación de nutrimentos del suelo gracias a la presencia de micorrizas, lo anterior puede ayudar a explicar la extensa distribución geográfica de esta especie en ambientes subtropicales. Adicionalmente, la alta plasticidad de los rasgos fisiológicos y anatómicos quizá representen una ventaja ante los ambientes de bajos recursos en los que se desarrolla *S. purpurea*. La capacidad de respuesta a la luz es una estrategia observada en especies de rápido crecimiento, de manera que puede ser una característica en *S. purpurea* que se puede aprovechar como una estrategia para hacer frente a las variables de luz en ambientes tropicales forestales, debido a que las especies de rápido crecimiento están adaptadas a la rápida explotación y uso disponible de recursos, particularmente la respuesta a la luz. Esta plasticidad anatómica y fisiológica le ha permitido a la ciruela mexicana desarrollarse con éxito en un área tan extensa y permitir su explotación con un mínimo de cuidados.

ABSTRACT

Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) is a deciduous tree and a member of the Anacardiaceae family. *Spondias purpurea* originated in the tropical lands of America, where had been used for different purposes since prehispanic times. Their use had prevailed through the time, mainly because the tree produce fresh fruits during the dry spring season, providing a source of water and food for human consumption, and for both wild and domesticated animals. The domestication process in *S. purpurea* began in prehispanic time, and until recent time the plant is so far in the early stages of domestication, because according with the stages of fruit domestication defined by fruit tree breeders, man only had selected outstanding phenotypes *S. purpurea*, in order to cultivated them for self consumption or economical purposes. Their propagation is carried out mainly through asexual or vegetative methods. Not evidences exist that the inhabitants of tropical American regions practices artificial crosses between outstanding phenotypes of *S. purpurea*, that according with the genotecnical methods of plant breeding is considered the next stage in the process of domestication *S. purpurea* showed a high degree of both physiological and anatomical plasticity, revealing the existence of ecological plasticity, expressed by their capacity to adjust their morphology and physiology to forage resources from the environment, particularly in the shallow and rocky environments where the tree commonly thrives. On the other hand, roots of *S. purpurea* develop symbiotical relations with mycorrhizal fungi, increasing the capacity to forage soil resources, particularly water and minerals in a highly heterogeneous edaphic rocky environment. The capacity of response to the light is a strategy observed in fast growing species, so this trait in *S. purpurea* can be an advantage to endure the variable light environment in forest tropical environments, due to that the fast growing plants are adapted to the quick exploitation and available use of resources, particularly the response to the light. This anatomical and physiological plasticity has allowed to *S. purpurea* to be developed with success in a so extensive area and to allow their cultivation with a minimum of management.

INTRODUCCIÓN

La agricultura es una actividad que marcó el establecimiento de un sistema de subsistencia humana en el que se aseguraba, hasta cierto punto, la disponibilidad de alimento, especialmente en épocas de escasez (Challenger, 1998); sin embargo la actividad agrícola se ha venido acompañando de la recolección para complementar la alimentación (Lorenzo, 1992). De manera que la agricultura, en conjunto con la recolección, fue la base de la alimentación para los pueblos indígenas (Vaillant, 1973; Lorenzo-Bautista, 1977; Davies, 1988; De la Torre y Navarro, 1992).

En sentido estricto la agricultura es considerada como el cuidado de plantas, el cual puede ser mínimo o intensivo, variando desde fomentar el manejo incipiente de individuos silvestres hasta la plantación cuidadosa, la selección y crianza de fenotipos sobresalientes (Brintnall y Conner, 1995; Lorenzo, 1977).

De acuerdo con Vavilov, la zona de las tierras altas de Mesoamérica, en las que está comprendido parte del territorio de nuestro país, es uno de los centros de domesticación más importante de especies vegetales debido a que en esta región se tienen registros de más de cien especies domesticadas (Brintnall y Conner, 1995; Challenger, 1998). Desde hace 9 mil años las culturas antiguas cultivaban una amplia variedad de especies frutales (Gerbi, 1978; Zagaja, 1988), destacando el aguacate (*Persea americana* Miller), nopal (*Opuntia* spp.), pitayo (*Stenocereus* spp) (Callen, 1965), ciruela (*Spondias* spp.), tejocotes (*Crataegus pubescens* (Kunth) Steudel), capulín (*Muntingia calabura* L.), guayaba (*Psidium guajava* L.), nanze (*Byrsonimia crassifolia* Linnaeus Kunth), cacao (*Theobroma cacao* L.), entre otros. El consumo de frutos se complementaba con semillas y granos comestibles como el maíz (*Zea mays* L.) cultivado hace 7 mil años, frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) que se cultiva hace 5 mil años, amaranto (*Amaranthus* spp.) cultivado hace 6 mil años, cacahuate (*Arachis hypogaea* L.), hortalizas como la calabaza (*Cucurbita* spp.) de la cual se tienen registros de cultivo de hace 5 mil años, tomate (*Lycopersicum esculentum* L.), tubérculos (i.e. *Ipomea batatas* Poir., *Manihot* spp.) fibras como el algodón (*Gossypium hirsutum* L.) (Vázquez de Espinoza, 1948; Turner y Miksicek, 1984; De Acosta, 1985; Centro de Investigaciones Antropológicas de México, 1992).

Para las poblaciones prehispánicas, la época de sequía era un periodo en el que las hambrunas fueron frecuentes, particularmente al final de la primavera y al empezar el verano, en ocasiones acentuada por fenómenos climáticos y plagas que dañaban severamente las cosechas, provocando una falta en el abastecimiento de alimentos básicos como el frijol y el maíz (Krickeberg, 1961; De Acosta, 1985; De la Torre y Navarro, 1992). Esta escasez pudo jugar un papel importante para que los pueblos prehispánicos prestaran atención especial a plantas que produjeran partes vegetales comestibles suculentas, que además de proveer alimento también proporcionaran agua. Los indios Seris del desierto de sonora aprovecharon aquellas especies productoras de frutos frescos durante la primavera, y al empezar el verano; así como también tallos de cactáceas que además de usarlos como fuente de energía también servían como ración de agua (Nobel, 1994). Cuando Cortés viajó de las tierras tropicales de Veracruz al Altiplano Mexicano fue obsequiado con diferentes alimentos, destacando el hecho de que además de productos del maíz, y guisos con guajolote y perro, también le ofrecieron “cirguelas”, en las tierras bajas tropicales de Veracruz y tunas en el altiplano mexicano (Díaz del Castillo, 1992).

No obstante el almacenamiento de alimentos ofreció una alternativa, las plantas silvestres seguían siendo una fuente importante de alimento (Challenger, 1998), así, algunas especies frutales silvestres y cultivadas, como el pitayo (*Stenocereus* spp.), el nopal (*Opuntia* spp.) y el ciruelo (*Spondias* spp.) ofrecían una alternativa de agua y alimento (Fray Toribio de Benavente, 1969; Soustelle, 1970; Turner y Miksciek, 1984; López, 1988). Asimismo, estas especies contribuían a la economía familiar, dado que comercializaban los frutos y derivados en los mercados regionales además de que formaban parte de los tributos (Vaillant, 1973; López, 1988; De la Torre y Navarro, 1992).

Durante la época de la colonia la ciruela mexicana era reconocida por los españoles como una fruta sobresaliente por su sabor (Benitez, 1986), y la identificaron como un fruto semejante a la ciruela de España (*Prunus domestica* L.) “...las que llaman ciruelas, son verdaderamente fruta de árboles y tienen más semejanza con verdaderas ciruelas. Son de diversas maneras: unas llaman Nicaragua, que son muy coloradas y pequeñas, y fuera del hollejo y hueso, apenas

tiene carne que comer; pero eso poco que tienen es de escogido gusto, y un agrillo tan bueno o mejor que el guinda, tiénenlas por muy sanas, y así las dan de comer a los enfermos y especialmente para provocar gana de comer...” (De Acosta, 1985). En el Occidente de México, cuando se fundó la Nueva Galicia, se repartieron tierras en zonas despobladas, se comenzaron a cultivar diversas especies (entre las que se encontraban árboles tropicales nativos de estas regiones como es el caso de *Spondias* spp.). Este hecho contribuyó a que el Occidente de México se consolidara como una zona comercial proveedora de frutos frescos, surgiendo poblaciones o regiones especializadas en el cultivo de algunas especies frutales que eran nativos o se aclimataban con éxito al ambiente. Entre estos frutos destacó la ciruela mexicana, que figuraba como un fruto de alto consumo en la región logrando una alta cotización en el mercado; los frutos se colectaban de poblaciones tanto silvestres como cultivadas y se consumían por el mismo municipio productor, o bien se transportaba de otros lugares (Fernández y Acosta, 1961; Bárcena, 1983; Mendieta, 1985; Orozco, 1992; Torres Montes de Oca, 1992).

En México, hacia a finales del siglo XIX, el estado de Jalisco ocupó los primeros lugares en la producción de frutos nativos entre los que figuraban la ciruela mexicana (*S. purpurea*), pitaya (*Stenocereus queretaroensis* Web.), arrayán (*Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied.), tejocote (*Crataegus pubescens* (Kunth) Steudel), zapote blanco (*Casimiroa edulis* La Llave & Lex.), guamuchil (*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.), entre otros (Aldana, 1986). Sin embargo, muchos de los recursos nativos han sido desplazados en el mercado por otros frutales introducidos (i.e. mango), y Jalisco perdió su liderazgo como estado productor de frutos; al disminuir la producción de estos frutos no sólo se pierde la tradición del consumo, sino también el conocimiento sobre el aprovechamiento de estos recursos.

En tiempos recientes, particularmente durante la segunda mitad del siglo XX ha resurgido el interés para el estudio de *S. purpurea*, destacando los trabajos agronómicos (Castro, 1977; Rodríguez y Villaseñor, 1988), distribución geográfica y ecológica (Pennintong y Sarukhan, 1998; Ruenes y Jiménez, 2001; Rzedowski, 1978), usos (Pennintong y Sarukhan, 1998), biología reproductiva (Avitia-García

1996; Avitia- García y Engleman, 1998; Hernández-Martínez *et al.*, 2000), fenología (Ruenes y Jiménez, 2001), clasificación de la especie (Avitia-García *et al.*, 2000) y estudios de la variación genética en poblaciones silvestres y cultivadas en México, y centroamérica, orientados a conocer algunas etapas del proceso de domesticación (Miller y Schaal, 2002). De hecho, su valor como un recurso genético potencial fue resaltado hasta el final del siglo XX gracias a estudios realizados por Cuevas (1994) y CONABIO (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999), en el que se resalta su importancia como especie frutal y forestal en programas de restauración ecológica y reforestación, en este último trabajo los autores señalan la falta de conocimiento de aspectos ecofisiológicos, los cuales son medulares para el establecimiento y manejo de esta especie en programas de reforestación.

En este trabajo se pretende realizar una contribución recabando información sobre esta especie a través de una búsqueda en bibliotecas especializadas complementando con un estudio etnobotánico de *Spondias purpurea* L., La etnobotánica es una disciplina holística que abarca todas las relaciones entre los grupos humanos y las plantas y tiene como objeto fundamental estudiar e interpretar la historia de las plantas en las sociedades antiguas y actuales (Hernández, 1970; Martín (2001). Cabe aclarar que en este trabajo se llevaron a cabo únicamente estudios sobre aspectos antropológicos y económicos, para lo cual se recabó información acerca del aprovechamiento y cultivo de la especie, haciendo hincapié en el valor de económico y ecológico de la ciruela mexicana, en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit, en los que existe escasa información sobre el desarrollo de *S. purpurea* como cultivo, y el estado actual de aprovechamiento de las poblaciones silvestres. Esta información se contrasta con otras localidades de México y el mundo en que se desarrollan poblaciones silvestres y cultivadas de ciruela mexicana. Asimismo, este trabajo tiene como propósito contribuir al conocimiento ecofisiológico de *S. purpurea*, en particular lo relacionado con el efecto de los factores físicos del ambiente en la captura de carbono (asimilación neta de CO₂). Se estudió el tiempo de ocurrencia del desarrollo reproductivo y vegetativo, así como la plasticidad foliar anatómica y fisiológica como respuesta a la luz.

OBJETIVOS

1. Realizar una caracterización de agroecosistemas representativos de *Spondias purpurea* en el occidente de México.
2. Realizar una caracterización ecofisiológica de *S. purpurea* en su ambiente natural con énfasis en su capacidad de captura de carbono y el grado de plasticidad estructural y fisiológica.

Objetivos Específicos

1. Caracterizar el uso y manejo de la ciruela mexicana en poblaciones silvestres y cultivadas en agroecosistemas del occidente de México
2. Realizar una caracterización físico-química de las principales variedades silvestres y cultivadas de ciruela mexicana con importancia económica en el Occidente de México.
3. Registrar el tiempo de ocurrencia de fenofases vegetativa y reproductiva de *S. purpurea*, y su relación con el ambiente físico.
4. Evaluar el efecto de factores físicos del ambiente en la asimilación instantánea y diurna de carbono.
5. Evaluar la plasticidad estructural y fisiológica de *S. purpurea* al ambiente físico.

METODOLOGÍA

El presente trabajo consta básicamente de dos partes: en la primera se llevó a cabo investigación etnobotánica de la ciruela mexicana en el Occidente de México en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit; en la segunda parte se realizó un estudio ecofisiológico:

Para la primera etapa se llevó a cabo una caracterización de los agroecosistemas, para lo cual se realizó un estudio etnobotánico en el que se destacan los usos de la especie. Asimismo, se llevó a cabo una caracterización de las principales variedades de ciruela, las determinaciones físico-químicas que se

realizaron fueron las siguientes: a) peso fresco del fruto, porcentaje de porción comestible y porcentaje de agua de la porción comestible; b) longitud axial y radial del fruto; c) pH; d) porcentaje de sólidos solubles totales e) contenido de azúcares reductores; f) contenido de proteínas y; g) análisis de minerales.

Para estudiar el comportamiento fisiológico, fenológico y reproductivo de las poblaciones silvestres y cultivadas de la ciruela mexicana, se seleccionaron 20 plantas y por cada individuo se seleccionaron cuatro ramas, tomando en consideración los puntos cardinales y diferentes grados de exposición a la radiación solar. En las plantas seleccionadas se cuantificarán las siguientes variables: a) crecimiento vegetativo y reproductivo; b) demografía reproductiva.

Para el estudio Ecofisiológico, en donde se relacionen factores del ambiente con variables de intercambio de gases como la asimilación neta de CO₂, contenido intercelular de CO₂ en el mesófilo, así como variables anatómicas como densidad estomatal, grosor de cutícula, capas del parénquima de empalizada y esponjoso. y se registraron las tasas fotosintéticas empleando un analizador portátil de gases al infrarrojo (IRGA).

Simultáneamente a las mediciones de intercambio de gases se acopiaron variables ambientales como son: precipitación pluvial, promedio mensual y anual, temperatura ambiental, humedad del suelo; radiación solar fotosintética activa.

LA CIRUELA MEXICANA

(*Spondias purpurea* L.)

Botánica

El género *Spondias* L. es miembro del grupo de las Dicotiledóneas, subclase Rosidae, orden Sapindales, familia Anacardiaceae.

La familia Anacardiaceae está constituida por árboles, arbustos, lianas leñosas; incluye unos 60-80 géneros y 600 especies de distribución principalmente tropical y subtropical, con algunos representantes en las zonas templadas (América, Eurasia, parte árida y templada de Australia y Nueva Zelanda). Tiene importancia económica por la producción de taninos, resinas y frutos comestibles (*Anacardium*, *Pistacia*, *Spondias*) (Watson y Dallwitz, 1992; Nakasone y Paull, 1998; López Lilló y Sánchez de Lorenzo, 2001).

Si bien Benthán y Hooker (1862) inicialmente proponen la división de la familia Anacardiaceae en dos subfamilias: Anacardiaceae y Spondiaceae, diversos autores plantearon otras subdivisiones siendo las más actualmente aceptadas las de Mitchell y Mori (1987) y la de Takhtajan (1997), pero recientemente Pell (2004) propone un nuevo sistema de clasificación intrafamiliar, mismo que incluye dos subfamilias: Anacardioideae (que incluye Anacardiaceae, Dobineae, Rhoeae y Semecarpeae) y Spondioideae (incluye Spondiaceae); en esta última encontramos a los géneros *Allospodias* (Pierre) Stapf., *Antrocaryon* Pierre, *Choerospondias* B.L.Burt & A.W.Hill, *Cytoparpa* Kunth, *Dracontomelon* Blume, *Haematostaphis* Hook.f., *Haplospodias* Kosterm., *Harpephyllum* Bernh. ex Krauss, *Koordersiodendron* Engl., *Lanea* A.Rich., *Operculicarya* H.Perrier, *Pegia* Colebr., *Pleiogynium* Engl., *Poupartia* Comm. ex Juss., *Poupartiosis* ined., *Pseudospondias* Engl., *Sclerocarya* Hochst., *Solenocarpus* Wight & Arn., *Spondias* L., *Tapirira* Aubl. (Pell, 2004).

Spondioideae está constituida por árboles y arbustos. Hojas compuestas (raramente simples en *Haplospondias* Kosterm., unifoliadas en algunas especies de *Lannea* o con ambas, hojas simples y compuestas, en el mismo individuo en *Sclerocarya*). Estambres, el doble de número de los pétalos; carpelos cuatro o cinco (raramente uno en *Solenocarpus* o más de cinco en *Pleiogynum*); cuatro a cinco lóculos (raramente uno o más de cinco); un óvulo por lóculo; óvulos pendulosos desde el funículo apical; cuatro a cinco estilos; polinización por insectos; endocarpio tipo *Spondias* (carnoso o lignificado e irregularmente orientado a esclerénquima); exocarpo delgado; dispersión de frutos por animales. Esta es la única subfamilia en la que ocurre opérculo (Pell, 2004). Se distribuye en América tropical, África tropical, Sudáfrica, Madagascar, Mascareñas, Asia tropical, Malasia, Australia, Melanesia y Polinesia (Airy Shaw y Forman, 1967; Mitchel y Mori, 1987).

Acorde a Airy Shaw y Forman (1967), el género *Spondias* se estableció como tal por Lineo en 1753, basado en *Spondias mombin* L., una especie nativa de América tropical. Posteriormente se reconocieron *Spondias purpurea* L., también de América tropical; *Spondias cytherea* Sonner, de Mascareñas y las regiones del Pacífico, y *Spondias pinnata* (L. É.) Kurz de Indomalasia; habiéndose reconocido hasta ahora al menos 13 especies.

Spondias purpurea L. son árboles muy ramificados, mide hasta 12 m de altura y el tronco tiene un diámetro de 25 a 40 cm (Popenoe, 1948; Castro, 1977), pudiendo llegar a ser de hasta 80 cm (Figura 1). Tiene la corteza de color gris, gruesa (1.5 a 4 cm), lisa o muy verrucosa, rica en resina, la madera es albura de color crema amarillento, con vasos grandes, rayos ligeramente conspicuos, blanda. Las ramas jóvenes son de color pardo grisáceo, glabras, de sección transversal circular, con lenticelas pálidas, redondas, protuberantes y conspicuas cicatrices de las hojas caídas. Yemas desnudas, de 1 a 2 mm de largo, agudas, glabras. Estípulas ausentes. Las hojas están dispuestas en espiral, son imparipinnadas, de 10 a 20 cm de largo (Avitia, 1996 menciona de 6 a 30 cm) incluyendo el pecíolo, compuestas de 9 a 19 folíolos opuestos o alternos, de 1.2 X 0.5 a 4 X 1.6 cm, elípticos u obovados, a

veces asimétricos, con el margen entero o ligeramente aserrado y ligeramente recurvado, ápice acuminado a obtuso, base atenuada, verde brillante en la haz, más pálido en el envés, glabros en la haz, con escasos pelos en la nervación en el envés, pecíolo ligeramente pulvinado en la base; peciólulos de 1 a 2 mm de largo. Árboles caducifolios en la época seca. Su raíz es leñosa, ramificada y perenne. Es una especie monoica, las flores se agrupan en panículas cortas de 1 a 2.5 cm de largo; pedicelos de 2 a 3 mm de largo; flores actinomorfas, de 6 a 7 mm de diámetro; sépalos 5, rosados, de 1 mm de largo, ovados, con escasa pubescencia en la superficie exterior; pétalos rojos o rosados, 5-6, ca. 3 mm de largo, estambres 10, rosados o rojos; anteras de color crema-verdoso; nectario grande, anular, lobado, localizado entre los estambres y el ovario; ovario súpero, 4-6 locular, con 4-6 estilos gruesos. Las flores masculinas y femeninas son similares y ocurren en la misma inflorescencia; las masculinas tienen anteras más grandes, dehiscentes, con polen y el ovario más pequeño, las femeninas tienen anteras pequeñas indehiscentes, sin polen, y el ovario mucho más grande. La floración se presenta de enero a marzo (Pennington y Sarukhán, 1998).

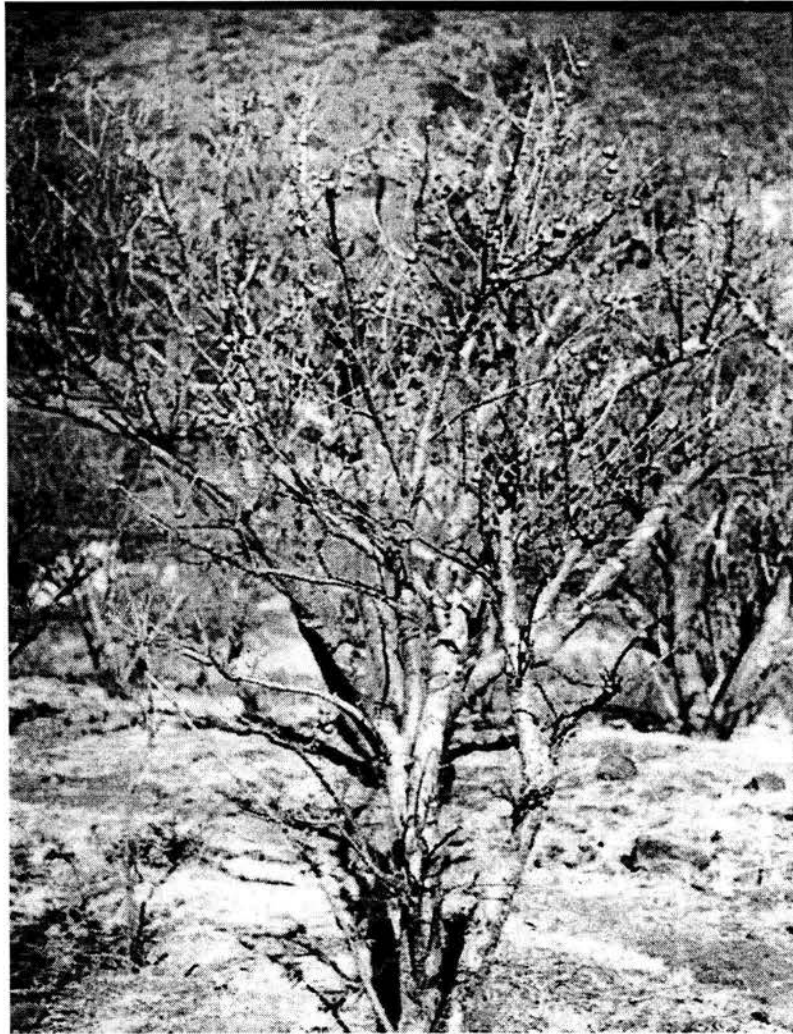


Figura 1. Ejemplar cultivado de *Spondias purpurea* L. (Paso de Guadalupe, Municipio de Ixtlahuacán, Jalisco).

El fruto es una drupa y tiene forma elíptica o elipsoidal, de 3 a 5 cm de largo y de 2 a 4 cm de diámetro; liso, brillante, al madurar el epicarpio es firme y de color amarillo o rojo. El mesocarpio es carnoso y comestible, de sabor dulce acidulado (Castro, 1977). Los frutos maduran de abril a mayo en el área de la Barranca de Huentitán, Zapopan, Jalisco (Castro, 1977; Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003), aunque Pennington y Sarukhán (1998) reportan la maduración de frutos de mayo a septiembre para toda la República Mexicana.

El desarrollo del fruto es de aproximadamente 64 días. La maduración del fruto en las plantas cultivadas se presenta en el mes de mayo y los primeros 15 días de junio, en plantas silvestres la maduración se retrasa para la segunda

quincena de mayo y principios de junio (Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003). El asentamiento de los frutos ocurre a los 15 días de iniciado su desarrollo registrándose una permanencia del 40%, el número promedio de frutos por árbol va de 25 a 700, según el tamaño de la planta, siendo la media de 240 frutos por árbol.

Existe una gran diversidad en los reportes acerca de la fenología de las poblaciones silvestres y cultivadas en las regiones en que se desarrolla *S. purpurea* (Tabla 1). El conocimiento y la comprensión de los patrones fenológicos de especies arbóreas en ecosistemas naturales son de interés básico en estudios ecológicos sobre biodiversidad, productividad y organización de las comunidades y de las interacciones de las plantas con la fauna; recientemente los estudios fenológicos han mostrado ser valiosos como evidencia de cambio climático (Primack *et al.*, 2004). Además, reviste gran importancia en programas de conservación de recursos genéticos, manejo forestal y planificación de áreas silvestres (Mooney *et al.*, 1980; Huxley 1983).

Las diferencias existentes en los patrones fenológicos presentados por *S. purpurea* en las diferentes áreas en donde se desarrolla (Tabla 2) puede estar determinado en parte por los factores ambientales que se presentan en cada sitio (Bishop y Schemske, 1998; Camacho y Orozco, 1998) en el que se desarrollan diferentes poblaciones de ciruela, como es el caso de las poblaciones reportadas para Yucatán, Adler y Kielpinski (2000) reportan para *S. mombin* L. la fluctuación de la irradianza como uno de los factores importantes para la actividad reproductiva. Jiménez-Osnorio *et al.* (1999) mencionan que la variación también se puede deber al resultado de la continua selección del humano. Asimismo, esta variación es un indicio de la plasticidad fenológica de la especie, lo cual probablemente ha sido uno de los factores para seleccionar a esta especie y considerarla para domesticación.

Tabla 1. Datos fenológicos de *Spondias purpurea* L. en diferentes localidades de México y Ecuador.

Área	Presencia de follaje	Floración	Maduración de fruto	Autor
República mexicana	Estación húmeda	Febrero a Mayo	Mayo a Julio	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
República mexicana	Estación húmeda	Enero a Marzo	Mayo a Septiembre	Pennington y Sarukhán, 1998
San, Cristóbal de la Barranca, Jal.	Mayo a octubre	Febrero	Mayo-Junio	Castro, 1977
Sinaloa	Junio a Octubre	Febrero-Marzo	Junio	Cuevas, 1994
Puebla	Marzo a Octubre	Diciembre-Enero	Abril-Mayo	Cuevas, 1994
Yucatán	Estación húmeda (Mayo a Octubre, extendiéndose hasta enero)	Febrero a Mayo	Marzo a Mayo	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Chamela, Jal.	Julio-Octubre	Febrero	Mayo	Mandujano <i>et al.</i> , 1994
Yucatán	Junio a principios de Noviembre	Diciembre a Febrero	Abril a Mayo	Ruenes y Jiménez, 2001
	Marzo a Enero	Febrero a Mayo	Junio a Julio	
	Todo el año	Marzo a Junio	Agosto a Septiembre	
Ambuquí, Ecuador		Abril-Agosto	Octubre-Febrero	Macía y Barfod, 2000
		Septiembre-Febrero	Abril-Julio	

Sinonimia

Spondias cirouella Tussac; *Spondias cytherea* Sonn.; *Spondias macrocarpa* Engl.; *Spondias purpurea* fo. *Lutea* (Macfadyen) Fawcett & Rendle; *Warmingia macrocarpa* Engl. (Popenoe, 1948; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999), *S. myrobalanus* Jacq.; *S. mombin* Auth.; *Warmingia pauciflora* Engl. y *S. mexicana* Wats (Avitia *et al.*, 2000).

Nombres vernáculos

Esta especie recibe una gran diversidad de nombres vernáculos (Tabla 2) en diferentes dialectos e idiomas de acuerdo a la variedad del fruto y a la localidad en donde se distribuye.

Tabla 2. Nombres vernáculos con los que se denomina a *Spondias purpurea* L. en México y otros países del mundo.

Nombre vernáculo (lengua)	Localidad (país)	Fuente
Ajuela, chiabal, cirgüelo, ciruela agria, ciruela calentana, c. campechana, c. colorada, c. de coyote, c. de hueso, c. del país, c. de México, c. morada, ismoyo, jobillo, jobito jobo colorado, j. Francés, jocote agrio, jocote	México	Morton 1987
Biaxhi, Biagi, Biadxi, Yaga-piache (zapoteca), Atoyaxócotl, Mazaxocotls (náhuatl antigua); Cupú (tarasca)	México	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Jocote-xocotl	México, Guatemala, Sudamérica	Popenoe, 1948; León y Shaw, 1990
Huitzó (zoque),	Chiapas (México)	Pennington y Sarukhán, 1998
Luluw	Chiapas (México)	Pennington y Sarukhán, 1998
Jondura, Poon	Chiapas (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Ciruela roja, cirgüela, ciruela agria	Colima (México)	Obs. personal
Ciruela mexicana	Colima (México)	Rodríguez y Villaseñor, 1988
Ciruelo (tzeltal)	Jalisco (México)	Mandujano <i>et al.</i> , 1994
Cuaripá (huichol)	Jalisco (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Ciruela, ciruela fraila, ciruela del cerro, ciruela bronca, ciruela maduraverde, cirgüela, huentiteca, mansa, ciruela roja, ciruela amarilla, ciruela huesona, c. barranqueña o de la barranca, cirgüela	Jalisco (México)	Obs. personal
Ciruela frijolera, c. coservera, c. amarilla, c. Tilzapotla, c. Huauteca, c. amarilla, c. Tilzapotla, c. Cuernavaqueña	Morelos (México)	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ciruela tropical, c. china, c. mecateca, c. tecuata, s. meloncilla, c. jacobina, c. alacata, c. colorada, c. tiernita, c. carga, cimarrona colorada, cimarrona amarilla	Nayarit (México)	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ciruela roja, tempranera, Carnuda	Nayarit (México)	Obs. personal
Kua'puat, kuax'pua (cora)	Nayarit (México)	Gispert y Rodríguez, 1998
Biagui, yaga-piachi (zapoteco)	Oaxaca (México)	Pennington y Sarukhán, 1998
Schizá, El Shimalo-schindzá (chonatl), Cundaria, Tuñ, Mauí (chinanteca)	Oaxaca (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Jocote	Oaxaca, Tabasco, Chiapas (México)	Pennington y Sarukhán, 1998
Tsusocostata, smucuco-scatan (totonaco)	Puebla, Veracruz (México)	Pennington y Sarukhán, 1998
Ciruela mexicana, c. veracruzana roja, yoyoma amarilla, c. llanera, c. simoneña, c. salmón	Sinaloa (México)	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Tuxpana	Tabasco (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999

Chatsutscoscatan (totonaca); Shuiutipi'chic (popoluca)	Veracruz (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Ciruela mexicana, c. roja carnuda, c. amarilla, c. cabeza de loro, c. amarilla de Chiapas, c. morada, c. púrpura, c. morada, joba, c. amarilla media, c. amarilla acazónica, c. amarilla verde, c. amarilla corriente, c. amarilla meona, c. anaranjada, joba	Veracruz (México)	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ciruela campechana	Veracruz, Chiapas, Yucatán (México)	Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Chi-abal, Chak-abal, Ix-houen, Kosumil muluch-abal (maya)	Yucatán (México)	Pennington y Sarukhán, 1998; Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999
Abal, ciruelo chaparro, ciruela campechana, c. negra, c. para la boca, c. que cruje, c. de golondrina, c. aarilla, c. amarilla pequeña, c. de cochino, c. oscura, c. pringada, c. larga	Yucatán (México)	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ciruelo de San Juan	Yucatán (México)	Morton 1987; Vázquez-Yanes <i>et al.</i> , 1999; Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ciruelo, Abal (maya)	Yucatán (México)	Jiménez-Osnorio <i>et al.</i> , 1999
Red plum, noba, makka pruim	Antillas	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ambu, ambuzeiro, ameixa daEspanha, caja vermelha, ciriguela, ciroela, imbu, imbuzeiro, umbu, umbuzeiro	Brasil	Morton, 1987
Spanish-plum	Colonias británicas	Popenoe, 1948
Prunier d'Espagne, prunier rouge, mombin rouge	Colonias francesas	Popenoe, 1948
Wild plum	Costa Rica, Panamá	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Ovo	Ecuador	Koziol y Macía, 1998; Macía y Barfod, 2000
Ovo de Ibarra, Ovo de la Costa	Ecuador	Macía y Barfod, 2000
A hobo chi (Cha'palachi), Hokos puka (Cha'palachi), Ka hokos pú chi (Cha'palachi)	Esmeraldas (Ecuador)	Macía y Barfod, 2000
Ciruela morada, ciruela morreña, ciruela roja, ciruelo ovita, ovo, hobo,	Guayas (Ecuador)	Macía y Barfod, 2000
Ciruela	Guayas, Los Ríos, Orellana (Ecuador)	Macía y Barfod, 2000
Ovito	Imbabura (Ecuador)	Macía y Barfod, 2000
Yellow mombin, hogplum	Estados Unidos de América	León y Shaw, 1990
Red mombin, Spanish-plum, plum	Estados Unidos de América	Sturroc, 1959; Popenoe, 1948; León y Shaw, 1990; Cuevas, 1994
Purple mombin, jocote, ciruelo	Estados Unidos de América	León y Shaw, 1990; Crane y Campbell, 1990
Siniguelas	Filipinas	Popenoe, 1948; Morton 1987
Ciruelo	Filipinas	León y Shaw, 1990
Cirouelle, mombin rouge, prune du Chili, prune d'Espagne, prune jaune, prune rouge	Francia	Morton, 1987
Jocote	Guatemala	Cáceres <i>et al.</i> , 1990
Purple plum	Islas Vírgenes	Avitia <i>et al.</i> , 2000
Plum	Jamaica, Barbados, Chile	Avitia <i>et al.</i> , 2000

Origen y distribución de *Spondias purpurea* L.

Spondias purpurea L. es originaria de los Trópicos de América (Popenoe, 1948; Sturroc, 1959; León y Shaw, 1990) y se distribuye en México, Centro y Sudamérica, así como en otras áreas tropicales del mundo (Crane y Campbell, 1990; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999); en Ecuador fue introducida en la época colonial, en donde fue apreciada por su sabor y cualidades nutritivas (Macía y Barfod, 2000). Los españoles la llevaron a las Filipinas; posteriormente fue introducida a Nigeria, y recientemente se inició su cultivo en Venezuela (Morton, 1987). También ha sido introducida en el Caribe, Florida, Hawaii, California, aunque en la mayoría de las regiones en donde ha sido introducida se ha hecho al nivel de huerto familiar, principalmente como una curiosidad (Morton, 1987; Crane y Campbell, 1990) (Figura 2). Rzedowski (1978) menciona una distribución ininterrumpida de México a Sudamérica; asimismo menciona al género *Spondias* entre las similitudes de la flora del este de Asia y la de México.

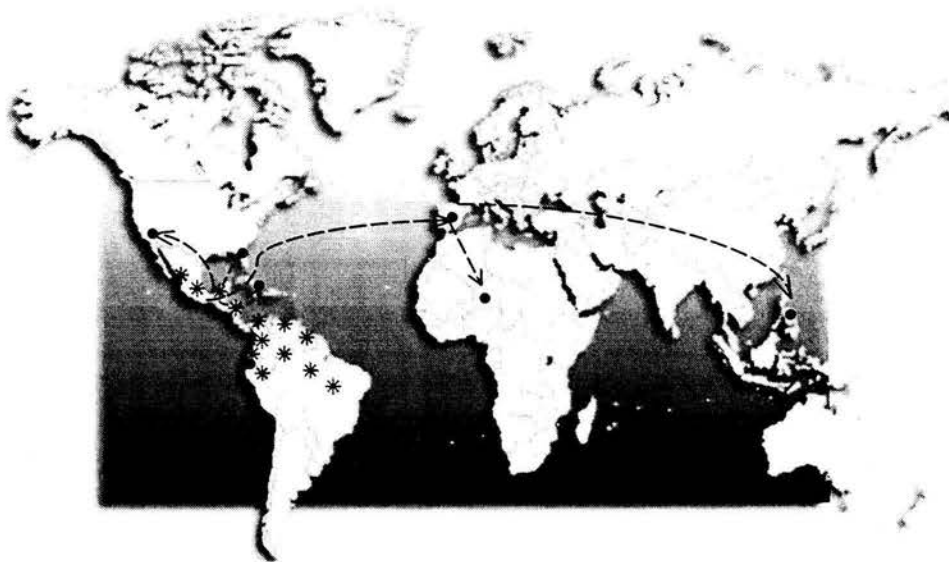


Fig. 2. Distribución geográfica de *Spondias purpurea* L. (* distribución actual de la especie, ● Cultivos introducidos, → Ruta probable de introducción de la especie hacia otras áreas).

S. purpurea es una especie componente del estrato dominante de la selva baja caducifolia en una gran variedad de suelos, desde la costa de Sonora hasta Chiapas y la cuenca del Balsas (en la vertiente del Pacífico). También se encuentra en la Depresión central de Chiapas y en el norte de Yucatán y Quintana Roo (Pennington y Sarukhán, 1998). En estas localidades los climas predominantes de acuerdo a la clasificación climática de Köeppen, son los de categoría Aw y Cw , que se caracterizan por ser calientes y semihúmedos, tendiendo a veces a semisecos con lluvias en la época caliente del año, de manera que el bosque tropical caducifolio y subcaducifolio son los tipos de vegetación más frecuentes que se presentan (Rzedowski, 1978).

Las selvas bajas caducifolias donde comúnmente crece *S. purpurea* están dominadas por especies arbóreas que pierden sus hojas a mediados del otoño (al empezar la sequía), y permanecen sin follaje hasta la mitad de la primavera. Este tipo de selva se encuentra entre los 0 y los 1600 m s.n.m. Presentan una temperatura media anual que oscila entre los 20 y los 29°C y generalmente la mínima extrema no es menor que 4°C. La estación húmeda (verano) en este tipo de bosque está bien diferenciada de la estación seca, misma que puede variar de 5 a 8 meses. Por lo general, se desarrolla en terrenos de ladera, pedregosos con suelos someros arenosos o arcillosos con un fuerte drenaje superficial (Figura 3).



Figura 3. *Spondias purpurea* L. se desarrolla en suelos pedregosos, someros y con pendiente (Paso de Guadalupe, Jalisco).

Etnobotánica de *Spondias purpurea* L.

Spondias purpurea tiene una amplia tradición de uso en México y otros países de América (Turner y Miksicek, 1984), ya que diversas partes de la planta se emplean con diferentes fines: consumo alimenticio, medicinal, construcción, elaboración de gomas, entre otros. En México se consume en diversas regiones como fruto fresco o procesado para elaborar bebidas (agua fresca, atole, bebidas alcohólicas), gelatinas, mieles, mermeladas, salsas, frutos encurtidos y deshidratados. Asimismo, las hojas y brotes se emplean como verdura para elaborar diversos platillos. La resina de esta planta se emplea para elaborar gomas y pegamentos, la madera es útil para la construcción de casas y fabricación de muebles; los árboles se aprovechan como cercos vivos (Mandujano *et al.*, 1994; Avitia; 1996; Koziol y Macía, 1998; Pennington y Sarukhan, 1998; Torres y Jáuregui, 1999; Vázquez-Yanez *et al.*, 1999; Macía y Barfod, 2000). En otros países de

América tropical esta especie se aprovecha de manera similar que en México, ya que aparte de consumir el fruto se emplea de otras formas (Mandujano *et al.*, 1994; Koziol y Macía, 1998; Vázquez-Yanez *et al.*, 1999; Macía y Barfod, 2000). Por ejemplo en Guatemala la corteza, las hojas y el fruto se emplean para tratar enfermedades gastrointestinales (Caceres *et al.*, 1990), en Brasil la especie se explota como árbol maderable y como materia prima para la elaboración de papel (Vázquez-Yanez *et al.*, 1999).

Lo mismo sucede con otras especies del género *Spondias* que son nativas de países de América, como por ejemplo el umbuzeiro en Brasil (*S. tuberosa* Arr. Cam.) que es consumido en fresco o en forma procesada (por ejemplo jugo endulzado y mezclado con leche para la elaboración de una bebida típica de la región llamada "imbuzada" (Campbell, 1996). A esta planta se le considera como un recurso genético potencial debido a que tiene una amplia variedad de usos, especialmente para consumo humano y animal debido a la ventaja de ser cosechada precisamente en la época seca, además de constituir una fuente de ingresos para los habitantes de las zonas rurales (De Brito *et al.*, 2000). Otras especies del mismo género como *S. mombin*, *S. cytherea* y *S. tuberosa*, tienen una vasta tradición en usos en diversos países de centro y Sudamérica, así como de Asia (Morton, 1987; Santos, 1999; Ramsundar *et al.*, 2002; St.-Louis y Badrie, 2002).

APROVECHAMIENTO Y CULTIVO DE

Spondias purpurea L. EN EL

CENTRO OCCIDENTE DE MÉXICO

Introducción

En México, *Spondias purpurea* L. es una de las especies del género que se ha destacado como frutal (Avitia, 1996), y presenta una amplia distribución, ya que se encuentra a lo largo de la costa occidental (de Sonora a Chiapas), y al sur del país en Yucatán y Quintana Roo (Pennington y Sarukhan, 1998). Los frutos de *S. purpurea* se consumen desde la época prehispánica (De Acosta, 1985; Benitez, 1986; Díaz del Castillo, 1992), y fue un alimento importante para los indígenas que habitaron el centro de Veracruz, lo cual es resaltado en la crónica de la conquista de México por Díaz del Castillo (1992). Actualmente, los frutos de esta especie se recolectan de poblaciones silvestres y/o cultivadas en diferentes estados de la República Mexicana (i.e. Jalisco, Morelos, Michoacán), en donde forma parte de la dieta alimenticia ya sea con fines de autoconsumo, o bien para comercialización en pequeña escala en mercados locales (Castro, 1977; Rodríguez y Villaseñor, 1988; Avitia *et al.*, 2000; Ruenes y Jiménez, 2001); de manera que esta especie ha formado parte de los agroecosistemas de las regiones en donde de forma silvestre se desarrolla la planta (Lorenzo-Bautista, 1977; Challenger, 1998).

Es hasta el siglo XX, como resultado de la búsqueda de otras especies frutales de la familia Anacardiaceae que pudieran ser aprovechadas a escala internacional, que se comenzó a tomar en cuenta a *S. purpurea* como una especie productora de frutos exóticos con alto valor potencial (Sturrock, 1959), debido principalmente a que el fruto, además de ser atractivo por sus características morfológicas y nutrimentales, favorecía su consumo en los países de la Comunidad Económica Europea (Leroy, 1968; Samson, 1986). En las últimas dos décadas del siglo XX diferentes especies frutales del género *Spondias* se consideraron de importancia económica, entre las que podemos mencionar *S.*

mombin, siguiéndole *S. tuberosa* y *S. cytherea*. Sin embargo, existen algunas partes del mundo que consideran a *S. purpurea*, como una especie inferior en calidad a *S. mombin* debido al sabor, porción comestible, de manera que si bien se le consideró un fruto promisorio, algunos autores consideraron que únicamente se establecerían cultivos a nivel familiar (Sturrock, 1959).

En México *S. purpurea* se consume en las localidades productoras (y aledañas) de este frutal, y en algunos años los frutos se cotizan a precios más altos que los frutos frescos convencionales debido a su sabor, al contenido de agua, a que se puede consumir no solamente como fruto fresco, sino que se le puede procesar para obtener diferentes productos, como aguas frescas, paletas de hielo, mieles para elaboración de productos refrescantes, entre otros. Además, esta especie presenta un desarrollo fenológico particular, ya que los frutos maduran durante la primavera, época del año en que hay comparativamente pocos frutos frescos en el mercado (Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003).

Esta especie fue uno de los alimentos importantes de las culturas prehispánicas, actualmente es un producto importante a escala local y además de que comienza a tener impacto en el ámbito internacional. No obstante lo anterior, el conocimiento que hay sobre esta especie es relativamente escaso. Además, los estudios que existen en nuestro país han sido llevados a cabo casi únicamente en la región centro-sur. Estos estudios proporcionan información sobre fenología (Ruenes y Jiménez, 2001), labores de su cultivo y propagación (Castro, 1977; Rodríguez y Villaseñor 1988); datos de distribución (Rzedowski, 1978; Pennington y Sarukhán, 1998) usos (Avitia, 1996; Pennington y Sarukhán, 1998); aspectos reproductivos (Avitia-García y Engleman, 1998; Hernández-Martínez *et al.*, 2000). Hasta donde tenemos conocimiento los estudios sobre las poblaciones de *S. purpurea* en el occidente de México son muy escasos, no obstante que este tipo de información es relevante para valorar la importancia de este recurso genético en aspectos productivos, así como el aporte nutrimental del fruto para el consumo humano (Salunkhe y Kadam, 1995), su potencial como fruto en términos de calidad (Burdon, 1997), y su importancia forestal y ecológica (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999) ya que es un alimento importante para la fauna residente y migratoria que habita las regiones

tropicales y subtropicales de México en las que se desarrollan poblaciones silvestres y cultivadas de *S. purpurea*.

Como se mencionó anteriormente, la información que se tiene en el occidente de México acerca de la especie es relativamente escasa, por lo que en este capítulo se presenta información sobre algunos agroecosistemas de *S. purpurea* en diferentes localidades de los estados de Jalisco, Colima y Nayarit, en donde se desarrollan poblaciones cultivadas y silvestres de importancia económica para los campesinos que habitan estas regiones.

Objetivos

1. Realizar una caracterización de agroecosistemas representativos de *Spondias purpurea* en el occidente de México, con énfasis en el estudio de aspectos etnobotánicos relacionados con su uso, productividad, origen de las plantas con las que se empezó el cultivo de *S. purpurea* en las principales localidades productoras de la especie en el occidente de México.
2. Realizar una caracterización fisicoquímica de los frutos de las variedades silvestres y cultivadas de *Spondias purpurea* L. con el fin de contar con información sobre la calidad de este fruto en comparación con los frutos de otras especies frutales cultivadas.

MATERIALES Y METODOS

Composición Vegetal de la zona de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en poblaciones silvestres y/o cultivadas en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit. Los tipos de vegetación en la zona son: selva baja caducifolia y alta o mediana subcaducifolia, la primera se caracteriza por tener precipitaciones pluviales anuales de 800 a 1200 mm, las que típicamente se presentan en el verano y alternan con una temporada seca de entre 7 y 8 meses. La temperatura media anual es de más de 20°C y se encuentran desde el nivel del mar hasta 1600 m s. n. m. Los árboles tienen una altura de 4 a 10 m (y hasta de 15 m), el estrato herbáceo es reducido y está presente durante la temporada de lluvia, las

especies suculentas son comunes aunque las espinosas no lo son. Típicamente se desarrolla en terrenos de ladera, pedregosos, suelos someros arenosos o arcillosos con un fuerte drenaje superficial. Las especies que frecuentemente dominan estas selvas son *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J. F. Macbr., *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *B. fagaroides* (Kunth) Engl., *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britton & Baker., *Comocladia engleriana* Loes., *Cyrtocarpa procera* Kunth., *Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli, *Lysiloma acapulcensis* (Kunth) Benth., *Pseudosmodingium perniciosum* Engl., *Spondias purpurea* L., *Trichilia americana* - (Sessé & Moc.) T. D. Penn., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Challenger, 1998; Pennington y Sarukhán, 1998). La selva alta o mediana subcaducifolia presenta climas Am más secos y preferentemente los Aw, la precipitación generalmente es entre 1000 y 1200 mm anuales con un periodo seco bien definido. Los suelos son oscuros someros con abundantes rocas basálticas o graníticas y afloramiento de calizas o bien grisáceos arenosos y profundos. Los árboles en su gran mayoría (50 a 75 %) pierden las hojas en la época de sequía.

El tamaño de los árboles puede alcanzar hasta 25-30 m, las formas epífitas, las trepadoras y el estrato herbáceo son relativamente escasos. Las especies representativas que componen esta selva son *Brosimum alicastrum* Sw., *Aphananthe monoica* (Hemsl.) Leroy. En el estrato superior en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit son comunes *Astronium graveolens* Jacq., *Bernoullia flamea* Oliv., *Bursera arborea* (Rose) Riley, *Calophyllum brasilense* Cambess., *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Ficus cotinifolia* Kunth, *Swietenia humilis* Zucc., entre otras. En el estrato medio se encuentran *Apoplanesia paniculata* Presl., *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britton & Rose, *Cordia seleriana* Fern., *Croton draco* Schldl., *Euphorbia tanquahuete* Sesse & Mocino, *Plumeria rubra* Linn., *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied., *Swartzia simples* (Sw.) Sprengel, *Stenocereus* (A. Berger) Riccobono. *Manihot* P. Mill. y *Vitex hemsleyi* Briq., entre otras (Pennington y Sarukhán, 1998).

Región occidente

El occidente de México está constituido por Jalisco, Colima, Nayarit, el sur de Zacatecas y sur de Sinaloa y Aguascalientes, aunque este último estado se le reconoce más bien como parte del centro del País. Los rasgos que definen el occidente de México como una región es de diversa índole; desde el punto de vista geográfico es una región que además de presentar una gran diversidad de paisajes, posee un terreno abrupto debido a la irrupción de la Sierra Madre Occidental (Ávila, 1994). El Occidente de México comprende cinco regiones fisiográficas, la Planicie Costera Noroccidental, la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico, el Altiplano Central, la Sierra Madre del Sur y la Depresión del Balsas y cuatro provincias biogeográficas (Sinaloense, Sierra Madre Occidental, Volcánica Transversal y Nayarit-Guerrero (Jardel, 1994).

Durante los últimos 200 años en esta región se han cultivado diversas especies frutales nativas e introducidas entre las que destacan el aguacate (*Persea americana* Mill.), la anona (*Annona* L.), arrayán (*Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied), guayaba (*Psidium guajava* L.), durazno (*Prunus persica* Rehder), guamuchil (*Pithecellobium dulce* Benth), jocuixtle (*Bromelia karatas* L.), lima (*Citrus limettioides* Tanaka), limón (*Citrus limon* Burm. f.), plátano (*Musa paradisiaca* L.), papayo (*Carica papaya* L.), mamey, (*Pouteria sapota* H.E. Moore & Steam.) membrillo (*Cydonia oblonga* Mill.), naranjo (*Citrus sinensis* Osbeck), piña (*Ananas comosus* L.), pitayo (*Stenocereus queretaroensis* [Weber] Buxb.), tamarindo (*Tamarindus indica* L.), mango (*Mangifera indica* L.), chirimoya (*Annona cherimola* Mill.), granada (*Punica granatum* L.), y ciruela mexicana (*S. purpurea*), entre otros (Aldana, 1986). De estas especies pocas han logrado tener importancia económica sobresaliente, como es el caso del plátano, aguacate, guayaba, lima, y mango, el resto se ha manejado de forma tradicional a través de técnicas empíricas desarrolladas por los habitantes de estas regiones, y generalmente forma parte de la agricultura de subsistencia, donde los árboles crecen en los huertos familiares y en los traspacios de las casas en las poblaciones rurales, con un mínimo de atenciones culturales.

Descripción del Sitio de Estudio

El presente estudio se llevó a cabo en poblaciones silvestres y/o cultivadas en la región Occidente de México, en localidades de los estados de Jalisco, Colima y Nayarit, en donde la producción de frutos frescos tiene importancia para el autoconsumo y para la comercialización en mercados locales y regionales.

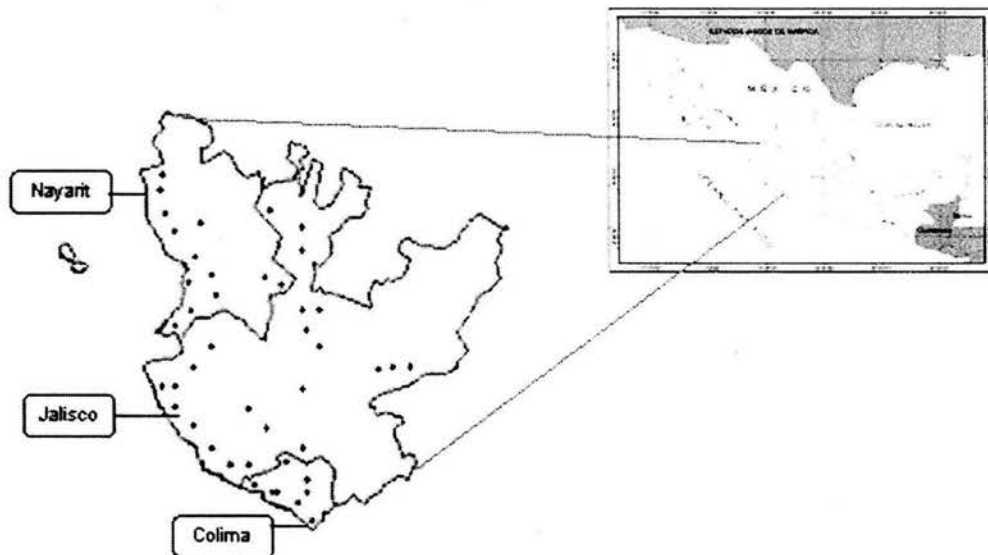


Figura 1. Distribución de las poblaciones silvestres y cultivadas de *Spondias purpurea* en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit.

Para el presente estudio se eligieron ocho localidades representativas por su tradicional producción de este fruto. Las localidades de estudio fueron agrupadas por zonas debido a las similitudes que presentaron los sistemas de producción de la ciruela o agroecosistemas, además de las similitudes climatológicas y la relativa cercanía geográfica:

Tabla 1. Localidades de estudio de poblaciones silvestres y cultivadas de *Spondias purpurea* en el occidente de México.

Estado	Municipio	Localidad	Agroecosistema
Jalisco	Zapopan	San Francisco de Ixcátán	Barranca de Huentitán
	Ixtlahuacán	Paso de Guadalupe	
	Cihuatlán	Cihuatlán	Zona de la Costa
	La Huerta	La Huerta	
Colima	Manzanillo	Los Garza	Zona Norte
		El Naranjo	
Nayarit	Tepic	El Jicote	Zona Norte
	San Blas	Sauta	

Descripción Geográfica y Climatológica de las Zonas de Estudio

Barranca de Huentitán

La zona de la Barranca de Huentitán, donde convergen las zonas productoras de ciruela de San Francisco de Ixcátán, municipio de Zapopan y Paso de Guadalupe, municipio de Ixtlahuacán del Río, se localiza a 103°19'42" O y 20°50'29" N, y a 819 msnm. Las plantaciones cultivadas se desarrollan en suelos rocosos con pendiente mediana y baja fertilidad (Castro, 1977), y se clasifican como regosoles, con un pH ligeramente alcalino (Rzedowski, 1978; Galván, 1988). El clima en este sitio de estudio se clasifica como subtropical subhúmedo (Medina García *et al.*, 1998). La temperatura media anual es de 23.5° C. La temperatura promedio más alta se registra al fin de la primavera y al empezar el verano. La precipitación pluvial media anual es de 906 mm y el período de lluvia es en el verano y parte inicial del otoño; aproximadamente el 70% de la precipitación ocurre en el verano, un 5% en la primavera y el 25% en el otoño (Fig. 2).

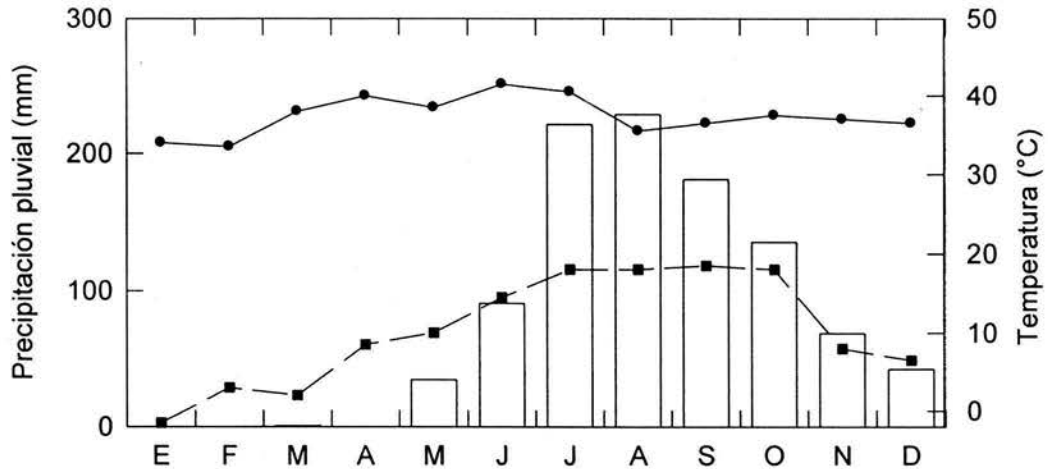


Fig. 2. Precipitación pluvial (barras), temperatura del aire máxima (●) y mínima (•) la zona de la barranca de Huentitán (Municipios Zapopan e Ixtlauacán del Río) Jalisco. Datos proporcionados por la Comisión Nacional del Agua.

Zona de la Costa

El municipio de La Huerta se localiza en la porción suroeste de Jalisco, en las coordenadas 19°31'19" y 19°44'37" de latitud norte y 104°31'08" y 105°13'07" de longitud oeste, a una altura media de 450 msnm. El clima de La Huerta se clasifica como semiseco con invierno y primavera seco-cálido sin estación invernal definida. La temperatura media anual es de 25.2°C. La precipitación pluvial media es de 1,107 mm, con régimen de lluvias en los meses de junio y julio (Instituto de Geografía y Estadística, 1979; Comisión Nacional del Agua). El municipio de Cihuatlán se localiza en la zona costera al suroeste de Jalisco, y está ubicado en las siguientes coordenadas: 19°08,54 a los 19°25'58" de latitud norte y de los 104°25'50" a los 104°46'05" de longitud oeste con una altura media de 400 msnm. En Cihuatlán el clima que se registra es semiseco con invierno y primavera secos y cálidos, sin estación invernal definida; con una temperatura media anual de 26.5°C y una precipitación pluvial media de 967.5 mm, presentándose ésta de

junio a agosto (Instituto de Geografía y Estadística, 1979; Comisión Nacional del Agua).

Las localidades de Los Garza y El Naranjo pertenecen al municipio de Manzanillo, Colima, el cual está ubicado geográficamente a 103°59' a 104°44' de longitud oeste y los 18°53' a 19° 18' latitud norte, con altura sobre el nivel del mar de 4 metros en el malecón (Centro Nacional de Desarrollo Municipal, 1999), en cuanto a las condiciones edáficas son suelos del orden de los afisoles, son pedregosos, poco profundos y arenosos (Estrada, 1987). La temperatura media anual es de 25.45°C, mientras que la precipitación media anual es de 1017 mm (Comisión Nacional del Agua) (Fig 3).

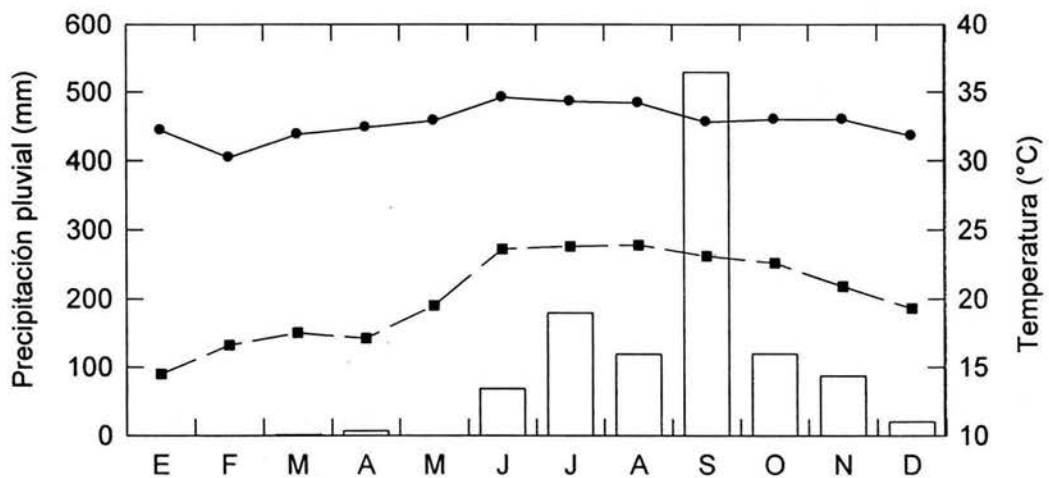


Fig. 3. Precipitación pluvial (barras), temperatura del aire máxima (●) y mínima (◐) en Manzanillo Colima. Datos Proporcionados por la Comisión Nacional del Agua.

Zona Norte

El municipio de Tepic se localiza en la parte central de Nayarit. Se ubica en las coordenadas geográficas 21° 51' y 21° 24', de latitud norte y 104° 34' y 105° 05' de longitud oeste. En el municipio predominan dos tipos de clima: el cálido subhúmedo con lluvias en verano que incide en el 66.06% de la geografía municipal

y el semicálido subhúmedo con lluvias en verano, que beneficia el 33.94% restante. Se observa una concentración de lluvias del 91% en los meses de julio a octubre. La precipitación promedio anual es de 1,121 mm y la temperatura promedio es de 21.1°C (Fig. 4). Los tipos de suelos que predominan son: cambizol, húmico, eútrico y dístrico; luvisol ortico y crómico; acrisol ortico; húmico feozen háplico; gleysol vértico, regosol eutríco y andosol húmico (Centro Nacional de Desarrollo Municipal, 1999). Las cordilleras que atraviesan el municipio son el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre Occidental. Las elevaciones alcanzan una altura sobre el nivel del mar de hasta 2,340 m. El municipio de San Blas se localiza en la región norte del estado, entre las coordenadas extremas siguientes: 21° 20' al 21° 43' de latitud norte; al este, 105° 02' y 105° 27' de longitud oeste. El clima es cálido-húmedo con régimen de lluvias de junio a octubre, con una precipitación pluvial promedio anual de 1,316.3 mm. La temperatura promedio anual es de 25.6°C. En las planicies del municipio predominan los tipos de suelo fluvisol, acrisol y barras arenosas salitrosas. El mayor porcentaje de la extensión del municipio forma parte de la llanura costera del Pacífico, y está conformado de playas, esteros y cuencas, así como de planicies aptas para la actividad agrícola. Las principales elevaciones tienen una altura sobre el nivel del mar de 780 hasta 1,280 m. La región de terrenos más accidentados se ubica hacia el centro y sur del municipio, formando parte del eje neovolcánico. (Centro Nacional de Desarrollo Municipal, 1999).

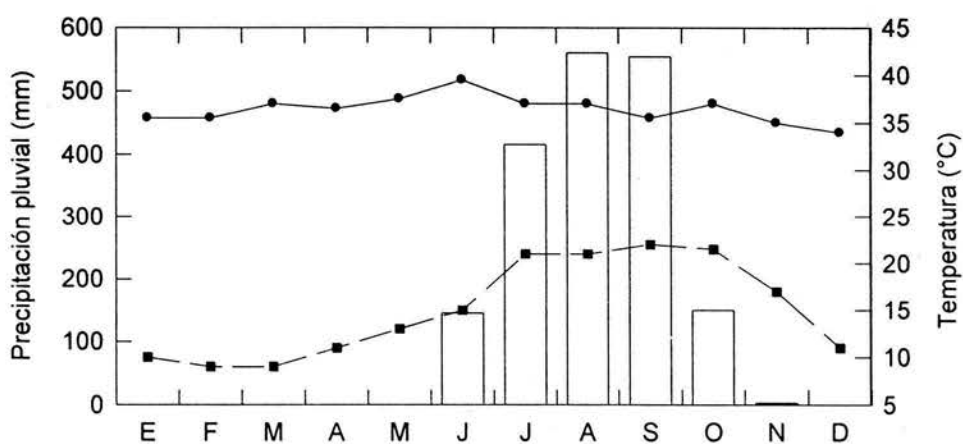


Fig. 4. Precipitación pluvial (barras), temperatura del aire máxima (●) y mínima (▪) en Tepic, Nayarit. Datos proporcionado por la Comisión Nacional del Agua.

Aspectos etnobotánicos:

Con el fin de conocer los usos de la planta, manejo de las poblaciones silvestres y cultivadas, aspectos de producción y comercialización, principales variedades que se cultivan y/o se aprovechan de poblaciones silvestres, así como aspectos relacionados con el proceso de domesticación de la especie, se utilizaron técnicas cualitativas que permitieron rescatar los datos obtenidos de los informantes se elaboró un cuestionario semiestructurado y semidirigido (Anexo 1), el cual ofreció la ventaja de que los informantes respondieron con temáticas similares, de tal forma que el análisis de los datos se manejó bajo una misma pauta. Sin embargo, las preguntas del instrumento aplicado no fueron restrictivas (Babbie, 1988; Martín, 2001), quedando abiertas a las aportaciones del entrevistado, el cual se aplicó al azar a diez productores de ciruela mexicana, a quienes se eligió por ser residentes y productores del frutal en la zona de estudio anteriormente mencionada.

Estudio físico-químico de variedades de ciruela

Se colectaron las variedades de importancia económica (12) (información obtenida de los productores) en cada una de las localidades mencionadas anteriormente. Por cada variedad identificada se colectaron 20 frutos en el estadio de madurez de consumo, los que se conservaron y transportaron a -20°C en hielo seco (gas carbónico) hasta el laboratorio de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de Guadalajara, en este lugar se colocaron, para su conservación en un congelador a -20°C , y posteriormente se realizaron los análisis químicos. Las determinaciones físicas y químicas que se realizaron se describen a continuación:

Físicas:

1. Peso fresco (g) del fruto (al momento de la colecta); asimismo se calculó el porcentaje de la porción comestible (pulpa y epidermis). Para obtener el peso seco (porcentaje de agua) de la parte comestible del fruto, se colocó esta porción en una estufa de secado a 70°C hasta obtener un peso constante.
2. Longitud axial y radial del fruto (cm) (esta determinación fue realizada al momento de la colecta).

Químicas:

3. pH con un potenciómetro Conductronic pH 20 (esta determinación fue realizada al momento de la colecta).
4. Porcentaje de sólidos solubles totales (SST) se registró con un refractómetro manual con temperatura compensada (Atago), esta determinación fue realizada al momento de la colecta.
5. Contenido de azúcares reductores. Para la extracción de azúcares solubles se empleó la técnica descrita por Carnal y Black (1989), modificada por Pimienta-Barrios y Nobel (1995). A un gramo de tejido se le agregaron 5 mL de etanol (80%) para homogenizarlo. Después se colocó en un baño de maría a 75°C por cinco minutos; posteriormente se centrifugó a 12000 g por cinco minutos. Se colectó el sobrenadante, y con el precipitado se repitieron los pasos anteriores, se combinaron los sobrenadantes para después centrifugarlos a 27000 g durante 20 minutos a –4°C. Se colecta el sobrenadante y se llevó a un volumen de 25 mL con etanol al 80%. La cantidad de azúcares reductores se evaluó por el método colorimétrico de Somogy (1952).
6. Contenido de proteínas. Para la extracción de proteínas se utilizó el método descrito por Choe y Timan (1975). Se pesaron 2 g de tejido y se homogenizaron con 8 mL de acetona fría (80%), se centrifugó a 12000 g a –4°C durante 10 minutos, se descartó el sobrenadante y con el precipitado se repitieron los pasos anteriores. Al precipitado se le agregaron 8 mL de ácido tricloro-acético (10%) frío y se almacenó a –10°C por una hora. Se agitó en un Vortex y se centrifugó a 12000 g por 20 minutos. Se descartó el sobrenadante y al precipitado se le adicionaron 3.2 mL de hidróxido de sodio (1 N). La muestra se colocó en un baño de maría a 80°C por 20 minutos. Posteriormente se midió el volumen final. La proteína insoluble en acetona (80%) se estimó utilizando el método de Lowry *et al.* (1951).
7. Análisis de Minerales. Para el análisis de minerales las muestras de fruto se colocaron en una estufa de secado a 80°C hasta llevarlas a un peso constante, posteriormente se pulverizaron en una moladora de café, se tomaron 0.5 g y se dejaron digerir toda la noche en 4 mL de ácido nítrico, después se adicionaron 2 mL de ácido perclórico y después de una hora la mezcla se calentó a 170°C. El

contenido de minerales fue medido con el método colorimétrico empleando el método vanada te-molibdato (Wolf *et al.*, 1991).

RESULTADOS Y DISCUSION

Caracterización de los Agroecosistemas de *Spondias purpurea* L.

Zona Barranca de Huentitán, Jalisco

La zona conocida como la Barranca de Huentitán se cultiva la ciruela mexicana, sin embargo, también se desarrollan poblaciones silvestres sujetas a recolección por parte de los habitantes. En las localidades de estudio la superficie cultivada es superior a las 150 ha. Se cultivan básicamente dos variedades: Huentiteca y Mansa, las que producen frutos de color amarillo. Las poblaciones silvestres (variedad bronca, color rojo-tinto) se explotan en menor escala (Tabla 2).

En las plantaciones cultivadas se ha permitido el crecimiento de otras especies de la zona que tienen valor económico como es el caso del guamuchil (*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth) y el pitayo (*Stenocereus queretaroensis*); Asimismo, en el periodo de lluvia se cultiva maíz y frijol intercalado entre los árboles de ciruela.

En árboles jóvenes (5 años de edad) de las localidades de estudio de la Zona de la barranca la producción es de 0.15 ton ha^{-1} , y en árboles adultos (30-50 años) varía de $1.5- 3.0 \text{ ton ha}^{-1}$. En las poblaciones silvestres la producción de frutos por árbol es más que en la cultivadas, sin embargo, la densidad de individuos por ha es menor. El ingreso promedio hacia 1998-2000 varía de \$ 3,000 a \$ 6,000.00 por ha, lo cual es de gran importancia económica para los campesinos, debido a que es la época del año en que hay más restricciones económicas, y está punto de iniciar el ciclo de cultivo.

Tabla 2. Principales variedades de ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit.

Agroecisistema	Localidad	Variedad	Condición de desarrollo	Color de la epidermis	Color de la pulpa	Sabor
Barranca de Huentitán	Ixtlahuacán, Jalisco	Huentiteca	Cultivada	Amarilla	Amarilla	Dulce
	Zapopan, Jalisco	Mansa	Cultivada	Amarilla	Amarilla	Dulce
	Ixtlahuacán, Jalisco	Bronca	Silvestre	roja/tinta	Amarilla	dulcamara/ dulce
	Zapopan, Jalisco	Del cerro	Silvestre	Amarilla	Amarilla	ácida/dulcamara/ dulce
Zona de la Costa	Cihuatlán, Jalisco	Madura-verde	Silvestre	Verde	amarrillo claro	dulcamara/ dulce
	Cihuatlán, Jalisco	Roja	Cultivada	roja/tinta	Amarilla	Dulce
	La Huerta, Jalisco	Roja	Silvestre	roja/tinta	Amarilla	Ácido
	Manzanillo, Colima	Roja	Cultivada	roja/tinta	Amarilla	Dulce
	Manzanillo, Colima	Roja	Silvestre	roja/tinta	Roja	Ácida
Zona Norte	Tepic, Nayarit	Carnuda	Cultivada	Amarilla	Amarilla	Dulce
	Tepic, Nayarit	Roja	Cultivada	Roja	Amarilla	Agridulce
	San Blas, Nayarit	Tempranera	Cultivada	Amarilla-naranja	Amarilla	Agridulce

Los frutos cosechados de los huertos de esta Zona se comercializan en los acotamientos de la carretera Guadalajara-Salttillo, y comúnmente se ofertan con otros frutos que se cultivan en la zona, como es el “mango barranqueño” que tiene una amplia demanda. Un volumen importante se comercializa en los principales mercados de distribución de productos hortofrutícolas como es el caso de los mercados Alcalde, Felipe Ángeles y Abastos en la ciudad de Guadalajara. Estos mercados son plazas de venta al mayoreo para su posterior distribución a los mercados que venden al menudeo. Esta ciruela se distribuye del Mercado de Abastos a diferentes poblaciones de la costa de Jalisco. Esta fruta es popular para su venta en los mercados conocidos como tianguis y comienza a cobrar importancia en las grandes cadenas de supermercados. La época de venta es de mayo a mediados de junio y se vende al menudeo de \$6.00 a \$14.00 el Kg.

De acuerdo a comerciantes de algunos de los mercados arriba citados, en los últimos 30 años se ha incrementado la demanda y el precio por los frutos de *S. purpurea* ya que en años previos el productor tenía que promover y vender sus frutos en los mercados, y generalmente el comerciante lo hacía bajo comisión, pero recientemente los comerciantes y distribuidores de este fruto acuden directamente a las zonas de producción mencionadas a comprar los frutos. Esto ha hecho más lucrativo la producción en condición cultivada de esta especie debido a que, además de aumentar su ingreso por los precios actuales del mercado, la inversión que se realiza en el cultivo es relativamente baja ya que no se aplica riego ni se aplican fertilizantes, y se realizan pocas prácticas culturales que no requieren inversión económica, como la poda y la limpieza de las calles (“deshierbe”). Esporádicamente llevan a cabo la aplicación de agroquímicos, como es el caso de insecticidas, pero esta una actividad poco común, por lo que probablemente este sistema de producción es probablemente un ejemplo de fruticultura orgánica.

La colecta de los frutos se realiza en las primeras horas de la mañana, práctica que se realiza con bastante cuidado debido a la fragilidad del fruto y por lo tanto susceptible a las lesiones mecánicas. La colecta se lleva a cabo en un estadio de maduración que se denomina “sazona”, que se interpreta por ser una condición en el que los frutos no han llegado completamente a su madurez fisiológica, ya que de otra manera no pudieran ser transportados a los centros de comercialización en la ciudad de Guadalajara. La cosecha se realiza a mano (Figura 5) o bien con una canastilla unida a una vara hecha de otate llamada chicol (Figura 6), con el fin de no dañar el fruto.

En el esta Zona, la principal actividad económica agropecuaria es mango, ciruela y guamuchil, además de algunas hortalizas. Existen aproximadamente 100 huertas de ciruela, cuya superficie varía de 0.5 a 1.0 ha. Algunos agricultores prefieren cultivar la ciruela en lugar de mango, básicamente por el hecho de que el ciruelo es una planta que requiere de menos atenciones, principalmente riego, y una reducida aplicación de agroquímicos. También, el cultivo de la ciruela mexicana se lleva a cabo en terrenos no aptos para la agricultura tradicional, por tener pendiente pronunciadas, y rocosas, por lo que el cultivo de la ciruela ha permitido ampliar la

frontera agrícola en un ambiente en que la mayor parte de las tierras disponibles para la agricultura se encuentran en las faldas de las colinas, con un alto grado de pedregosidad.



Figura 5. Colecta a mano de los frutos de *Spondias purpurea*, realizado a tempranas horas de la mañana para su venta el mismo día. Paso de Guadalupe, Zapopan, Jalisco.



Figura 6. Colecta de ciruela mexicana realizada con la ayuda del chicol. San Francisco de Ixcatán, Zapopan, Jalisco.

El cultivo de la ciruela en la Zona de la Barranca se remonta al siglo XIX y desde hace 50 años se empezaron a establecer nuevas plantaciones. La mayoría de los propietarios mencionan que las huertas que poseen han sido heredadas, y refieren tener ejemplares de más de 100 años (inclusive algunos refieren que las plantaciones de ciruelo datan de hace 300 ó 400 años), los cuales mantienen una productividad constante, si éstas se podan con frecuencia, lo cual en términos hortícolas se interpreta como poda de rejuvenecimiento. Esta actividad después de la cosecha de los frutos, antes de empezar el periodo de lluvias que es cuando empieza el crecimiento vegetativo estimulado por la poda. Los productores más antiguos mencionan que el material vegetativo que se empleó para establecer las primeras plantaciones provienen del estado de Michoacán, aunque refieren que si ellos encuentran un ejemplar silvestre que produzca frutos dulces, además de dejarlo en pie y darle una atención similar a los árboles de las plantaciones cultivadas, se puede llevar al cultivo.

Las variedades cultivadas “huentiteca” y la “mansa” son las que tienen demanda en el mercado, a pesar de las diferencias en tamaño (Tabla 3) ya que la primera es más pequeña aunque tiene un sabor más dulce, lo cual le permite gran aceptación en el mercado. La segunda es atractiva por su tamaño, aunque es ligeramente menos dulce y tiene más “carne”. Los frutos que se producen en las poblaciones silvestres son menos dulces y ligeramente ácidos, aunque ocasionalmente, como se había mencionado anteriormente, se encuentran árboles silvestres con frutos dulces.

Los frutos de *S. purpurea*, además de consumirse como fruto fresco, se emplean para elaborar aguas frescas, paletas de hielo, mieles (para la elaboración de nieves) y atole, sólo algunas personas emplean el fruto como un ingrediente para elaborar platillos (i.e. pollo en salsa de ciruela), y refieren haber traído esta tradición de otros estados del sur en donde se encuentra presente esta especie, como por ejemplo de Michoacán. En general la ciruela bronca se emplea solo para la preparación de agua fresca (jugo de la fruta con azúcar y agua). Debido a que se pueden elaborar subproductos que sirven como una manera de refrescarse y el mismo fruto contener un alto porcentaje de agua y sabor agradable, esta especie ofrece una ventaja en esta época del año sobre otros frutales introducidos, como por ejemplo la manzana.

Las hojas del ciruelo también pueden ser consumidas debido a que son frescas y tienen un sabor ligeramente similar al fruto. El uso medicinal que se le da es para tratar afecciones renales (“mal de orín”) y estomacales (“torzones”), para lo cual se utiliza la variedad bronca “machacando” las hojas y se toma como agua de uso con limón, también se utiliza la cáscara de la fruta cocida con miel. Cabe aclarar que en San Francisco de Ixcatán no se tiene una amplia tradición en el uso medicinal de este recurso, mientras que en poblados cercanos se tiene un poco más de conocimientos acerca de este empleo. Otro uso que se le da en esta zona es como cerco vivo y como producto maderable.

Zona de la Costa

En las localidades seleccionadas para la Zona de la Costa se cultiva principalmente ciruela roja (color rojo-tinto) (Tabla 2), la cual es de sabor dulce. También existen algunos cultivos de ciruela amarilla. El cultivo de *S. purpurea* ocurre principalmente en planicies aluviales, aunque también en las faldas de las colinas adyacentes a las planicies costeras. Las plantaciones que se encuentran en las planicies costeras han sido desplazadas por otras especies como el mango, plátano, coco, piña y, melón, debido a su mayor rentabilidad. También se han eliminado algunas plantaciones para la edificación de fraccionamientos.

En forma silvestre *S. purpurea* se encuentra en las partes bajas de las lomas cercanas a las planicies costeras, siendo éstas más abundantes de la bahía de Chamela a la bahía de Puerto Vallarta. Se distribuye en la región costera del occidente del país, son elementos del bosque tropical caducifolio, los individuos de esta especie se ubican en las partes bajas de las laderas de los cerros, lomeríos y esporádicamente se observa en las regiones planas donde la vegetación original ha sido removida. Se pueden observar individuos desde la localidad conocida como las Varas, Nayarit, hasta Careyes, Jalisco (50 km), poco antes de llegar a Melaque. Sin embargo, se encuentran con mayor frecuencia desde Puerto Vallarta hasta Chamela, y se observan desde 50 m de distancia de la playa hasta aproximadamente 4 o 5 km tierra adentro.

Los frutos silvestres son de color rojo claro, y son extremadamente ácidos (pH 2.7). Algunos pobladores dejan dentro de sus propiedades árboles silvestres para el consumo del ganado bovino y caprino, ya que los frutos son opción de agua y alimento en la época de estiaje y se alimentan del follaje cuando éste está presente (Figura 7). La producción actual de frutos de *S. purpurea* se destina al mercado local y para el autoconsumo familiar.



Figura 7. Algunos ejemplares silvestres de *S. purpurea* L. se dejan en pie, debido a que sirven como alimento para el ganado en época de estiaje (Cihuatlán, Jalisco)

En Colima se tienen plantaciones cercanas a la ciudad de Manzanillo, y en algunas ocasiones se combina con el cultivo de cítricos (Figura 8), los cuales inclusive se realizan en la playa, es decir en suelo arenoso.

En toda la Zona de la Costa esta especie presenta una gran diversidad de usos. Aunque la principal forma de aprovechamiento es como fruto fresco, se procesa para obtener una gran diversidad de productos como son jaleas, vinos, bebidas frías, atole, tamales y vinagre. También se aprovechan otras partes de la planta como son los exudados de la corteza para hacer gomas o pegamentos.

El ganado porcino y vacuno puede ser alimentado con los frutos, y el caprino con las hojas. Asimismo esta especie es una estrategia alimenticia para la fauna silvestre, ya que fructifica en la época de escasez de agua y alimento, así se ven favorecidas poblaciones de venado, tejón, mapache, gallinita de monte y otras aves.

Otro uso es como planta medicinal; al fruto se le atribuyen propiedades diuréticas y antiespasmódicas, y sana inflamaciones y se usa como remedio para la roña y disentería (Avitia, 1996; Martínez, 1996).



Figura 8. En Colima se combina el cultivo de ciruela con el cultivo de cítricos.

Zona Norte

En Nayarit, el principal centro de producción de *S. purpurea* se encuentra en las cercanías de la ciudad de Tepic en la carretera que va de Tepic, al puerto de San Blas, (aproximadamente 20 km al norte de la ciudad de Tepic) en las localidades de El Jicote, Municipio de Nayarit y Sauta, Municipio de San Blas. La principal variedad que se cultiva es la "carnuda", la cual es dulce y de color amarillo; la segunda en importancia es la ciruela "tempranera", llamada así porque generalmente madura en el mes de abril (casi un mes antes que la primera). También se cultiva una variedad "roja" que produce frutos de color rojo-tinto. (Tabla 2).

El principal uso que se le da en esta Zona es para consumo en fresco. Cuando los frutos no se logran vender en fresco, o su grado de maduración es muy avanzada que no permite su comercialización, éstos se deshidratan (Figuras 9a y b). Los frutos frescos se consumen solos o también con sal, limón y chile. El

aprovechamiento en forma procesada es muy amplio, ya que se elaboran aguas frescas, nieves, atole, mermelada y dulce de ciruela mexicana. El rendimiento de las plantaciones cultivadas es de aproximadamente es de 5.0 ton ha⁻¹. El precio por Kg del fruto fresco varía de \$6.00 a \$12.00, y deshidratada se vende a \$14.00.

Los frutos deshidratados se llegan a conservar hasta más de un año, y se pueden utilizar para preparar agua fresca, té y atole. La ciruela deshidratada, también tiene usos medicinales, ya que con ésta se elabora un té para contrarrestar los efectos de la picadura de alacrán. El grupo étnico de los Coras emplea la corteza cocida como agua de uso para tratar el sarampión y las hojas calentadas previamente en un comal se aplican en la piel para aliviar el "sarpullido" (erupciones en el cuerpo causados por el calor) (Gispert y Rodríguez, 1998).

Cuevas (1994) menciona que el uso de la ciruela mexicana como subproductos (i.e. deshidratada, frutos cristalizados, licor) tiene probablemente un origen post-hispánico, y aunque el hecho de secarlos reduce su peso a un cuarto del peso fresco, es una forma de utilización de este frutal que tiene poco tiempo de uso post-cosecha, así como garantiza la presencia del fruto a lo largo del año.

En esta zona, refieren los dueños de las huertas que esta planta ha sido introducida, sin embargo ignoran de dónde la trajeron, ya que han heredado los huertos. Recientemente el cultivo de *S. purpurea* ha sido desplazado, por el cultivo del mango, ya que existe un centro de acopio (empacadora cercana a la zona), lo cual garantiza la venta de la cosecha de mangos, además de que el cultivo de mango es más redituable.

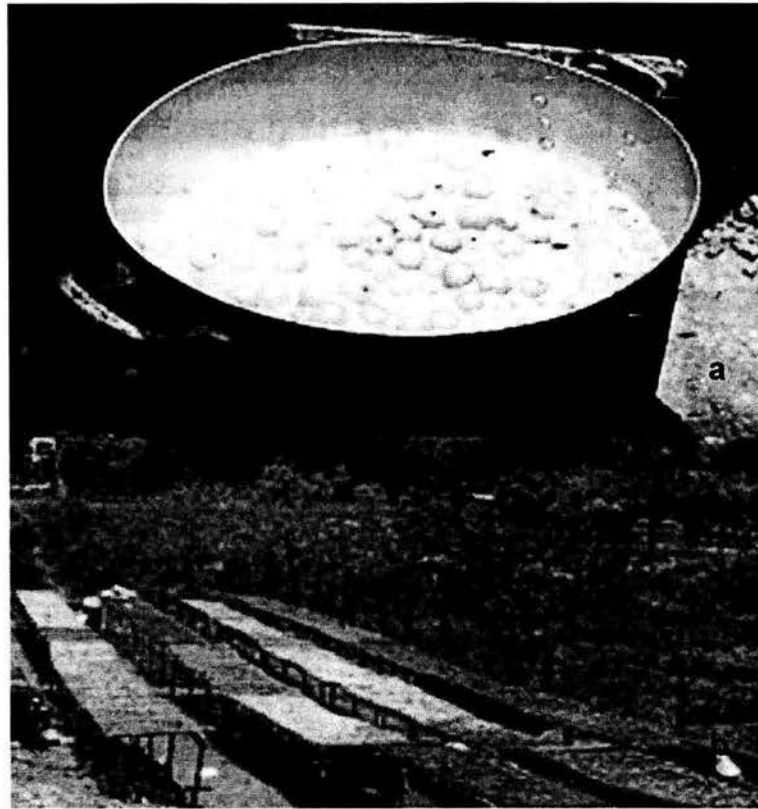


Figura 9. Como parte del proceso de deshidratación la ciruela se hierve en un cazo (a) y posteriormente se seca al sol (b). El Jicote, Nayarit.

Propagación de la ciruela mexicana

La forma de propagación de la especie fue algo común en todas las tres Zonas consideradas en este estudio, la propagación es asexual para su cultivo, al igual que otras especies de la familia Anacardiaceae (León y Shaw, 1990); en las poblaciones silvestres, además de poderse propagar vegetativamente, se reproduce en forma sexual; dentro de las cultivadas los pobladores refieren que la propagación es vegetativa, pero si se realizara sexualmente, refieren que el resultado es un árbol que da frutos ácidos, esto principalmente en la zona de la costa, ya que en el centro de Jalisco los frutos silvestres tienen un sabor dulcamara, a pesar de que los frutos silvestres que se producen no son tan ácidos generalmente no se colectan ya que su venta no es muy buena.

La pérdida de la viabilidad de las semillas puede estar relacionada con el ambiente especialmente en lo que respecta a la humedad; aunque la mayoría de las

especies cultivadas, y muchas no cultivadas, muestran un patrón ortodoxo de almacenaje bajo condiciones de humedad muy bajas sin mostrar daño, las especies recalcitrantes, entre las que se encuentran muchos frutales tropicales, no sobreviven a la desecación, las cuales mueren si el potencial hídrico es de -1.5 a -5.0 MPa (Murdoch y Ellis, 1993, Farmer 1997), sin embargo, el suelo al que están expuestas las semillas de ciruela tiene un porcentaje de humedad superior a 10 % (Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003), lo que equivaldría aproximadamente de -0.3 a -0.5 MPa, acorde a Young y Nobel (1986).

Avitia (1996) realizó un estudio en el que reporta que la falta de semillas de *S. purpurea* se puede deber a la falta de una fuente de polen, asimismo reporta abortación de óvulos, si bien es aún incipiente el conocimiento que se tiene con respecto a la ontogenia del aborto de óvulos, una probable causa de este fenómeno con relación a la especie en cuestión es el ajuste de la inversión materna y así poder maximizar sus recursos disponibles, o bien a la existencia de tasas predeterminadas de aborto controladas genéticamente.

Caracterización Física y Química de los Frutos

Características físicas

La calidad de los frutos es un objetivo importante durante el proceso de domesticación de cualquier especie frutal. El término "calidad de fruta" incluye todos aquellos atributos que hacen a la fruta atractiva por su apariencia y como fuente de alimento por su composición química (Sistrunk y Moore, 1988). La aceptación en el mercado de la mayoría de los frutos se basa principalmente en el color, y frecuentemente el consumidor asocia la calidad con lo atractivo a la vista del fruto. Sin embargo, las variables más importantes que determinan la calidad del fruto son: 1) textura (i.e. firmeza, suavidad, delicadeza, fragilidad, jugosidad; 2) tamaño y forma; por lo general un tamaño grande ha sido una característica atractiva para el consumidor, ya que encuentran un precio especial en el mercado aunque por otro lado, al aumentar el tamaño de los frutos se pierde calidad, de manera que los frutos pequeños generalmente tienen más calidad ya que contienen mayores sólidos solubles totales, azúcares totales y densidad (Kushman y Ballinger, 1975); 3) el sabor, es uno de los atributos principales de calidad en

cualquier fruto fresco; además este carácter está frecuentemente relacionado con el color, y el contenido de sólidos solubles totales, y la relación azúcar/ácido (los frutos con mejor sabor son los que tienen un balance aceptable entre acidez y dulzura; 4) el valor nutritivo, es también relevante, ya que los frutos son fuente importante de vitaminas, azúcares y minerales (Sistrunk y Moore, 1988).

Lo frutos de *S. purpurea* se pueden catalogar como pequeños; en las variedades evaluadas se encontró una amplia variación en el tamaño de los frutos que va de 6.3 g a 35.8 g. El peso promedio de los frutos de las variedades cultivadas (19.68) supera al de las silvestres (15.92 g), sin embargo, esta diferencia es del 19%, lo cual no es incremento substancial considerando los incrementos en el peso del fruto de otras especies que se han domesticado (Gifford y Evans, 1981). De hecho una de las variedades silvestres (“madura verde”) ocupa el segundo sitio junto con otra variedad cultivada en el peso promedio del fruto; el peso promedio más bajo fue registrado en una variedad cultivada (“tempranera”). Es importante señalar que la variación del porcentaje de porción comestible, referido como la “carne” del fruto, se debe en gran parte a la variación en el tamaño de la semilla (Tabla 3). En otras especies frutales nativas de México en las que se ha tenido un avance sustancial en el proceso de domesticación de especies como la tuna, la pitaya y algunas variedades cultivadas presentan incrementos hasta de más de 300% en el peso del fruto, comparado con el peso de los frutos de las variedades silvestres (Tomas, 1992; Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

Es importante resaltar que el peso de los frutos registrado en el presente estudio es superior al peso registrado en variedades cultivadas de *S. purpurea* en Ecuador, cuyo peso promedio varía de 9.0 a 18 g (Macia y Barford, 2001), y también al peso de frutos de otras especies de *Spondias*, como es el caso de *S. mombin*, especie en la que se reporta un peso promedio de frutos de 12.12 g promedio, y con porcentaje más bajo de porción comestible (49.96%; da Silveira *et al.*, 2003)

Durante el proceso de domesticación de la mayoría de los cultivos herbáceos y leñosos, se ha incrementado la proporción de peso seco invertida en

los órganos cosechados por el hombre. De este modo el peso y el número de estos órganos se han incrementado, así como también la tasa y la duración de su crecimiento (Gifford y Evans, 1981).

Por otro lado, la relación largo/ancho varió de 0.74 a 0.91; esta relación indica que los frutos de *S. purpurea* en las diferentes localidades en estudio tienden a ser globosos, es decir que hay pocas diferencias en el crecimiento del fruto en los ejes axiales y radiales.

Tabla 3. Descripción morfológica de los frutos en variedades silvestres y cultivadas de ciruela mexicana en Jalisco, Colima y Nayarit.

Variedad	Municipio	Población	Peso (g)	Longitud axial (cm)	Longitud radial (cm)	Relación largo/ancho	Porcentaje de porción comestible (epidermis y pulpa)
Mansa	Zapopan, Jalisco	Cultivada	35.8	3.46	4.23	0.81	85.00
Madura-verde	Cihuatlán, Jalisco	Silvestre	27.5	3.62	4.21	0.85	77.58
Roja	Cihuatlán, Jalisco	Cultivada	27.5	3.27	3.57	0.91	76.84
Carnuda	Tepic, Nayarit	Cultivada	21.4	2.69	3.06	0.87	78.73
Roja	Tepic, Nayarit	Cultivada	17.0	3.00	3.50	0.86	74.43
Roja	Manzanillo, Colima	Cultivada	16.7	3.06	3.47	0.88	73.80
Bronca	Ixtlahuacán, Jalisco	Silvestre	16.1	2.85	3.43	0.83	76.47
Roja	La Huerta, Jalisco	Silvestre	14.3	2.59	3.47	0.74	71.73
Huentiteca	Ixtlahuacán, Jalisco	Cultivada	13.1	2.84	3.12	0.91	81.58
Roja	Manzanillo, Colima	Silvestre	12.5	2.73	3.24	0.84	69.76
Del cerro	Zapopan, Jalisco	Silvestre	9.2	2.40	2.70	0.88	83.23
Tempranera	San Blas, Nayarit	Cultivada	6.3	2.72	3.13	0.86	65.86

Caracterización química

El contenido de azúcares (Tabla 4) en los frutos de ciruela mexicana expresado principalmente por el porcentaje de sólidos solubles totales (% SST)

también presenta variación, ya que éstos van de 7.0 a 15.6 %; sin embargo la mayoría de las variedades cultivadas evaluadas presentan valores superiores al 12%. Cabe hacer notar que los frutos considerados de alta calidad presentan valores de SST arriba del 11% (Williams y Cifuentes, 1992), por lo que los frutos de *S. purpurea* pueden ser considerados frutos de calidad nutrimental aceptable. Por lo general, los frutos de las variedades cultivadas más importantes de ciruela mexicana evaluadas presentan valores similares a los reportados para la mayoría de los frutos frescos más importantes. Incluso una de estas variedades la "huentiteca" presenta valores superiores al 15%, valor superior a frutos como la manzana (Bordeleau *et al.*, 2002), litchi, uva, granada, mango (Wills *et al.*, 1998); tuna (Tomas, 1992) y pitaya (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Además las variedades cultivadas presentaron un promedio de SST más alto (11.77 %) que las silvestres (8.265%), y este porcentaje es más alto que el reportado en frutos de variedades cultivadas de *S. mombin* (11.01; da Silveira *et al.* 2003).

En cuanto al contenido de azúcares reductores (Tabla 4), éste osciló de 0.160 hasta 0.516 g / 100 g de porción comestible, rango más amplio de variación que el de SST. Los valores más altos se registraron en las variedades cultivadas. El promedio para las variedades cultivadas fue de 0.363 ± 0.127 g / 100 g de porción comestible, y de 0.243 ± 0.133 g / 100 g de porción comestible en las variedades silvestres.

Con relación a la acidez del fruto (Tabla 4) de *S. purpurea*, encontramos que el pH varió de 2.7 a 3.5, lo cual es un pH bajo, y son valores inferiores a los observados en frutos como la manzana (pH= 3.9; Bordeleau *et al.*, 2002), la tuna (pH=6.4-7.1; Pimienta-Barrios, 1990), pitaya (pH=4.5: Pimienta-Barrios y Nobel, 1995), pero son similares a los encontrados en frutos de poblaciones cultivadas de *S. purpurea* en Ecuador (Koziol y Macia, 1998), y superiores los reportados (pH=2.1- 2.6 promedio) para *S. mombin* (da Silveira *et al.*, 2003; León y Shaw, 1990).

Tabla 4. Composición química de pulpa de frutos colectados en poblaciones silvestres y cultivadas de diferentes variedades de *Spondias purpurea* L. en Jalisco, Colima y Nayarit.

Variedad	Municipio	Población	SST (%)	Azúcares reductores (g por 100 g porción comestible)	Proteínas (g por 100 g porción comestible)	PH
Huentiteca	Ixtlahuacán, Jalisco	Cultivada	15.6	0.516	0.236	3.3
Mansa	Zapopan, Jalisco	Cultivada	13.3	0.512	0.106	3.3
Carnuda	Tepic, Nayarit	Cultivada	13.0	0.402	0.102	3.4
Roja	Cihuatlán, Jalisco	Cultivada	12.0	0.286	0.414	3.3
Bronca	Ixtlahuacán, Jalisco	Silvestre	10.8	0.331	0.157	3.3
Roja	Manzanillo, Colima	Cultivada	11.0	0.169	0.102	3.5
Tempranera	San Blas, Nayarit	Cultivada	9.5	0.285	0.58	3.3
Madura-verde	Cihuatlán, Jalisco	Silvestre	8.5	0.110	0.074	3.1
Roja	Tepic, Nayarit	Cultivada	8.0	0.372	0.113	3.1
Del cerro	Zapopan, Jalisco	Silvestre	7.5	0.432	0.104	3.1
Roja	La Huerta, Jalisco	Silvestre	7.5	0.183	0.155	3.0
Roja	Manzanillo, Colima	Silvestre	7.0	0.160	0.232	2.7

El contenido de proteínas (Tabla 4) fue ligeramente superior en las poblaciones silvestres (0.162 g / 100 g de porción comestible) que en las cultivadas (0.150 g / 100 g de porción comestible). Estos valores son inferiores a los reportados

en otras poblaciones cultivadas de la misma especie (0.7 g / 100 g de porción comestible; Kozoi y Macía, 1998); Leon y Shaw (1990) reportan valores de 0.096, 0.261 hasta 0.9 g / 100 g de porción comestible. Para *S. mombin* se reportan valores superiores de 0.8 a 1.3 g / 100 g de porción comestible y para *S. dulcis* 0.5 a 0.8 g / 100 g de porción comestible (Leon y Shaw, 1990).

Con relación a otras especies, frutales el contenido de proteína es ligeramente inferior a la guayaba (0.3 g / 100 g de porción comestible), papaya y mango (0.39 g / 100 g de porción comestible), así como a *Ananas comosus* (0.5 g / 100 g de porción comestible) (Nakasone y Paull, 1998), también se reportan valores superiores a 1 g por 100 g de porción comestible para uvas, naranjas; otros frutales reportan cifras superiores por ejemplo plátano 1.7 g / 100 g de porción comestible (Wills *et al.*, 1998), aguacate (1.8) (Salunkhe y Kadham, 1995). Los valores que más se acercan a los reportados para *S. purpurea* son para manzana (0.2 g / 100 g de porción comestible) (Salunkhe y Kadham, 1995) y para *Pasiflora edulis* (2.2 , g / 100 g de porción comestible) (Lamberts y Crane, 1990).

El fruto de ciruela al igual que otros frutos comestibles es fuente importante de azúcares, así como de minerales. Con respecto a estos últimos (Tabla 5) se encontró que el contenido de minerales de *S. purpurea* se puede equiparar con frutales tropicales que tienen un grado de domesticación avanzado, y superior si lo comparamos con frutos exóticos de reciente introducción en el mercado internacional, por ejemplo en *Passiflora edulis* el contenido de calcio es de 3.6 mg/100 g de porción comestible, mientras que la Carambola (*Averrhoa carambola* L.) tiene 1 mg/100 g de porción comestible (Nakasone y Paull, 1998). En comparación, la ciruela mexicana tiene un contenido de calcio de 3.48 mg/100 g de porción comestible para las variedades cultivadas, mientras que el contenido para las silvestres es de 3.62 mg/100 g de porción comestible, para manzana se reportan 4 mg/100 g de porción comestible y para plátano 5 mg/100 g de porción comestible (Wills *et al.*, 1998 (Tabla 6), este dato es inferior a lo reportado por Koziol y Macía (1998) para esta misma especie (17 mg/100 g de porción comestible) lo cual se asemeja a lo reportado por Wills *et al.* (1998) para otro miembro de la familia Anacardiaceae, el mango (16 mg/100 g de porción comestible), y muy inferior a la

ingestión diaria recomendada (Owen *et al.*, 1999). En relación con el fósforo, que es otro de los minerales tomados como atributo importante para la alimentación, *S. purpurea* contiene en promedio para las variedades cultivadas 3.48 mg/100 g de porción comestible, mientras que Koziol y Macía (1998) reportan 42 mg/100 g de porción comestible.

Normalmente, la acumulación de minerales en árboles deciduos (especialmente de N, Ca, K, Mg) se lleva a cabo en la parte vegetativa, y no en la reproductiva (Rodin y Bazilevich, 1967), además, es importante resaltar que en ambientes tropicales la concentración de nutrimentos en la biomasa puede ser mucho más alta que el sustrato, especialmente en áreas con suelos pobres (Bazzaz y Pickett, 1980), como es el caso del ambiente edáfico en que ocurre el desarrollo de poblaciones silvestres y cultivadas de *S. purpurea* en las zonas de estudio. Por otro lado, esta mayor acumulación de minerales en suelos de baja fertilidad se puede atribuir a la presencia de la simbiosis micorrícicas. Los ambientes edáficos pobres en recursos (i.e. agua, minerales) son considerados favorables para la actividad de las micorrizas, y aumentan la capacidad de forrajeo de recursos del suelo (Smith y Read, 1997; Orcutt y Nilsen, 2000). Observaciones preliminares han revelado que *S. purpurea* al menos en una de las áreas de estudio (Paso de Guadalupe) establece simbiosis micorrícica (Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003).

Tabla 5. Contenido de minerales (mg/100 g porción comestible) en variedades silvestres y cultivadas de ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit.

Variedad	Localidad	Población	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Cu	Mn	Zn
Huentiteca	Ixtlahuacán, Jalisco	Cultivada	6.0	8.2	1.7	5.1	3.2	1.566	0.566	0.333	1.166
Mansa	Zapopan, Jalisco	Cultivada	7.2	7.2	1.9	4.0	2.9	3.333	0.600	0.366	1.066
Bronca	Ixtlahuacán, Jalisco	Silvestre	5.5	7.2	1.9	3.6	2.6	3.433	0.536	0.333	1.033
Del cerro	Zapopan, Jalisco	Silvestre	4.0	6.9	1.3	5.0	3.6	2.009	0.433	0.400	1.200
Madura-verde	Cihuatlán, Jalisco	Silvestre	5.1	6.2	1.4	2.5	3.2	2.566	0.466	0.500	1.366
Roja	Cihuatlán, Jalisco	Cultivada	6.2	6.6	1.7	3.1	3.1	2.533	0.700	0.300	1.400
Roja	La Huerta, Jalisco	Silvestre	6.6	24.0	2.7	3.4	3.8	4.500	0.400	0.533	1.166
Roja	Manzanillo, Colima	Cultivada	6.8	7.0	1.9	3.3	3.4	3.866	0.600	0.366	1.366
Roja	Manzanillo, Colima	Silvestre	8.6	13.0	2.3	3.6	4.3	4.563	0.900	0.500	1.600
Camuda	Tepic, Nayarit	Cultivada	9.5	9.7	2.8	3.1	4.5	2.412	0.966	0.466	1.766
Roja	Tepic, Nayarit	Cultivada	5.7	7.3	1.9	2.5	2.8	3.033	0.866	0.266	1.333
Tempranera	San Blas, Nayarit	Cultivada	7.0	11.0	2.2	3.3	4.6	4.733	0.700	0.266	1.100

Aunque los frutos de *S. purpurea* son pequeños, su sabor, color, y valor nutrimental revelan que es un fruto con atributos de calidad que hacen a la fruta atractiva como alimento, ya que son una fuente importante de azúcares y minerales, y probablemente de vitamina C, ya que comúnmente los frutos ácidos deben su acidez a la presencia de ácido ascórbico. Estas cualidades fueron apreciadas por las culturas mesoamericanas que habitaron las tierras subtropicales deciduas en México, tal y como lo asienta en su obra Díaz del Castillo (1992).

Tabla 6. Comparación de la composición química de las variedades cultivadas de *Spondias purpurea* con otros frutos, por 100 g de porción comestible.

Especie	Humedad (%)	Proteína (g)	Carbohidratos (g)	Ca (mg)	P (mg)	Fe (mg)	K (mg)	Na (mg)	Mg (mg)
<i>Spondias purpurea</i>	80	0.162		3.48	2.014	306.8	8.14	-	3.5
<i>Psidium guajava</i>	85	0.3	15	15.0	16.0	0.3	292	6	
<i>Averrhoa carambola</i>	90.23	0.85	7.52	1.0	11.0	0.06	145	2	9
<i>Carica papaya</i>	87	0.39	12.2	30	12	0.2	183	4	21
<i>Musa paradisiaca</i>	71.3	1.08	26.53	5	18	0.49	494	1	40
<i>Mangifera indica</i>	84.12	0.39	15.05	8	10	0.16	159	0	12
<i>Passiflora edulis</i>	85.6	0.39	13.60	3.6	12.5	0.24	-	-	-
<i>Ananas comosus</i>	86	0.5	13.5	18	12	0.3	98	1	12

Uno de los factores que probablemente ha frenado la comercialización de esta especie es la textura debido a su baja firmeza, por lo cual es un fruto frágil. Por lo tanto la comercialización de los frutos frescos se debe llevar a cabo a distancias relativamente cortas entre el sitio de producción y el sitio de consumo. Situación similar se presenta en otras especies del género *Spondias* (i.e. *S. tuberosa* Arruda, *S. mombin* L.) (Campbell, 1996). Esto explica porqué las principales plantaciones cultivadas se encuentran cercanas a sitios importantes de consumo, como son las ciudades de Guadalajara y Tepic. También han prosperado las poblaciones cultivadas donde hay tradición para su consumo en fresco, y el aprovechamiento del fruto para generar diferentes tipos de subproductos. Comúnmente los frutos tropicales y subtropicales, en comparación con los de clima templado, son más frágiles que los que producen especies

frutales de clima templado, debido principalmente a su carácter perecedero de los mismos (Burdon, 1997). Asimismo, uno de los factores que impiden el desarrollo comercial de este fruto, es la poca familiaridad que el público en general tiene de frutos tropicales, como la ciruela, quedando marginados los cultivos menores (Crane, 1993; Campbell, 1996).

Actualmente, la preferencia en el mercado por los frutos en general está basada en diferentes características externas de calidad como por ejemplo: tamaño, sabor (dulzura) y color. Otras características que tienen menor importancia son el aroma, la forma, el porcentaje de agua en la pulpa, contenido de ácidos, textura, porcentaje de la cáscara (Sistrunk y Moore, 1988; Aung, 1998; Abbot, 1999). En *S. purpurea* se le ha dado poca importancia al tamaño del fruto y a la firmeza del mismo, ya que a la mayoría de las variedades que se cultivan en los estados de Jalisco, Colima y Nayarit, se le ha dado preferencia a los frutos dulces y agridulces con colores amarillo y rojo-tinto; y no se le ha dado tanta importancia para consumo como fruto fresco a variedades con alto porcentaje de pulpa pero ácidas. En cuanto al porcentaje de agua, parece ser un factor importante para los consumidores locales, pero en términos generales en el mercado internacional los frutos que se prefieren son los poco perecederos y que pueden almacenarse. Algo similar ocurre en *S. tuberosa*, en el que se le asigna una mayor importancia al peso de la pulpa y la cantidad de sólidos solubles totales (12°Brix) (Fernandes, 1997), no obstante que en un estudio con esta especie observaron que variables como la altura de la planta está relacionada con el peso de la pulpa (Fernandes y De Souza, 1998). Aparentemente para la selección de *S. purpurea* se han tomado en cuenta otros rasgos del fruto como es el color y el sabor de los frutos (frutos dulces), no obstante que el peso de los frutos es un criterio de calidad importante (Sistrunk y Moore, 1988; Abbot, 1999). De lo anterior, podemos inferir que la selección de fenotipos de la ciruela mexicana ha sido suficientemente específica como para generar una gran diversidad de variedades, las cuales se han seguido cultivando y propagando.

Proceso de Domesticación de la ciruela mexicana

El proceso de domesticación vegetal ocurre cuando el humano selecciona plantas de poblaciones silvestres y empieza su cultivo (Diamond, 2002), y es considerado como un proceso evolutivo dirigido por el hombre que implica un cambio genético en las plantas, a través del cual el hombre cambia su forma y función para lograr satisfactores (Casas *et al.*, 1997). Simultáneo a la selección de fenotipos sobresalientes, el humano desarrolla técnicas o prácticas de manejo para realzar el rendimiento de las partes de interés (Lorenzo-Bautista, 1977). De hecho, el proceso de selección bajo domesticación además de conducir a la producción de múltiples variedades vegetales adaptadas a diversas condiciones ambientales, también ha estado dirigido hacia la selección de técnicas involucradas en los procesos de producción (Ramos-Rodríguez y Hernández-Xolocotzi, 1977).

El proceso de domesticación de la ciruela tiene una larga trayectoria en México, considerado como un centro primario de domesticación de plantas por Vavilov y Harlan (Brintnall y Conner, 1995; Challenger, 1998). La ciruela es mencionada como una de las especies vegetales que se domesticaron en esta área por las culturas prehispánicas. Durante la conquista de México, si bien muchas de las especies fueron desplazadas por las especies introducidas por los españoles, otras gustaron y se continuó con su consumo, como el caso de *S. purpurea*, que por su similitud con la ciruela española (*Prunus* spp.) llamó la atención por su colorido y por su sabor agradable, además de que a diferentes partes de la planta se le atribuían propiedades medicinales (De Acosta, 1985; Benitez, 1986).

La ciruela mexicana fue uno de los alimentos importantes entre los aborígenes mexicanos y centroamericanos, y continua siéndolo para algunas regiones tropicales y subtropicales en las que predomina la selva tropical caducifolia. Sin embargo, no obstante el largo historial de aprovechamiento de *S. purpurea* podemos considerar que su domesticación ha sido relativamente incipiente, -debido a que hasta donde tenemos conocimiento básicamente se ha hecho selección de fenotipos sobresalientes y su propagación es meramente local-, en comparación con otras especies frutales que fueron utilizadas como fuente importante de alimento por las culturas prehispánicas como el aguacate

(*Persea americana*). Esta frutal sufrió un cambio importante en el proceso de domesticación a finales del siglo XIX, y principios del XX, hasta esa época la domesticación había consistido en la identificación de fenotipos sobresalientes en poblaciones naturales y la propagación de las mejores selecciones en un ambiente agrícola, así como el desarrollo de la práctica de cultivo para incrementar la producción, en este lapso de tiempo se empezó la siguiente etapa del proceso de domesticación en la que se llevó a cabo la hibridación entre las mejores selecciones, seguida por la selección de los individuos superiores en la progenie para emplearse como variedades (Bringhurst, 1988).

Las plantaciones cultivadas de *S. purpurea* pueden ser consideradas como un tipo particular de agroecosistema cuya composición y funcionamiento depende de la manipulación por el hombre de sus componentes bióticos y abióticos. Cada población cultivada de ciruelo presenta un alto grado de uniformidad genética, debido a que los árboles se han propagado asexualmente (por estacas), y aunque teóricamente se considera que son menos resistentes a estrés del ambiente en comparación a sus ancestros silvestres, llama la atención que el funcionamiento de este agroecosistema no es afectado por estrés del ambiente particularmente de tipo biótico (i.e. plagas, enfermedades), ya que la aplicación de agroquímicos es mínima, y el manejo de las plantaciones se limita esencialmente a la poda y a los deshierbes para reducir la competencia de recursos, particularmente del suelo. Una de las características de la propagación vegetativa es que cada individuo es considerado como un clon, lo cual implica perpetuación del genotipo y uniformidad en la calidad del fruto (fenotipo deseado por el productor/consumidor), además de que se obtienen frutos más rápidamente que por reproducción sexual, asimismo en términos generales las plántulas son más vulnerables a enfermedades por hongos (Brintnall y Conner, 2001).

En las poblaciones prehispánicas, y aún en tiempos recientes, la domesticación de plantas útiles, se ha acompañado de la selección de las prácticas culturales involucradas en el proceso de producción (Ramos-Rodríguez y Henández-Xolocotzi, 1977). En la mayoría de las especies frutales nativas que se han domesticado en climas subtropicales como es el caso del pitayo (*Stenocereus*

queretaroensis) y *S. purpurea* el desarrollo de prácticas culturales ha sido muy incipiente, y comúnmente se confinan a la poda, y al deshierbe (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Avitia, 1996).

Por otro lado, el riego no se ve como una necesidad debido a que el desarrollo vegetativo se llevan a cabo durante el periodo húmedo del año, y al igual que el resto de las especies que crecen en la selva baja caducifolia, evitan la sequía al tirar las hojas al final del otoño, poco después de que finaliza el periodo de lluvias y empieza la sequía.

El agroecosistema de *S. purpurea* puede ser considerado de baja intensidad (Tivy, 1993), debido a que el campesino, no elimina completamente la vegetación nativa sino que deja especies nativas de la zona con valor antropogénico (i.e. pitayo, guamuchil), y también lleva a cabo el cultivo de especies cultivadas tradicionales (i.e. frijol, maíz) en los espacios o calles que hay entre los árboles, y con un nivel bajo de manejo.

El cultivo de *S. purpurea*, se ha registrado al menos para Jalisco desde el siglo XIX, cuando este estado llegó a ocupar el segundo lugar en producción de ciruela mexicana. Sin embargo, durante el siglo XX el cultivo de esta especie no creció, y probablemente disminuyó, ya que dejó de estar presente en las estadísticas oficiales. Entre las causas más importantes que han frenado su desarrollo destacan: 1) la introducción de especies frutales con un mayor grado de domesticación (i.e. durazno, aguacate, mango), que logran reemplazar en gran medida a los frutales nativos en huertos familiares y comerciales. Similar tipo de desplazamiento se ha registrado, incluso en centros de origen de especies frutales, como es el caso de Turquía, en el cual la introducción de duraznos mejorados tuvieron un gran éxito, tanto que ha reemplazado los tipos locales con menor grado de domesticación (Zagaja, 1988); 2) la mejora en las vías de comunicación y la condición de transporte cada vez más rápida, por lo que ya no hay necesidad de que las regiones remotas dependan únicamente de los frutos producidos en la zona, puesto que otros frutos de mayor calidad y más vistosos, compiten con ventaja con las especies nativas. Este tipo de acciones conduce a la

erosión genética, ya que contribuye al reemplazo de especies frutales nativas valiosas que a la postre desaparecen (Challenger, 1998; Zagaja, 1988).

Esta situación es evidente particularmente en las regiones de estudio en donde la introducción de especies frutales con una amplia aceptación en los mercados ha desplazado gradualmente a las nativas, como es el caso del mango, cuyo cultivo se introdujo hacia 1960 en amplias extensiones en las regiones tropicales del centro-occidente de México, como resultado de la promoción de actividades frutícolas emprendidas por la Comisión Nacional de Fruticultura (Pimienta-Barrios, comunicación personal).

Sin embargo, consideramos que una causa importante que ha afectado el desarrollo de esta especie frutal, es el carácter perecedero del fruto, debido a que tienen vida corta de anaquel (tres días), en comparación con otros frutos que después de cosechados pueden permanecer almacenados hasta por 10 días o más. Esta característica ha limitado su aceptación por parte de los comerciantes de frutas en los grandes centros de acopio. Su consumo, se restringe a las comunidades urbanas de origen rural reciente, que conservan la tradición por el consumo de especies nativas de sus comunidades de origen, por lo que por lo general se ofertan en mercados tradicionales de la ciudad, o en los tianguis.

Spondias purpurea siendo originaria de los Trópicos de América (Popenoe, 1948; Sturrock, 1959; León y Shaw, 1990) actualmente se encuentra distribuida en la mayoría de las regiones tropicales de América (Crane y Campbell, 1990), y en los Trópicos del Viejo Mundo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). En la mayoría de estas regiones donde ha sido introducida se cultiva en áreas pequeñas, particularmente en huertos familiares (Crane y Campbell, 1990). Esto revela que esta especie frutal no ha llegado a despertar el interés económico ni científico para promover su desarrollo y por ende el proceso de domesticación.

Esencialmente el proceso más importante de la domesticación ha sido la selección de fenotipos sobresalientes (plantas que acumulan alelos favorables) y su posterior propagación, para empezar a diferenciar variedades locales. Sin embargo, en la ciruela mexicana no se ha llegado todavía al proceso de hibridación entre los mejores genotipos. Lo anterior se avala por recientes

observaciones de Miller y Schaal (2003), a través de un estudio de secuenciación de ADN encuentran que hay niveles altos de variación genética en las poblaciones silvestres y cultivadas de *S. purpurea* en muestra colectadas en poblaciones de la costa de Jalisco y Nayarit, y sugieren que no ha habido un proceso intenso de selección, o bien que la selección se ha llevado a cabo en varias localidades y bajo diferentes criterios. En los sitios de estudio la utilización del recurso ha constado principalmente del manejo *ex situ* por medio de la reproducción asexual de individuos sobresalientes, y en menor escala el manejo *in situ* ha constado de la protección de individuos sobresaliente a los que se les permite seguir en pie y se les da el mismo manejo que a las poblaciones cultivadas.

De acuerdo con la teoría de la domesticación *in situ* (Casas y Caballero, 1995; Casas *et al.* 1997) la selección y protección de individuos *in situ*, así como la eliminación de fenotipos no deseados, pudo haber incrementado la población de los mismos y con esto la frecuencia de fenotipos favorables para la progenie; el hecho de que se presente esta diversidad en las variedades de la ciruela en las diferentes localidades nos habla de una plasticidad fenotípica y probablemente una base para el desarrollo en la diversidad genética promovida por un movimiento radial de los fenotipos seguido de una separación, la cual pudo ser inducida por actividades humanas (Lüttge, 1997).

El concepto genotécnico de fitomejoradores (Bringham, 1988) menciona que la domesticación de especies frutales implica cuatro pasos: (a) la identificación de fenotipos sobresalientes en poblaciones naturales de plántulas aparecidas aleatoriamente; (b) la propagación de las mejores selecciones en un ambiente agrícola; (c) el desarrollo de prácticas de cultivo que aumenten la producción de los fenotipos seleccionados; y (d) la hibridación entre las mejores plantas seleccionadas, seguida por la selección de los individuos superiores en la progenie para emplearse como cultivares, la ciruela mexicana podría estar aún en las etapas iniciales de domesticación, debido a que si bien se han seleccionado y llevado al cultivo los fenotipos sobresalientes, se han desarrollado solamente algunas prácticas de manejo, además de que no se ha llegado a la hibridación de plantas seleccionadas.

Bajo un concepto meramente agronómico uno de los principales cambios entre una especie silvestre y una variedad moderna cultivada incluye una mayor fuerza de la fuente (capacidad fotosintética) y fuerza de la demanda (sitios de demanda metabólica) u órganos de interés económico para el hombre (Pieters *et al.*, 2001). (i.e. tallos en el caso de la papa y caña de azúcar, partes vegetativas, hojas de espinaca o lechuga, flores que se transforman en frutos), y sincronía reproductiva principalmente durante la germinación y la floración, para facilitar una cosecha sistemática (Gifford y Evans, 1981). Sin embargo, en especies frutales nativas de México que producen frutos perecederos como es el caso del pitayo y la ciruela mexicana, la asincronía reproductiva lejos de ser una desventaja llega a ser una ventaja ecológica y económica, debido a que la asincronía durante la floración reduce la intensidad de los daños por factores bióticos adversos (i.e. daños por plagas) y abióticos (i.e. heladas), ya que los diferentes estadios muestran diferencias en la sensibilidad al daño por plagas y temperaturas bajas. También el contar con una maduración gradual y asincrónica de frutos permite que el productor pueda tener una oferta más amplia de frutos, que le permita sortear las variaciones en las demandas y costos del fruto (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

En los sitios de estudio se detectaron 12 variedades de importancia local económica. Estas variedades difieren básicamente en las características del fruto, las cuales se pueden atribuir al manejo de la especie, a las condiciones ambientales y a diferencias genéticas. El manejo de las variedades está dado básicamente por el manejo *in situ* de las variedades silvestres, de igual manera se cultivan y propagan vegetativamente los fenotipos deseables y la remoción de aquellos fenotipos no deseables, cabe aclarar que algunos de las variedades que se cultivan en el occidente de México tienen un origen incierto, pues a pesar de que se desarrollan poblaciones silvestres, los mismos productores refieren que sus ancestros trajeron algunos ejemplares de otros lugares, como por ejemplo Michoacán, y algunos otros ignoran de donde provienen los árboles que conservan en sus huertos.

Como se vio anteriormente, existen diferencias entre las variedades silvestres y cultivadas, dichas características del fruto, como el tamaño, el color, y

el contenido de azúcares se deben probablemente al manejo que se ha hecho de diferentes fenotipos y no a la hibridación de los mismos. En México existen numerosas especies que han sido domesticadas, algunas en etapas iniciales de domesticación y otras en etapas más avanzadas, muchas de estas especies han sido poco estudiadas debido a que su importancia es únicamente local (Casas y Barbera, 2002). La ciruela mexicana es una especie con importancia local y debido a la amplia distribución que tiene esta especie en México, podríamos decir que algunas poblaciones se encuentran en etapas tempranas de domesticación, pero algunas están en etapas avanzadas (Miller comunicación personal), si bien es cierto que en el área de estudio se tienen fenotipos sobresalientes en poblaciones silvestres, lo cierto es que existe una diferencia entre los frutos de los dos tipos de poblaciones, podríamos inferir que si bien en la zona puedo haber selección de fenotipos, también los pobladores pudieron introducir variedades de la especie provenientes de otros estados, considerando que algunos pobladores sustentan este testimonio y por el hecho de que la zona occidente, particularmente Jalisco, fungió como un centro comercial y productor de frutales en el país.

Importancia económica y ecológica de la ciruela

Existen diferentes perspectivas sobre el potencial económico de *S. purpurea* en la zonas de estudio. Por ejemplo, los productores de ciruela en el occidente de México (principalmente los del estado de Colima), señalan que los cultivos se han visto mermados principalmente por la competencia con otras especies frutales. Sin embargo, en la zona de producción aledaña a Guadalajara, los productores refieren un auge en la comercialización de la ciruela ya que hace medio siglo la vendían a destajo, por lo que las ganancias podían ser variables, sin embargo, en la actualidad la venta es fija, y de hecho algunos comerciantes la van a buscar hasta las zonas de producción, la preferencia por este fruto en fresco la deben a su agradable sabor dulce.

Existen numerosas especies tropicales que son susceptibles de desarrollarse en otros países que han adoptado exitosamente especies frutales de ambientes tropicales (Galán, 1994), o bien que son susceptibles para la exportación como frutos exóticos debido a su calidad, sin embargo, el principal obstáculo es el manejo

postcosecha ya que a menudo pierden sus características. Esta situación se observa en frutales tropicales y subtropicales, debido a que, en comparación con los de clima templado, a menudo presentan grandes problemas de almacenamiento y transporte debido a que los frutos son altamente perecederos (Burdon, 1997; Galán, 1994). El deterioro de los frutos se debe a que continúan respirando y perdiendo agua, asimismo, sufren cambios metabólicos que deterioran al fruto después de la cosecha. En adición a estos cambios metabólicos, también se pierde la calidad a través del daño mecánico por el manejo postcosecha; los frutos con un alto contenido de agua y que a menudo tienen una piel muy delgada son altamente susceptibles de sufrir este tipo de daño (Burdon, 1997), como lo es el caso de los frutos de *S. purpurea*, asimismo el estado de maduración en condiciones de almacén también puede ser un factor importante para la perecibilidad de este tipo de frutos, lo cual trae como resultado una calidad pobre del fruto. Como consecuencia podemos decir que el manejo postcosecha es uno de los aspectos que pueden estar limitando la introducción de este frutal en fresco hacia otros mercados. De alguna manera, los productores han tratado de solventar esta problemática cortando los frutos del ciruelo cuando aún no han llegado al punto de madurez de consumo, debido a que cuando esto ocurre la fruta se ablanda, lo que impide su almacenamiento por largo tiempo, con esta práctica se logra almacenar por aproximadamente 3 ó 4 días.

Por otro lado, la importancia de esta especie no solo reside en su valor económico, sino ecológico (valores que son considerados como elementos biológicos y éticos que determinan la calidad de un frutal, Bordeleau *et al.* (2002). Es sabido que el consumo de frutas en zonas bajas tropicales contribuye significativamente a la nutrición (Challenger, 1998); así *S. purpurea* debido a que produce frutos frescos y carnosos en la época seca y calurosa del año es un fruto muypreciado por la fauna silvestre como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), chachalaca (*Ortalis poliocephala*), pecarí (*Pecari tajacu*), coyote (*Canis latrans*), iguana (*Ctenosaura pectinata*), hormiga (*Atta spp.*), entre otros (Mandujano *et al.*, 1994). Algunos de estos animales están preñados durante la fructificación de *S. purpurea*, por lo que son una buena fuente de agua para la

hembra, o bien para el caso de algunas aves (i.e. chachalaca) debido a que la formación de huevo está en proceso en esta época del año.

Los frutos no sólo son atractivos, sino también importantes para la fauna silvestre, sin embargo Mandujano *et al.* (1994) consideran que la disponibilidad del fruto es baja con relación a la posible demanda por la fauna silvestre debido a que la densidad de árboles adultos es en promedio de 7.5 árboles/ha con una productividad de 14.9 kg/ha. Asimismo, las especies que consumen los frutos de *S. purpurea* son dispersores de semillas, pero el éxito de germinación o el establecimiento de agregados de plantas adultas es raro debido a que las semillas no se mantienen lo suficientemente húmedas (Mandujano *et al.* 1994) o a la ocurrencia de aborto de óvulos con registro de 67.5% para ejemplares silvestres y 77.0% para árboles cultivados (Avitia 1996).

La ciruela mexicana, al ser parte de la estructura de producción de huertos familiares (Figura 10) contribuye, por el bajo costo que implican las labores de cultivo, no sólo a la economía familiar, sino también a un sistema en donde el reciclamiento de nutrientes, provee diversos gradientes de luz, una cubierta vegetal que protege el suelo y contribuye (por la hojarasca) al reciclaje de nutrimentos y mantenimiento de la fertilidad. Otra ventaja de *S. purpurea* es que para su cultivo se combina con otras especies que no se traslapan en fenología y fenofases, lo cual se traduce en disponibilidad de alimento humano y para la fauna (Jiménez-Osornio *et al.*, 1999).

Por otro lado, es una especie que puede contribuir a conservar e incrementar la fertilidad del suelo y parte de la diversidad de plantas y animales en proyectos de restauración ecológica y reforestación, especialmente porque es una especie nativa, además de que se puede emplear con diferentes propósitos teniendo en consideración que puede ser una alternativa ecológica (Vázquez-Yanez *et al.*, 1999), además presenta potencial para continuar con su domesticación y que puede llegar a constituir una alternativa para la agricultura de subsistencia de los agrosistemas semiáridos; esta especie presenta características fenológicas, agronómicas y ecológicas favorables para su desarrollo como nuevas especies frutales; entre las que destaca el hecho de que sus frutos maduran durante

la primavera, época del año en que pocos frutos frescos se ofertan en los mercados nacionales e internacionales, además de que prospera en suelos no aptos para la agricultura convencional (suelos pedregosos de baja fertilidad), en donde alcanzan rendimientos comerciales aceptables aun con la aplicación de niveles bajos de energía antropógena.



Figura 10. La ciruela mexicana contribuye a la subsistencia de los pobladores de los sitios en los que se desarrolla esta especie. Traspatio en Paso de Guadalupe, Jalisco (a) y La Huerta, Jalisco (b).

Por otro lado, es también factible su aprovechamiento en condiciones naturales, ya que forman parte de la vegetación nativa con densidades de población que en algunas localidades llegan a estar cercanas a las que se manejan en condición cultivada. De hecho, Challenger (1998) menciona que es frecuente que los parientes silvestres de las plantas cultivadas se encuentren próximas a las áreas de cultivo, este hecho favorece el aumento del acervo genético disponible a las variedades domesticadas.

La importancia de los recursos fitogenéticos, particularmente en países en vías de desarrollo, reside en la dependencia alimentaria, medicinal, como recurso maderable, ornamental, entre otros, hacia estos recursos. La utilización de las plantas requiere el conocimiento de sus propiedades nutritivas, terapéuticas, tóxicas, así como el desarrollo de técnicas de recolección, siembra, y de procesos relacionados con la domesticación encaminados a obtener control y mayor productividad. De igual manera la conservación de alimentos y obtención de productos derivados de las plantas ha jugado un papel importante en el aprovechamiento de las mismas (Brintnall y Conner, 1995; Aréchiga y Beyer, 1999). Sin embargo, para hacer uso exitoso de las especies nativas es necesario realizar la caracterización de las especies, como la distribución, fenología, aspectos ecofisiológicos, datos de cultivo y propagación, entre otros (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999).

La sustitución de cultivos tradicionales por los introducidos no sólo amenaza la supervivencia de las especies y variedades locales y el abandono de los métodos tradicionales de cultivo, el cambio de uso del suelo provoca un decrecimiento en la calidad del suelo con la consecuente disminución en los rendimientos en la producción y por ende menor ganancia económica (Challenger, 1998). A pesar que el establecimiento de cultivos de especies introducidas es relativamente reciente (un poco más de 50 años) el éxito de estas especies ha sido grande (Pérez-González, 1997); sin embargo, el establecimiento de estos cultivos (i.e. manzano, peral, duraznero, ciruelo japonés, entre otros) conlleva la aplicación de energía antropogénica alta, ya que a pesar de que se consigna que en América existen zonas con potencial para el cultivo de estas especies, lo cierto es que el manejo de estos cultivos implica protección fitosanitaria, fertilización, poda, mano de obra, etcétera, para lograr rendimientos aceptables (Fischer, 1992; Niegel, 1992; Silva, 1992). La introducción de frutales caducifolios de tipo templado en condiciones cálidas implica el conocimiento de etapas fenológicas para poder llevar a cabo un manejo integral que se vea reflejado en la productividad (Williams y Cifuentes, 1992), así, aunque los valores de calidad de un fruto sean de tipo genético, también es importante considerar que entre los

factores precosecha que más impacto tienen en la calidad del fruto son el clima, suelo y prácticas de manejo (Bordeleau *et al.*, 2002).

Conclusiones

1. Los tres agroecosistemas tienen similitud en cuanto al uso, manejo e importancia económica; sin embargo albergan a diferentes variedades de ciruela mexicana en cada uno de ellos, siendo más apreciadas las variedades rojas en la Zona de la Costa, en donde además tiene especial importancia para la alimentación de la fauna. La Zona de la Barranca las variedades más apreciadas son las de color amarillo y el tamaño es importante pero lo es aún más el sabor, como se demuestra en la variedad Huentiteca que aunque es de menor tamaño que la mayoría de las variedades tiene importante valor económico por su sabor. En la Zona Norte se aprecian tanto las variedades rojas como amarillas, sin embargo fue el único agroecosistema en el que el fruto es conservado seco, siendo esta una actividad económica importante para la zona en cuestión.
2. Las variedades cultivadas de ciruela mexicana tienen una mejor calidad en cuanto a tamaño, pH, contenido de azúcares y contenido de proteínas, comparado con otras especies frutales que se cultivan en México y otros países del mundo.
3. En el Occidente de México la ciruela mexicana está en etapa de domesticación temprana debido a que el proceso se encuentra en la selección de fenotipos sobresalientes, y el desarrollo inicial de técnicas de manejo orientadas a incrementar su productividad.

ECOFISIOLOGIA DE *Spondias purpurea* L.

Introducción

El término “eco-fisiología” fue acuñado por Eckardt en 1962, y la definió como una ciencia que “se ocupa de todas las relaciones entre los seres vivos y su ambiente físico y biótico” (Lüttge, 1997). La ecofisiología no solamente estudia las características adaptativas estructurales y funcionales que vinculan la planta o el animal individual a su ambiente específico. La ecofisiología aplica los métodos de la fisiología vegetal a los problemas de ecología, y tiene como propósito principal el estudio de cómo las plantas se desarrollan en su ambiente natural (Salisbury y Ross, 1992), y todas las formas de transferencia y transformación de energía y masa conectadas con la dinámica del ecosistema” (Wickens, 1998), y tiene como objetivo principal responder preguntas ecológicas acerca del control del crecimiento, reproducción, supervivencia, abundancia, y distribución geográfica de plantas conforme esos procesos son afectados por las interacciones entre plantas con su ambiente físico, químico y biótico (Lambers *et al.*, 1998).

De esta manera, la ecofisiología estudia particularmente las respuestas de la planta al ambiente físico (i.e. radiación, temperatura, viento, fuego), agua en el continuo suelo-atmósfera, fotosíntesis, respuesta a los ambientes químicos y biológicos (i.e. química del suelo, salinidad, nutrición nitrogenada, interacciones planta-planta, e interacciones planta-animal) (Salisbury y Ross, 1992). Con esto se trata de comprender cómo en las poblaciones naturales o en sistemas agrícolas, una especie individual o una población no pueden llevar a cabo todas sus capacidades fundamentales. Esto porque los factores bióticos del ambiente, como los competidores, herbívoros, o parásitos limitan la adquisición de recursos. Además, no todas las combinaciones de disponibilidad de recursos están presentes en el ambiente, restringiendo a la población de ocupar todas las combinaciones de recursos disponibles posibles (Orcutt y Nilsen, 2000).

Algunos autores como Lüttge (1997) señalan que la ecofisiología permite la interacción recíproca entre el trabajo del campo y el laboratorio, lo cual conduce a

un creciente entendimiento de las bases bioquímicas y moleculares de las adaptaciones ecológicas. Considera también que la plasticidad fisiológica fenotípica es importante en mecanismos de las adaptaciones ecológicas y puede estar involucrada en los mecanismos de generación del mantenimiento de la diversidad florística y de la fauna en los ecosistemas.

Por otro lado, la ecofisiología vegetal le ha asignado un énfasis particular a realizar estudios en condiciones relativamente extremas (i.e. sequía, temperaturas altas y bajas, salinidad, competencia, herbivoría, daños por parásitos), con el fin de estudiar los mecanismos que operan en la planta en respuesta a estrés biótico y abiótico (Orcutt y Nilsen, 2000). En los años recientes la ecofisiología vegetal se ha movido hacia una asociación cercana con la biología de poblaciones y procesos del ecosistema, y muchos estudios recientes están dirigidos a evaluar la respuesta de la planta completa a los cambios globales del ambiente, particularmente el aumento de la concentración de CO₂ (Bazzaz, 1998), y al estudio de la regulación molecular de sendas fisiológicas y en los procesos de transducción de señales que sirven de interfase entre el ambiente y el genoma. La divergencia entre la ecofisiología vegetal y la fisiología vegetal ha reducido las interacciones entre ellas de tal manera que algunas de las investigaciones sobre la regulación molecular del crecimiento y el desarrollo es exclusivamente hecho a los niveles subcelulares y es difícil de interpretar la respuesta al nivel de planta completa. Además, algunas de las investigaciones en la interfase de la respuesta completa de la planta con los procesos del ecosistema pueden grandemente ser mejoradas si se entienden los procesos genéticos y moleculares que regulan la respuesta de la planta completa. La interacción de estos dos campos es uno de los objetivos de la ecofisiología moderna.

Para Fitter y Hay (2002), la ecofisiología es la fisiología de la planta completa, y consideran que la ecofisiología es en efecto la fisiología de la adaptación, y la adaptación es un fenómeno evolutivo, en el cual el organismo es por si mismo el nivel clave de organización. La ecofisiología, por lo tanto, involucra la consideración de patrones óptimos de respuesta que son por definición adaptativos. La operación de cualquier proceso fisiológico requiere de recursos,

que puede ser carbono para la respiración o nitrógeno para construir enzimas, fósforo para nucleótidos o transducción de energía o agua para el transporte de materiales. La selección actúa en las plantas con relación a esos recursos a través de dos sendas, en términos de la cantidad de recursos que la planta adquiere del ambiente, y la senda a través de la cual usa estos recursos. Por ejemplo, el crecimiento de una planta debajo de un dosel foliar está restringido por la baja disponibilidad de luz, y como consecuencia se refleja en la baja cantidad de carbono que se puede fijar a través de la fotosíntesis. Comúnmente, la adecuación a un ambiente de baja luminosidad puede dar como resultado el desarrollo de mecanismos que incrementen la eficiencia cuántica (absorción de luz) y patrones de asignación de carbono y nitrógeno destinados al aumento de la masa de pigmentos fotosintéticos que incrementen la intersección de la radiación solar. Algunas plantas extremas de sombra de selvas tropicales lluviosas tienen propiedades foliares particulares que aumentan la absorción de fotones, y parece ser razonable proponer que éstos han sido seleccionados precisamente como resultado de esta condición ambiental. Una respuesta más general a baja irradiación, es un incremento en la distribución de biomasa a las hojas en lugar de a las raíces, justo como lo hacen plantas que crecen en suelos con deficiencia de nutrientes minerales o muy secos, que muestran patrones de asignación opuestos (Fitter y Hay, 2002).

Existe información sobre aspectos botánicos, ecológicos y de manejo de *S. purpurea*, pero hasta donde tenemos conocimiento no hay estudios fisiológicos y ecofisiológicos, lo cual fue realizado recientemente por Vázquez-Yanes *et al.* (1999), no obstante que *S. purpurea* es considerada como una especie forestal propicia para la restauración ecológica y la reforestación, debido a que reúne los criterios básicos para ser considerada como planta valiosa para estos fines, ya que es de fácil propagación (vegetativa), resiste condiciones limitantes (i.e. como suelos con baja fertilidad y sequía), tiene rápido crecimiento vegetativo, y además tiene diversos usos, como partes reproductivas comestibles, alimento para ganado, madera para construcción, entre otros. Los estudios de ecofisiología son de gran utilidad, particularmente porque permiten por un lado estudiar el grado de

plasticidad fenotípica y por otro lado el papel que este tipo de árboles puede jugar a mediano y largo plazo en respuesta a los cambios globales del ambiente como el cambio climático, en particular el incremento global de CO₂.

En este apartado se presentan en forma de dos artículos publicados en revistas indizadas, los resultados de estudios ecofisiológicos realizados en dos poblaciones cultivadas de *S. purpurea* en la Barranca de Huentitán, Jalisco. El primero de estos trabajos se llevó a cabo en una población cultivada en la localidad de Paso de Guadalupe, Municipio de Ixtlahuacán del Río, y en San Francisco de Ixcatán, Jalisco. En la primera localidad se estudió la relación entre factores climáticos y la ocurrencia de las fenofases vegetativas y reproductivas, y la plasticidad anatómica y fisiológica del dosel de *S. purpurea* a variaciones de la intensidad luminosa en diferentes posiciones cardinales y profundidades del dosel de árboles maduros. En la segunda localidad, se estudió la variación en la actividad fotosintética durante el verano, con énfasis en la relación entre variables climáticas y la edad de la hoja en la eficiencia fotosintética de árboles maduros de *S. purpurea*.

Objetivos

1. Realizar una caracterización ecofisiológica de *S. purpurea* en su ambiente natural con énfasis en su capacidad de captura de carbono y el grado de plasticidad estructural y fisiológica.
 - a. Registrar el tiempo de ocurrencia de fenofases vegetativa y reproductiva de *S. purpurea*, y su relación con el ambiente físico.
 - b. Evaluar el efecto de factores físicos del ambiente en la asimilación instantánea y diurna de carbono.
 - c. Evaluar la plasticidad estructural y fisiológica de *S. purpurea* al ambiente físico.

PHENOLOGY, GROWTH, AND RESPONSE TO LIGHT OF CIRUELA MEXICANA (*SPONDIAS PURPUREA* L., ANACARDIACEAE)¹

EULOGIO PIMENTA-BARRIOS AND BLANCA C. RAMÍREZ-HERNÁNDEZ

Pimenta-Barrios, Eulogio and Blanca Catalina Ramírez-Hernández. (Departamento de Ecología. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara, Apartado Postal 39-82, Las Agujas, Zapopan, Jalisco, Mexico 44410). PHENOLOGY, GROWTH, AND RESPONSE TO LIGHT OF CIRUELA MEXICANA (*SPONDIAS PURPUREA* L., ANACARDIACEAE). *Economic Botany* 57(4):481–490, 2003. The phenology of vegetative and reproductive patterns, shoot growth, and the physiological and anatomical plasticity of leaves of ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) exposed to different ranges of light are described. Flower and fruit production occur during the dry season. Shoot elongation occurs during late spring and summer. Growth rates of *S. purpurea* are similar to the rates reported for fast growing plants, when growing on rocky slopes in shallow infertile soils. Leaves exposed to the highest photosynthetic photon flux (PPF) had a thicker mesophyll than leaves that developed under the shade. Midday depression of photosynthesis was observed for *S. purpurea*. The reduction in the rates of net CO₂ uptake was related to high temperatures, high PPF, and increased leaf starch content. Plasticity in physiological and anatomical traits as observed in *S. purpurea* may be advantageous in the low-resource rocky environments where it grows.

FENOLOGÍA, CRECIMIENTO, Y RESPUESTA A LA LUZ EN CIRUELA MEXICANA (*SPONDIAS PURPUREA* L., ANACARDIACEAE). En este trabajo se estudió el tiempo de ocurrencia del desarrollo reproductivo y vegetativo, crecimiento de ramas y la plasticidad anatómica y fisiológica de las hojas de ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) expuestas a diferentes rangos de luz. La floración y fructificación ocurren durante la época seca del año. La elongación de las ramas ocurre al final de la primavera y durante el verano. Las tasas de crecimiento de *S. purpurea* son similares a las registrados para plantas de rápido crecimiento, no obstante que crece en pendientes pronunciadas y en suelos someros de baja fertilidad. Las hojas expuestas a altos niveles de flujo fotónico fotosintético (PPF) mostraron un mesófilo más grueso que las que se desarrollaron bajo la sombra. Se registró descenso de la fotosíntesis durante el mediodía, así como una reducción en los valores de asimilación neta de CO₂ la cual fue relacionada con altas temperaturas, niveles altos de PPF y un incremento en el contenido foliar de almidón. La plasticidad anatómica y fisiológica que presenta *S. purpurea*, podría ser una ventaja en ambientes rocosos con baja disponibilidad de recursos, donde comúnmente crece esta especie.

Key Words: Anacardiaceae; *Spondias*; subtropical climate; phenology; growth; gas exchange; leaf anatomy.

The semiarid subtropical regions of western central Mexico host a great diversity of woody perennial plants that have been long important in subsistence agriculture and forestry. Among these plants, particular attention has been paid to deciduous trees as ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) that produce edible fruits, and can be used for reforestation and ecological restoration (Avitia 1996; Vazquez-Yanes et al. 1999). The use of this tree dates back to the Prehispanic cultures (Benitez 1986; De Acosta 1985), when the fruits were gathered from wild trees that are

part of the low deciduous forest (Rzedowski 1978). In recent times, the inhabitants of the semiarid subtropical and tropical regions of Mexico started the cultivation of *S. purpurea* in small-scale orchards (Avitia 1996; Pennington and Sarukhan 1998). Historical information related to agriculture in western central Mexico indicates that at the end of the 19th century the ciruela mexicana was one of the most important fruit crops in the state of Jalisco (Aldana 1986). However, during the 20th century the native fruit crops were displaced by introduced fruit crops (e.g., apple, mango). At the end of the last century, the markets began paying attention to new fruit crops whose cultivation was feasible using

¹ Received 03 August 2000; accepted 19 September 2002.

relatively low inputs of anthropogenic energy. In addition, ciruela mexicana presents an outstanding horticultural trait, the fruit ripen during the spring, time of the year when other fruit crops do not produce fruits, hence the fruits reach relatively high prices in local markets. These characteristics increase the economic viability of small fruit plantations in the subsistence agriculture and its acceptance by farmers for the use of this tree for reforestation of degraded lands. Biological information, particularly its ecophysiological aspects (Vazquez-Yanes et al. 1999), on *S. purpurea* is scarce, so we addressed its phenology, anatomy, and physiology with emphasis on the plasticity of leaf characteristics and photosynthesis in response to natural changes of light levels, and temperature.

MATERIALS AND METHODS

PLANT AND SITE DESCRIPTIONS

Ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) belongs to the family Anacardiaceae tribe Spondiaceae, which has approximately 17 genera. *Spondias* is one of the most important genera of the tribe and native to the low deciduous forest of both the tropical and subtropical environments of Mexico (Avitia 1996; Pennington and Sarukhan 1998). *Spondias purpurea* is a small deciduous tree, growing to 3 m tall, with a well-defined trunk and numerous branches. The flowers develop from lateral buds on the 1-year-old shoots. Blooming occurs in January and February; fruits ripen from late April to early June. The fruit is a small from elliptic to ellipsoidal drupe (12–28 g). Common skin colors are yellow and red; the mesocarp is juicy, with a sweet acid taste (Avitia 1996; Castro 1977; Pennington and Sarukhan 1998). There is a single stony seed in each fruit, although the seed may be frequently empty because the fertilized embryo sac does not always develop (Avitia 1996).

The study was performed in a subtropical area of Paso de Guadalupe, municipality of Ixtlahuacan del Rio, Jalisco, Mexico, located at 40 km northeast of Guadalajara, Jalisco, Mexico at 103°19'42"N, 20°50'29"W, elevation 819 m. This is one of the important cultivation regions of *S. purpurea* in Jalisco, where approximately 60 ha are under cultivation. Both wild and cultivated populations grow on rocky slopes in shallow, infertile soils (Castro 1977) classified as regosols, with a slightly alkaline pH (Galvan 1988; Rzedowski 1978).

PHENOLOGY, SHOOT GROWTH, AND ENVIRONMENTAL DATA

The times of initiation of the main vegetative (shoot elongation, leaf development and abscission) and reproductive phenophases (flowering and fruit development) were observed monthly in 20 mature 25-year old trees. Monthly shoot growth measurements started at the time of bud break in April, 1997, and ending in October 1, 1997; two shoots for each experimental tree were used in the observations. The photosynthetic photon flux (PPF, wavelengths of 400 to 700 nm) was measured monthly, approximately each hour from early morning to late afternoon with a LI-190S quantum sensor (Li-Cor, Lincoln, Nebraska) in an open field and at three canopy positions (top, middle, and basal one-thirds of the plant height) in each of the cardinal directions. These data are presented as mean daily values in a horizontal plane. Soil water content was determined for ten soil samples that were collected monthly from the center of the root zone, a depth of 15 cm, and dried at 80°C until no further weight loss occurred (generally within 72 h). Data are expressed as percent water content: [(fresh mass – dry mass)/ dry mass] × 100 (Torres 1984). Daily air temperatures and rainfall were obtained from an official weather station maintained by the Comision Nacional del Agua.

ANATOMICAL OBSERVATIONS

For the study on the effects of PPF on foliar anatomy (see Table 1), the incident PPF at different canopy and cardinal positions in 20 mature trees were determined for August 1997. Three canopy positions were recognized: (1) shaded (PPF 0 to 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); (2) partially shaded (PPF 701–1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); and (3) fully exposed leaves (PPF 1401 to 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Physiological mature leaves were collected from these positions and immediately fixed in formalin:acetic acid:ethanol (FAA, 10:5:85), further dehydrated in a tertiary butyl alcohol series, and embedded in Paraplast Plus (Jensen 1962). Sections 10 μm thick were cut and stained with safranin and fast green; the thickness of the cuticle, spongy parenchyma, and palisade parenchyma were measured. Stomatal frequency was determined using epidermal prints made with colorless nail polish. The

TABLE 1. VARIATION IN LEAF ANATOMY TRAITS IN RESPONSE TO DIFFERENT RANGES OF PHOTOSYNTHETIC PHOTON FLUX (PPF) FOR *SPONDIAS PURPUREA* L.

PPF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Leaf thickness (μm)	Anatomical characteristics				
		Parenchyma thickness (μm)		Cuticle thickness (μm)		Stomatal frequency (stomata/ mm^2)
		Palisade	Spongy	Adaxial	Abaxial	
0–700	128 c*	52 c	72 b	2.4 b	1.7 b	622 a
701–1400	177 b	77 b	95 a	3.2 a	1.9 a	518 b
1401–2000	191 a	117 a	71 b	2.0 b	1.5 b	576 a

* Means followed by the same letter are not statistically different (Tukey's test at $P = 0.05$).

anatomical observations were realized using a Zeiss compound microscope.

MEASURE OF COLONIZATION OF ROOTS BY VESICULAR ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI

For measurements of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (VAM-fungi), fine rain-induced roots were collected at the end of summer 2001, fixed in FAA, and cut into 1.5 cm segments. The segments were washed, cleared in 10% (w/w) KOH, and stained with trypan blue (Phillips and Hayman 1970). Stained segments were mounted on slides, and the percentage of root length containing hyphae, vesicles and arbuscules was assessed following the magnified intersection method (McGonigle et al. 1990) using a Zeiss compound microscope.

PHYSIOLOGICAL OBSERVATIONS

Measurements of gas exchange were made in the middle of the summer (August 6, 1997), for 20 mature, 25 year-old plants. Net CO_2 uptake and intercellular CO_2 mole fraction were measured each hour, starting 30 min after sunrise and ending 30 min before sunset (from 7 to 19 h), with a Li-Cor 6200 photosynthetic system equipped with a 0.25 L chamber. Gas exchange was measured for leaves chosen randomly at different canopy positions and then grouped into four ranges of PPF (0–500, 501–1000, 1001–1500, and 1501–2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

While the gas exchange was being measured, leaves were collected from different positions for the analysis of starch and chlorophyll content. The leaves were immediately frozen on dry ice. To determine the starch content, the leaves were oven-dried at 80°C until they reached a constant weight (3 days), then were ground to a fine powder with a coffee blender, and further ex-

tracted three times with 5 mL of (v/v, 2 chloroform : 1 methanol). After centrifugation (2000 g, 5 min) the supernatant was discarded, and the pellet saved. The pellet was extracted three times with 10 mL of (v/v/v, 12 methanol : 5 chloroform : 3 water) and then twice with 10 mL of distilled water. After a second centrifugation (2000 g, 5 min) the insoluble fraction was boiled for 2 h in 2 mL of distilled water; 4 mL of 50 mM sodium acetate (pH 4.5), containing 50 units of amyloglucosidase to hydrolyze the starch before the glucose determination (Haissing and Dickson 1979).

For chlorophyll, 2 g of fresh leaf tissue was ground in a cold mortar with 8 mL of 80% acetone. The extract was centrifuged to 12 000 g for 10 min, and the supernatant collected. The precipitate was re-extracted in 80% acetone, and centrifuged as before. The two supernatants were combined in order to determine the chlorophyll content, measuring absorbance at 663 nm and 645 nm (Bruinsma 1961).

RESULTS AND DISCUSSION

Monthly means of daily temperature extremes varied from -2 to 19°C at night and from 34 to 42°C during the day (Fig. 1a). Total rainfall during one-year observation period was 1003 mm (Fig. 1a). The soil water content ranged from 5% in February to 35% in July (Fig. 1b). Shoot extension for *S. purpurea* occurred mainly in the spring and summer, April through September (Fig. 1c). Flowering started early January, ending in early February. Fruit development started at the middle of February, and fruit ripening started late March, ending in early June (Fig. 1c). Differences in the timing of vegetative and reproductive phases in the tropical dry forest are often associated with soil moisture and rainfall patterns. For the majority of the temperate de-

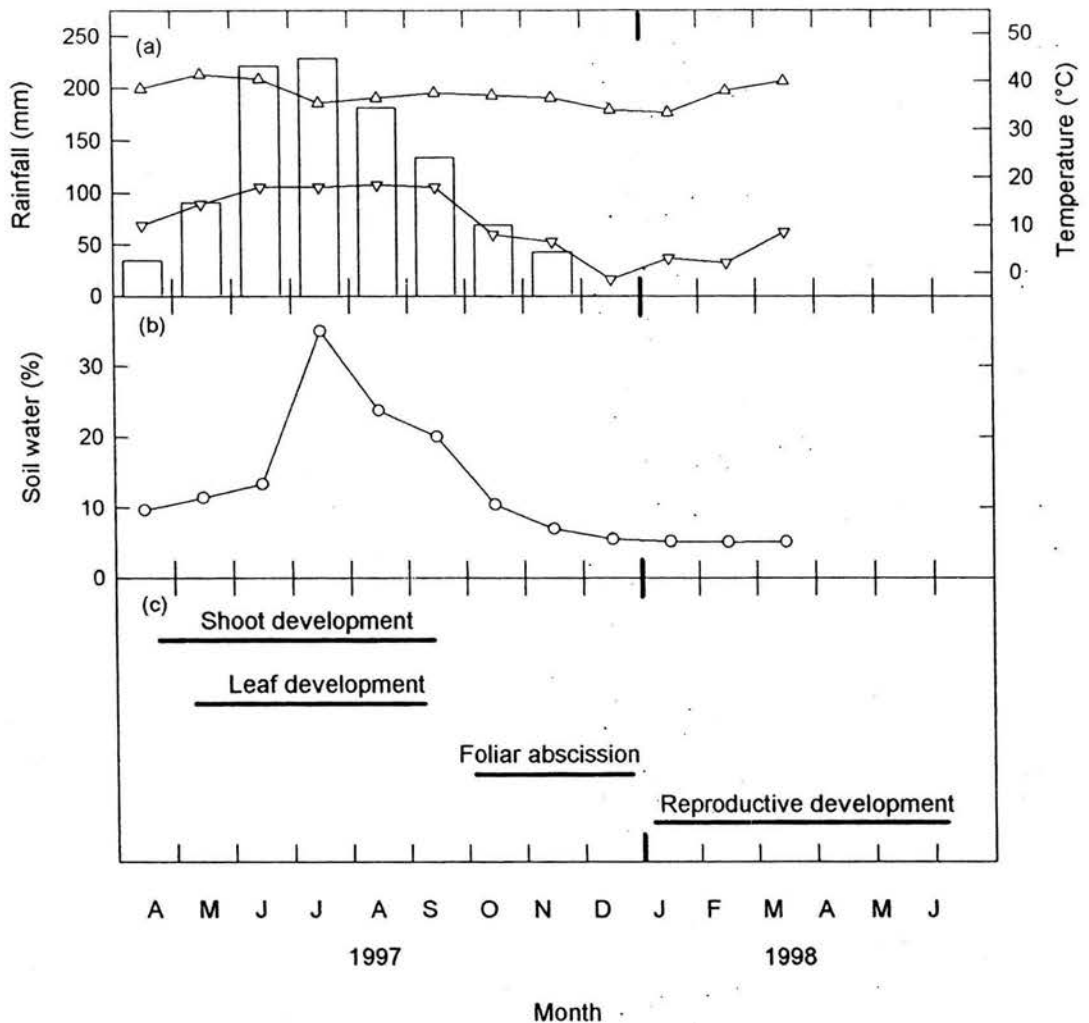


Fig. 1a-c. Environmental factors at Paso de Guadalupe, Jalisco, Mexico: **a.** Total monthly rainfall (bars), daily minimum (∇) and maximum (Δ) air temperature. **b.** Soil water content. **c.** Phenological stages of ciruela mexicana.

ciduous trees, the reproductive phases occur in the wet season (Holbrook, Whitbeck, and Mooney 1995). For *S. purpurea*, however, bud break of vegetative shoots and flower development occur during the dry season, suggesting that other environmental factors, including temperature, act as the environmental cue (Frankie, Baker, and Opler 1974). It behaves similarly to other trees of the dry tropical regions; whose flowering and fruiting coincide with the dry season and whose vegetative growth is not initiated until flowering ceases (Jansen 1967). Neither shoot growth nor leaf development for *S. purpurea* coincide with reproductive growth, as happens in

most of the conventional domesticated fruit crops (Ryugo 1988).

The rate of extension of vegetative shoots of *S. purpurea* was 0.26 cm day^{-1} , a rate similar to that of common for fast growing plants that develop in high-resource environments, that are more plastic for some traits, such a photosynthetic characteristic (Grime and Hunt 1975; Lambers, Chapin, and Pons 1998). On the other hand, plants with low growth rates are common in nutrient-deficient habitats are morphologically and physiologically less plastic (Grime and Hunt 1975), and usually require lower nutrient supplies to maintain optimal growth (Loechle 1988;

TABLE 2. RELATIONSHIPS BETWEEN LIGHT REGIMES WITH HIGHEST RATES OF INSTANTANEOUS CO₂ UPTAKE, AND TOTAL DIURNAL NET CO₂ UPTAKE FOR *SPONDIAS PURPUREA* L., STUDY SITE AT PASO DE GUADALUPE, JALISCO, MEXICO, AUGUST 6, 1977.

Light regimes ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Highest rates of instantaneous CO ₂ uptake ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Total diurnal net CO ₂ uptake (mol m^{-2})
0–500	15.4 a*	314.5 a
501–1000	18.6 a	589 b
1001–1500	26.6 b	784.5 c
1501–2000	27.1 b	790.5 d

* Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey $P = 0.01$).

Robinson 1991). The ciruela mexicana may be considered a fast growing plant, even though it grows on rocky slopes in shallow, infertile soils.

Plants growing in infertile rocky environments often enhances nutrient intake through mycorrhizal association (Aerts and Chapin 2000; Chapin 1980). We found evidence that the roots of *S. purpurea* were colonized by VAM-fungi. The total root length colonized was 44.3%. Hyphae were more common (44.3%) than arbuscules (9.1%) and vesicles (0.49%). Experimental evidence (Merryweather and Fitter 1996; Schachtman, Reid and Ayling 1998) indicate that mycorrhizal symbiosis influences plant growth by promoting the absorption of P mainly.

In situ daily carbon gain measurements provide information on how environmental factors affect net CO₂ uptake, nevertheless, few studies integrated the values of net CO₂ uptake during the day. Most of the studies on photosynthesis particularly for C₃ and C₄ plants, report instantaneous rates of net CO₂ uptake only (Nobel 1991). Direct *in situ* measurements of daily carbon gain for tropical forest species *in situ* are scarce (Zotz and Winter 1996). In our work we recorded the values of diurnal net CO₂ uptake. As expected, the highest rates of instantaneous and diurnal net CO₂ uptake were observed in the highest light intensity (Table 2) and are relatively high compared with other tropical trees (Lüttge 1997; Mulkey, Chazdon, and Smith 1996).

Our observations revealed that ciruela mexicana is highly responsive to PPF levels below 500 and approaches saturation above 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2). A high percentage (77%) of leaves exposed to low levels of PPF (<500

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) showed net CO₂ assimilation below 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of PPF, whereas 77% of leaves exposed to the highest levels of PPF (1000–2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) showed net carbon gain at higher light levels. Regression analysis (Fig. 2) revealed a significant positive relationship between CO₂ uptake and PPF ($r^2 = 0.43$, $P = 0.01$).

Instantaneous rates of net CO₂ uptake for fully exposed leaves varied from 7 to 35 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2), indicating that high light availability does not guarantee that exposed leaves have high rates of net CO₂ uptake. This variability suggested that factors other than light limit photosynthesis. It has been observed that low leaf conductance caused by drought or high air temperatures commonly limits photosynthesis in other species (Cowan 1995; Körner 1995; Kozłowski, Kramer and Pallardy 1991).

The rates of net CO₂ uptake increased with increasing PPF in the morning and then decreased just before noon (Fig. 3a, b). A midday depression has been commonly reported for trees growing in tropical forest (Chazdon et al. 1996; Lüttge 1997), and in Mediterranean climates (Pathre et al. 1998). This reduction may be due to several causes including high temperatures (>30°C), leading to stomatal closure (Cowan 1995; Sinclair and Allen 1982), and long periods of high PPF, that causes photoinhibitory damage to photosystems, particularly PSII (Pathre et al. 1998). Both high temperatures and high levels of PPF regularly prevailed from 11 to 17 h at the study site. Another possible cause of midday depression might be a feedback inhibition by carbohydrates. Our work reveals that the maximal content of starch occurred after the maximal peak of net CO₂ uptake (Fig. 3c). Feedback inhibition by starch, as reported by Nakano, Makino and Mae (1997), may help to account for the decreased rate of net CO₂ uptake in early afternoon (Fig. 3b).

Both shaded and fully exposed leaves of ciruela mexicana showed low and high rates of instantaneous net CO₂ uptake (Fig. 2) indicating plasticity to light availability. Some shaded leaves (exposed to <500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) had instantaneous rates above 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, in contrast with other species such as *Anacardium excelsum* (Zotz and Winter 1996) and *Pinus silvestris* (Hällgren, Lundmark and Strand 1990) which had rates of assimilation under low levels of light (<400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), from 4.0 to 8.0

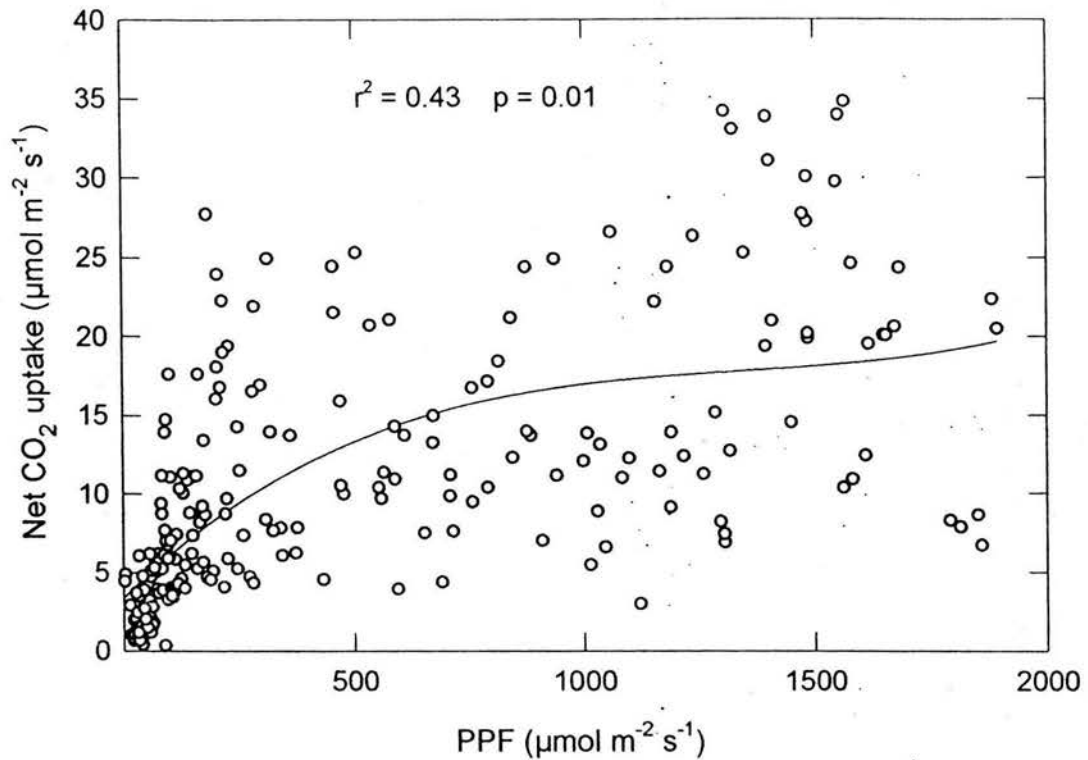


Fig. 2. Scatter diagram of instantaneous rates of net CO₂ uptake for ciruela mexicana and photosynthetic photon flux (PPF), at Paso de Guadalupe, Jalisco, August 6, 1997 (n = 226).

μmol m⁻² s⁻¹, respectively. Other physiological evidence of plasticity in ciruela mexicana was the reduction of internal CO₂ concentration and chlorophyll content concomitant with the increase of light availability (Fig. 4b, c). Reduction of chlorophyll with an increase in PPF has also been observed in other species (Lüttge 1997; Pearcy and Sims 1994; Rôças, Franca, and Rubio 1997).

Shaded leaves tend to have a much greater ratio of light harvesting chlorophyll to stroma enzymes than do leaves that have developed in full sunlight. This is accompanied by a high light-harvesting capacity in relation to photosynthetic capacity (Björkman and Demming-Adams 1995; Lambers, Chapin, and Pons 1998; Pearcy and Sims 1994). In *Acer saccharum*, an increase in leaf chlorophyll content in shade leaves suggested plasticity of N investment to light-harvesting capacity (Ellsworth and Reich 1993; Lambers, Chapin, and Pons 1998; Mulkey and Wright 1996). Because plants may experiment a significant increase in PPF in minutes to hours, they have evolved the capacity for a trade-off

between maximizing light interception for photosynthesis and minimizing the potential for damage arising from the over-excitation of the photosynthetic apparatus. In nature, plants show an array of responses to excess light, and when a steep increase in light occurs on the time-scale of hours, plants respond by decreasing bulk pigment because of photo-oxidation (Long, Humphries, and Falkowski 1994). This response can explain the low concentration of chlorophyll observed in sun leaves compared with shadow leaves (Fig. 4).

Ciruela mexicana also showed morphological plasticity in foliar organs developing in different canopy positions, as observed in *Ambrosia cordifolia* (Mott and Michaelson 1991), and *Alchornea triplinervia* (Rôças, Franca, and Rubio 1997) growing in tropical environments. Fully exposed leaves that developed under the highest light intensity (1401–2000 μmol m⁻² s⁻¹) were thicker than leaves that developed under the shade of the canopy (0–700 μmol m⁻² s⁻¹). The greater thickness of the exposed leaves reflected an increase in the number of palisade layers

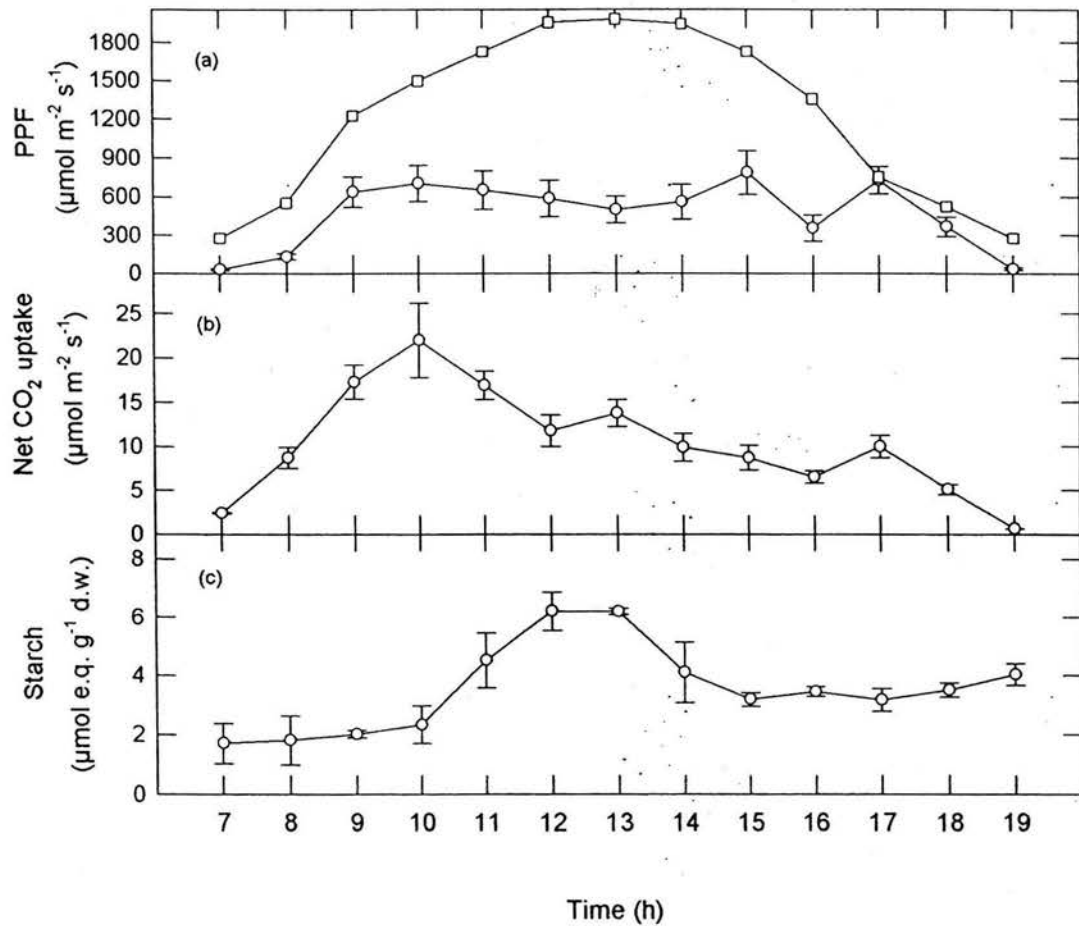


Fig. 3. a. Mean photosynthetic photon flux (PPF) in an open field (□) and within the plant canopy (○). b. Instantaneous net CO₂ uptake rates. c. Leaf starch content (c) for ciruela mexicana, at the study site at Paso de Guadalupe, Jalisco, August 1997. Data are means ± standard error (n = 15 measurements for PPF under the canopy; n = 20 plants for net CO₂ uptake; n = 20 plants for starch).

from one to two, leading to thicker palisade region (Table 1), consistent with sun versus shade leaves of *S. purpurea* (Torres and Jauregui 1999) and for other species (Kamaluddini and Grace 1992; Lambers, Chapin, and Pons 1998; Salisbury and Ross 1992). The spongy parenchyma and the cuticular thickness were relatively unaffected by the exposure to different PPF levels (Table 1). Commonly the development of spongy parenchyma is not affected by changes in light levels, although cuticular thickness tends to increase with increasing light (Lambers, Chapin, and Pons 1998).

Shade leaves commonly have lower stomatal frequencies than sun leaves (Lambers, Chapin, and Pons 1998; Salisbury and Ross 1992; Zotz and Winter 1996). Our observations does not co-

incide with that observation because since leaves of ciruela mexicana exposed to low levels of light showed highest values of stomatal frequency (622 stomata per mm²), than leaves exposed to intermediate levels (518 stomata per mm²), and highest levels of incident light (576 stomata per mm²) (Table 1). The stomatal frequency for ciruela mexicana is relatively high compared with other deciduous temperate trees (Ryugo 1988), but is similar to the values for trees growing in tropical and subtropical environments (e.g., *Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg, *Citrus sinensis* Osbeck; Bolhàr-Nordenkamp and Draxler 1993) and species growing in wet environments (Rôças, Franca, and Rubio 1997).

The capacity to adjust morphology and phys-

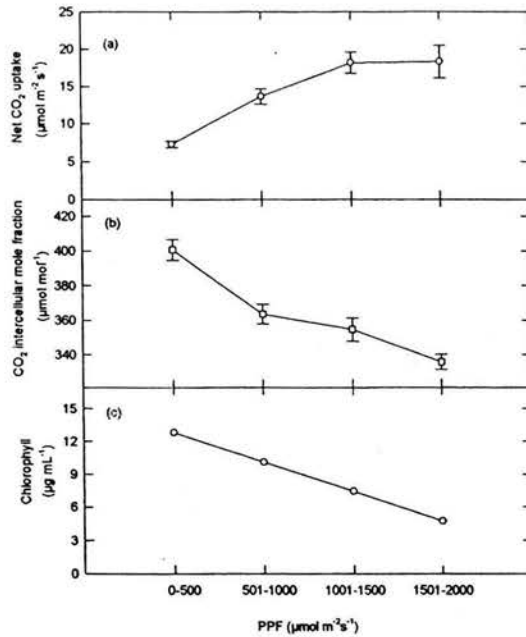


Fig. 4. Relationships between different ranges of incident photosynthetic photon flux (PPF) and rates of CO₂ uptake (a), intercellular CO₂ mole fraction averaged over a 12 h period (b) and total chlorophyll content (c) for *Spondias purpurea* L. on August 1997 at Paso de Guadalupe, Jalisco, Mexico. Data are means \pm standard error (n = 20 plants).

iology to resource availability, as is the case of soil nutrients and light, is a common feature in plants with a high degree of plasticity (Aerts and Chapin 2000; Arntz and Delph 2001; Lambers, Chapin, and Pons 1998; Ryser and Eek 2000). The capacity for acclimation to light for *S. purpurea* was expressed both at the structural and physiological level; leaf thickness, rates of instantaneous CO₂ uptake, chlorophyll content and stomatal conductance vary according with the availability of light, as occur in other tropical understory plants (Chazdon et al. 1996).

The physiological and anatomical plasticity observed in *S. purpurea* are relevant indicators of ecological plasticity (Lambers, Chapin, and Pons 1998; Rôças, Franca, and Rubio 1997; Rôças, Scarano, and Barros 2001) and may help to explain the wide natural geographical distribution of *S. purpurea*. In addition, high plasticity in physiological and anatomical traits might be advantageous in the low resources environments where *S. purpurea* grows. Other species of *Spondias* also show high plasticity to variation in levels of precipitation. For instance *S. tuber-*

osa grows satisfactorily in environments in which annual rainfall varies from 400 to 1600 mm (Epstein 1998).

ACKNOWLEDGMENTS

This research was financially supported by the Universidad de Guadalajara (grant UDG-98-15-01) and the Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP-SEP). We thank Park S. Nobel, Mollie Harker, and María Eugenia González del Castillo Aranda for the valuable comments on the manuscript, and Julia Zañudo-Hernández and Alejandro Domínguez de la Torre for field and laboratory assistance.

LITERATURE CITED

- Aerts, R., and F. S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Pages 1-67 in H. A. Fitter and D. G. Raffaelli, eds. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, San Diego, California.
- Aldana, R. M. 1986. El campo Jalisciense durante el Porfiriato. Instituto de Ciencias Sociales, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Mexico.
- Arntz, A. M., and L. F. Delph. 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia* 127: 455-467.
- Avitia, G. E. 1996. Anatomía precigótica y postcigótica en relación al aborto de óvulos y semillas en *Spondias purpurea* L. Unpublished doctoral thesis, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Mexico.
- Benitez, F. 1986. La ruta de Hernan Cortes. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Björkman, O., and B. Demming-Adams. 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. Pages 17-47 in E. D. Schulze and M. M. Caldwell, eds., *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer Verlag, New York.
- Bolhär-Nordenkamp, H. R., and G. Draxler. 1993. Functional leaf anatomy. Pages 91-112 in D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhär-Nordenkamp, R. C. Leegood, and S. P. Long, eds., *Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual*. Chapman & Hall, New York.
- Bruinsma, J. 1961. A comment on the spectrophotometric determination of chlorophyll. *Biochimica et Biophysica Acta* 52:579-582.
- Castro, A. Z. 1977. Cultivo del ciruelo (*Spondias* spp.), en el municipio de San Cristobal de la Baranca, Jalisco. Unpublished bachelor's thesis, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Mexico.
- Chapin III, S. F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Chazdon, L. R., R. W. Pearcy, D. W. Lee, and N. Fletcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments. Pages 5-55 in S. Mulkey, R. L. Chazdon, and A. P. Smith,

- eds., Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York.
- Cowan, I. R.** 1995. As to the mode of action of the guard cells in dry air. Pages 205–229 in E. D. Schulze and M. M. Caldwell, eds., Ecophysiology of photosynthesis. Springer Verlag, New York.
- De Acosta, J.** 1985. Historia natural y moral de las Indias. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Ellsworth, D. S., and P. B. Reich.** 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96:169–178.
- Epstein, L.** 1998. A riqueza do umbuzeiro. *Revista Bahia Agricola* 2:1–3.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, and P. A. Opler.** 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881–919.
- Galvan, R. R.** 1988. Los municipios de Jalisco. Colección Enciclopédica de los Municipios de México. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Jalisco, Centro Nacional de Estudios Municipales de la Secretaría de Gobernación, México D.F.
- Grime, J. P., and R. Hunt.** 1975. Relative growth-rate its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 69:393–422.
- Haissig, B. E., and E. R. Dickson.** 1979. Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolysis. *Plant Physiology* 47:151–157.
- Hällgren, J. E., T. Lundmark, and M. Strand.** 1990. Photosynthesis of Scots pine in the field after night frosts during summer. *Plant Physiology and Biochemistry* 28:137–445.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck, and H. A. Mooney.** 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pages 243–276 in S. Bullock, A. Mooney, and E. Medina, eds., Seasonal dry tropical forest. Cambridge University Press, New York.
- Jansen, H. D.** 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620–637.
- Jensen, W. H.** 1962. Botanical histochemistry. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Kamaluddini, M., and J. Grace.** 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals of Botany (London) n.s.*, 69:47–52.
- Körner, Ch.** 1995. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the Globe. Pages 463–490 in E. D. Schulze and M. M. Caldwell, eds., Ecophysiology of photosynthesis. Springer Verlag, New York.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer, and S. G. Pallardy.** 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, California.
- Lambers, H., S. F. Chapin III, and T. L. Pons.** 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, New York.
- Loechele, C.** 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research* 18:209–227.
- Long, P. S., S. Humphries, and P. G. Falkowski.** 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:633–672.
- Lüttge, U.** 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer Verlag, New York.
- Merryweather, J., and A. Fitter.** 1996. Phosphorous nutrition of an obligately mycorrhizal plant treated with the fungicide benomyl in the field. *New Phytologist* 132:307–311.
- McGonigle, T. P., M. H. Miller, D. G. Evans, G. L. Fairchild, and J. A. Swan.** 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115:495–501.
- Mott, K. A., and O. Michaelson.** 1991. Amphistomy as an adaptation to light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *American Journal of Botany* 78:76–79.
- Mulkey, S. S., R. L. Chazdon, and A. P. Smith.** 1996. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York.
- Mulkey, S. S., and S. J. Wright.** 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. Pages 187–216 in S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, and A. P. Smith, eds., Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York.
- Nakano, H., A. Makino, and T. Mae.** 1997. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiology* 115:191–198.
- Nobel, P. S.** 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytologist* 119:183–205.
- Pathre, U., A. K. Sinha, P. A. Shirke, and P. V. Sane.** 1998. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees* 12:472–481.
- Pearcy, R. W., and D. A. Sims.** 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. Pages 145–174 in M. M. Caldwell and R. W. Pearcy, eds., Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, Heidelberg, Germany.
- Pennington, T. D., and J. Sarukhan.** 1998. Árboles tropicales de México. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Phillips, J. M., and D. S. Hayman.** 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rap-

- id assessment of infection. *Transaction of British Mycological Society* 55:158–161.
- Robinson, D.** 1991. Strategies for optimizing growth in response to nutrient supply. Pages 177–205 in J. R. Porter and D. W. Lawlor, eds., *Plant growth interactions with nutrition and environmental*. Society for Experimental Biology, Seminar Series 43. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rôças, G., B. C. Franca, and F. S. Rubio.** 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* 11:469–473.
- , **F. R. Scarano, and C. F. Barros.** 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136:231–238.
- Ryser, P., and L. Eek.** 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87:402–411.
- Ryugo, K.** 1988. *Fruit culture*. Wiley, New York.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa Noriega, México, D.F.
- Salisbury, F. B., and C. W. Ross.** 1992. *Plant physiology*. Wadsworth, Belmont, California.
- Schachtman, D. P., R. J. Reid, and S. M. Ayling.** 1998. Phosphorous uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116:447–453.
- Sinclair, T. R., and L. H. Allen.** 1982. Carbon dioxide and water vapor exchange of leaves on field-grown citrus trees. *Journal of Experimental Botany* 137:1166–1175.
- Torres, M., and D. Jauregui.** 1999. Caracterización anatómica foliar de cuatro especies de árboles frutales: *Anacardium occidentale* L. (meyer); *Mangifera indica* L. (mango); *Spondias purpurea* L. (ciruela de huesito) y *Psidium guajava* L. (guayaba). *Ernstia* 9:154–173.
- Torres, R. E.** 1984. *Manual de conservación de suelos agrícolas*. Diana, México D.F.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis M., M. I. Alcocer S., M. Gual D., and C. Sánchez D.** 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Zotz, G., and K. Winter.** 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. Pages 89–118 in S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds., *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, NY.

PHOTOSYNTHESIS IN MEXICAN PLUM [*Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae)]

B. C. Ramírez-Hernández¹; E. Pimienta-Barrios¹

¹Departamento de Ecología, Universidad de Guadalajara. Km 15.5 Carretera Guadalajara-Nogales, Zapopan, Jalisco, Mexico
C. P. 45100. Tel/fax: (52) 37771156. E-mail: bramirez@cucba.udg.mx (Corresponding author)

SUMMARY

Measurements of diurnal courses in the rates of instantaneous net CO₂ uptake (An) and stomatal conductance (Ce), for *Spondias purpurea* L. were related with photosynthetic photon flux (PPF) and air temperature (TA) in a subtropical environment during the summer of 1998. Leaves of *S. purpurea* L. are thin (137.0 µm), foliar trait regularly associated with canopy environments where light availability is a limiting factor. Total daily PPF in an open field were 49.01 mol·m⁻²·day⁻¹ in July; 42.12 mol·m⁻²·day⁻¹ in August, and 16.73 mol·m⁻²·day⁻¹ in September; however, about 80 % of An measurements were recorded with low levels of instantaneous PPF (<500 µmol·m⁻²·s⁻¹), that are below the light saturation point (660 µmol·m⁻²·s⁻¹). In spite of the low levels of irradiance, *S. purpurea* L. leaves reached values of An, that range from 10 to 20 µmol·m⁻²·s⁻¹. The highest An values were 10.7 µmol·m⁻²·s⁻¹ in July, 16.2 µmol·m⁻²·s⁻¹ in August, and 7.5 µmol·m⁻²·s⁻¹ in September. Daily patterns of net CO₂ uptake showed that An increased during the morning and decreased around noon. The reduction in the rates of An during the day was not related to the reduction of Ce, TA and PPF. The total daily net CO₂ uptake was 359 mmol·m⁻²·day⁻¹ in July, 646 mmol·m⁻²·day⁻¹ in August, and 200 mmol·m⁻²·day⁻¹ in September. An values recorded for *S. purpurea* L. were near the highest values reported for most tropical tree species. Carbon gain might be considered relatively high if we consider that *S. purpurea* L. thrives in infertile stony soils, with a reduced agronomical management.

ADDITIONAL KEY WORDS: Net CO₂ uptake rate, stomatal conductance, foliar anatomy, temperature, photosynthetic photon flux, soil moisture content

FOTOSÍNTESIS EN CIRUELA MEXICANA [*Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae)]

RESUMEN

En un ambiente subtropical se estudió en *Spondias purpurea* L. la variación diurna en las tasas instantáneas de asimilación neta de CO₂ (An) y conductancia estomática (Ce) y su relación con el flujo fotónico fotosintético (PPF) y la temperatura del aire (TA) durante el verano de 1998. Las hojas de *S. purpurea* L. son delgadas (137.0 µm); esta característica foliar está asociada con ambientes con baja disponibilidad de luz. Los valores diarios del PPF en campo abierto fueron 49.01 mol·m⁻²·día⁻¹ en julio; 42.12 mol·m⁻²·día⁻¹ en agosto y 16.73 mol·m⁻²·día⁻¹ en septiembre; sin embargo, 80 % de los valores de An fueron registrados con niveles bajos de PPF (<500 µmol·m⁻²·s⁻¹), e inferiores al punto de saturación lumínica (660 µmol·m⁻²·s⁻¹). No obstante, en algunas hojas se registraron valores de An que oscilaron de 10 a 20 µmol·m⁻²·s⁻¹. Las tasas más altas de An fueron de 10.7 µmol·m⁻²·s⁻¹ en julio, 16.2 µmol·m⁻²·s⁻¹ en agosto y 7.5 µmol·m⁻²·s⁻¹ en septiembre. Los patrones de asimilación neta diaria de CO₂ mostraron que la An se incrementó durante la mañana, disminuyendo al atardecer. No se encontró relación entre la reducción durante el día de la An con Ce, TA y PPF. Los valores de asimilación neta diaria de CO₂ fueron de 359 mmol·m⁻²·día⁻¹ en julio; 647 mmol·m⁻²·día⁻¹ en agosto y 200 mmol·m⁻²·día⁻¹ en septiembre. Los valores de An registrados en *S. purpurea* L. son cercanos a los más altos reportados para árboles tropicales. La ganancia de carbono registrada en *S. purpurea* L. puede ser considerada alta, no obstante que esta especie prospera en suelos pedregosos de baja fertilidad, con un manejo agronómico mínimo.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: Tasa de asimilación neta de CO₂, conductancia estomática, anatomía foliar, temperatura, flujo fotosintético de fotones, contenido de humedad del suelo.

INTRODUCTION

Since the end of 20th century Mexican horticulturists have paid special attention to native fruit crops from tropical and subtropical regions of Mexico, mainly because most of them are considered to be exotic fruit in the international markets. They yield high prices compared with other tradi-

tional fruit crops. The Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) is useful for the reforestation of degraded lands, because it thrives satisfactorily in infertile rocky soils, and produces edible marketable fruits that ripen in the spring, when few fresh fruits are available to consumers in the local markets (Pennington and Sarukhan, 1998; Vázquez-Yanes et al., 1999, Macia and Barfod, 2000). The use of the fruits of

Spondias in Mexico dates back to prehispanic cultures (Díaz del Castillo, 1992), when the fruits were gathered from wild populations that grew as a part of the low deciduous forest (Turner and Miksicek, 1984; De Acosta, 1985; Benítez 1986; Rzedowski, 1994). At the present time, both wild and cultivated populations of *S. purpurea* L. are common in the deciduous forests along the west coast of Mexico, from Sonora to Chiapas (Pennington and Sarukhan, 1998), and other related species are cultivated worldwide in different subtropical and tropical regions (Campbell, 1996; Pennington and Sarukhán, 1998; Macia and Barfod, 2000). In central western Mexico, *S. purpurea* L. was one of the most important fruit crops at the end of the 19th century (Aldana, 1986). Recently fruit demands of *S. purpurea* L. have increased for both their consumption as a fresh fruit, and for processing to obtain beverages, marmalades and honeys, among other products (Cuevas, 1994). Nevertheless, the successful establishment and management of *S. purpurea* L. in land reclamation projects are limited by the lack of knowledge concerning ecophysiological aspects of *S. purpurea* L. (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). The understanding of the effects of environmental factors on photosynthesis of *S. purpurea* L. trees, might help to improve its management as a fruit crop or forest tree, and for the ecological understanding also of aspects related to the cycles of carbon and of the water in these ecosystems (Bassow and Bazzaz, 1998).

Because information in ecophysiological aspects of *S. purpurea* L. is scarce (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999) the main objective of this work was to relate the effects of daily microclimatical variations in temperature and light during the summer months on the gas exchange of mature trees of *S. purpurea* L.

MATERIALS AND METHODS

Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) belongs the family Anacardiaceae, tribe Spondiadeae, which comprise 17 genera. *Spondias* is one of the most important genera of the tribe and is native of the deciduous forests of tropical and subtropical environments of Mexico and Central America; *S. purpurea* L. is a deciduous tree that grows to 12 m of high, with a well defined trunk, with numerous branches (Pennington and Sarukhan, 1998; Macia and Barfod, 2000). Flowering started early January, ending in early February. Fruit development started at the middle of February, and fruit ripening started late March, ending early June. The fruit is a small drupe, whose form varies of elliptic to ellipsoidal. The common colors of epicarp are yellow and red; the pericarp is juicy, with sweet to bittersweet flavor (Castro, 1977; Avitia, 1996). The cultivated trees grow in rocky soils with medium slope, and lower fertility soil (Castro, 1977), and are classified as regosol, with a pH slightly alkaline (Galván, 1988; Rzedowski, 1994). The climate in the study site is classified like subtropical sub-humid (Medina-García *et al.*, 1998).

This physiological and microclimatical observations were realized during the summer of 1998, in three dates: July 29, August 28, and September 30 in a cultivated population of *S. purpurea* L. located in San Francisco de Ixcatan, Municipality of Zapopan, Jalisco, located at 103°19'42" W and 20°50'29" N. Soil water content was determined for 10 soil samples removed from the rizosphere (a depth of 15 cm), in different places of the plantation. Soils were dried at 80 °C to constant mass (generally within 72 h); data are expressed as percentage water content: (fresh mass – dry mass)/ fresh mass x 100 (Torres, 1984). Photosynthetic photon flux (PPF; wavelengths of 400 to 700 nm) was measured hourly from sunrise to sunset with a LI-190S quantum sensor (LICOR, Lincoln, Nebraska), in open field with full exposition to the light and in different canopy positions, each time that the measurements were carried out of uptake net of CO₂ (An). The air temperature (TA) was recorded each hour with a mercury thermometer.

For anatomical study mature leaves were collected from different canopy positions and fixed in formalin: acetic acid: ethanol (10:5:85) (FAA). Leaf transversal sections (approximately 120 µm) were cuts with a shave knife; and then stained with aniline blue 0.5 % (w:w). Leaf thickness of stomatal frequency was determined using epidermal prints of colorless nail polish. The anatomical observations were realized using a compound Carl Zeiss microscope (Oberkochen, Germany).

Net CO₂ uptake (An), and stomatal conductance (Ce) were measured each two hours during the day from sunrise to sunset, choosing randomly leaves in different canopy positions in 20 mature 25 years old trees of *S. purpurea* in the plantation with a Li-Cor LI-6200 portable photosynthesis system equipped with a 0.25 liter chamber (Li-Cor, Lincoln, NE).

The individual measurements of An were grouped in four ranks of PPF (0-500, 501-1000, 1001-1500, and 1501-2000 µmol·m⁻²·s⁻¹), to relate the variation of PPF with An values. The values of An, Ce, PPF and TA were used to elaborate graphics of the diurnal variation.

Analysis of variance was performed on the soil water content, Ta, total daily PPF, An, Ce for the different months under study. Standard error values were calculated also for An, Ce, PPF, and Ta for each time of measurements during the diurnal measurements of gas exchange (Little and Hills, 1987).

RESULTS AND DISCUSSION

The leaves of *S. purpurea* L. are bifacial, with a dorsal surface of palisade parenchyma, and a well developed spongy parenchyma on the ventral side. Leaves are thin (137.0 µm), with an stomatal density considered high (505 per mm²), compared with deciduous fruit trees of temper-

ate climate (Ryugo, 1988; Larcher, 1995), but similar to values reported for tropical trees (Bolh ar-Nordenkamp and Draxler, 1993; R ocas *et al.*, 1997). Their foliar anatomy presents a resemblance to species with C₃ metabolism (Mauseth, 1988; Salisbury and Ross, 1992; Larcher, 1995), which is supported by the fact the majority of the trees that grow in subtropical and tropical climates are considered to have C₃ metabolism (Salisbury and Ross, 1992; Lambers *et al.*, 1998; Sage, 2001). Thin leaves regularly are associated with canopy environments where light availability is considered to be one of the most important environmental factors that influences growth and survival in tropical forest (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti and Bazzaz, 1996). Thin leaves also reflect a low investment of energy for both construction and maintenance (Kozlowski *et al.*, 1991; Ellsworth and Reich, 1993; Strauss-Debenedetti and Bazzaz, 1996; Barnes *et al.*, 1998).

Most of the trees growing in the subtropical study site, as is the case of *S. purpurea* L., produce short-lived deciduous leaves, and drops leaves at the end of the summer rainfall season. Leaf abscission at the beginning of the dry season is considered an avoidance mechanism to water scarcity (Chazdon *et al.*, 1996; Goldstein *et al.*, 1996; Mulkey and Wright, 1996). Many species of plants that grow in low-nutrient environments produced long-lived evergreen leaves because there are insufficient nutrients to support rapid leaf turnover (Chapin III, 1980). Paradoxically *S. purpurea* L. produce short-lived deciduous leaves even though it commonly grows in infertile rocky environments, nevertheless, their leaves show a relatively high photosynthetic activity, as occurs in most deciduous plants that produce short-lived leaves. High photosynthetic activity allows larger carbon gain per unit of biomass invested in leaves (Tivy, 1993; Chapin III *et al.*, 2002).

Total daily PPF in an open field was highest at the beginning of summer (July), decreasing gradually through the summer (August and September) (Table 1), paralleling the gradual increase in cloudiness and relative air humidity observed during the study period. As a consequence, the internal zones of the canopy received 27.5 % of the total daily PPF in July, 35 % in August, and 43 % in September (Table 1). The gradual increase in cloudiness during the summer also affected air temperature, since daily average values decreased gradually during the summer (Table 1). Daily PPF levels within the canopies of *S. purpurea* L. commonly varied from 10 to 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, although on the periphery of the exposed foliage or an open sites PPF values reached values near 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ during the measurement months (Figures 2, 3 and 4). An rates were close to or above values recorded for deciduous trees in other tropical environments, notwithstanding the relatively low levels of light that reach the foliage of *S. purpurea* L. (Strauss-Debenedetti and Bazzaz, 1996; Huante and Rinc n, 1998) and deciduous trees in a temperate environment (Ellsworth and Reich, 1993).

TABLE 1. Mean soil water content (SWC), air diurnal temperature (DT), total daily photosynthetic photon flux (TPPF) in an open field and within the canopy for *Spondias purpurea* L., at San Francisco de Ixcatan, Zapopan, Jalisco. Summer 1998.

Dates of Measurement (1998)	SWC (%)	DT (�C)	TPPF in an Open Field ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$)	TPPF Within the Canopy ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$)
July 28	22.2 a [*]	29.3 a	49.01 a	13.5 a
August 29	25.1 a	27.7 b	42.12 a	14.64 a
September 30	15.4 b	25.8 c	16.73 b	7.26 b

*Means followed by the same letter are not statistically different according to the Tukey's test at $\alpha P \leq 0.05$

Approximately 80 % of An measurements were recorded with values of PPF lower to 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figure 1), values that are below the light saturation point (660 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). In fact, the range of light saturation point from tropical trees varies from 450-600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Wright 1996). These values correspond to one fourth of the maximum PPF that reaches the foliage in an open site ($\geq 2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). This situation is common in tree canopies, since the majority of the leaves receive light intensities lower than the light saturation point (Stephen *et al.*, 1996; Gonz lez-Rodr guez *et al.*, 2001).

Most of the studies on photosynthesis rely merely upon instantaneous rates of net CO₂ uptake (Nobel, 1991). Few authors report total daily assimilation values or diel patterns of carbon gain (24 h) in deciduous and evergreen trees (Ellsworth and Reich, 1993; Kozlowski *et al.*, 1991; Zotz and Winter, 1996), or annual C₃ and C₄ plants (Nobel, 1991). Data on total daily carbon gain are more valuable for estimating photosynthetic productivity than instantaneous rates of net CO₂ uptake (Nobel, 1991). In this study we estimated daily net CO₂ uptake by integrating the instantaneous rates during the day and subtracting from this value 15 % of the diurnal carbon gain, considering that 15 % represents an average of carbon loss during dark respiration (Nobel, 1991; Salisbury and Ross, 1992). Therefore, daily carbon gains were 359 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$ in July; 646 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$ in August, and 200 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$ in September (Table 2). The values registered in July, August and September were of 35, 63 and 19 % with respect to the highest values of daily net CO₂ assimilation for C₃ plants (i.e. *Medicago sativa* L.), and 28, 51 and 15 % for C₄ plants (i.e. *Amaranthus palmeri* S. Wats.) (Nobel, 1991). Carbon gain for *S. purpurea* L. might be significant because trees grow on rocky slopes, in shallow infertile soils and with a minimum of management from growers.

Diurnal depression of An for *S. purpurea* L. leaves was observed early morning in July, late afternoon in August, and at the end of the day in September (Figures 2a; 3a; 4a). Depression of An during the day is common in temperate woody forests (Bazzaz, 1996; Bassow and Bazzaz, 1998), temper-

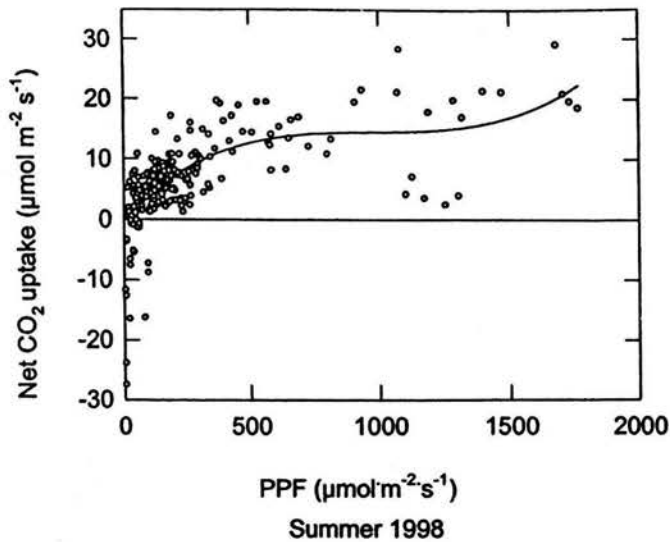


Figure 1. Scatter diagram of net CO₂ uptake for *Spondias purpurea* L., versus photosynthetic photon flux (PPF) at the time of measurement at San Francisco de Ixcatan, Jalisco, México. Summer 1998 (n=224).

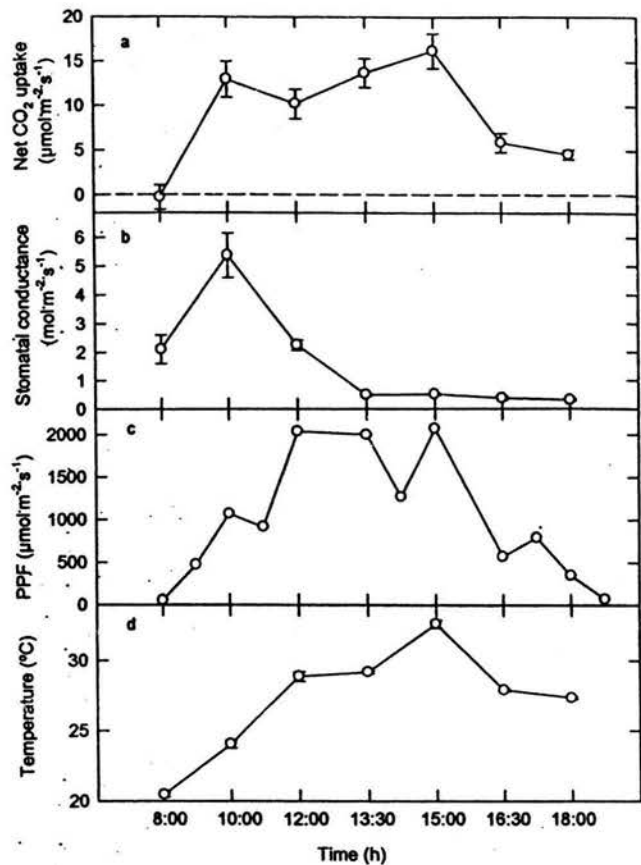


Figure 3. Diurnal variation of net CO₂ uptake (a), stomatal conductance (b) photosynthetic photon flux (PPF) (c), and air temperature (d), for Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) at San Francisco Ixcatán, Jalisco. August 1998. Each point \pm standard error.

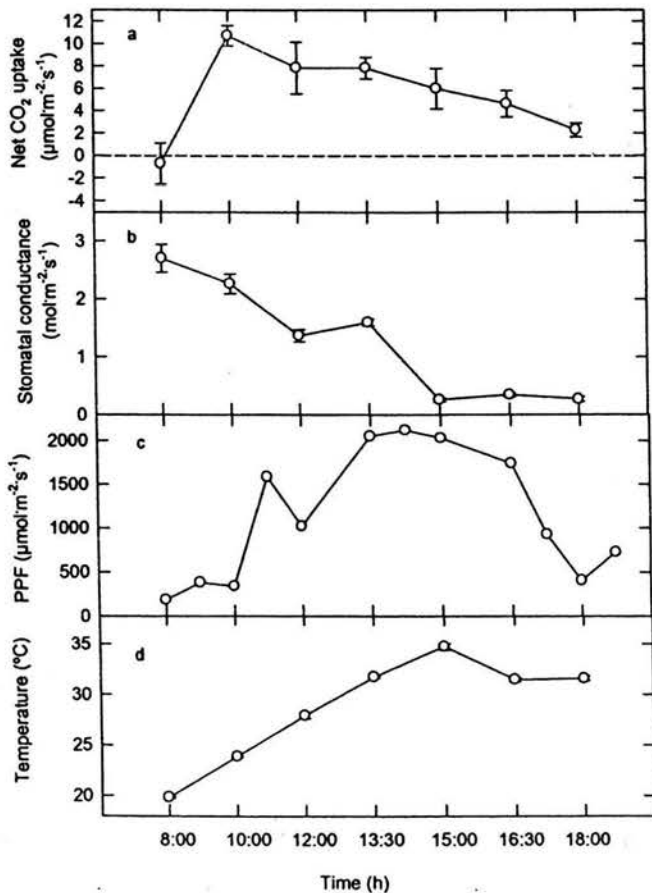


Figure 2. Diurnal variation of net CO₂ uptake (a), stomatal conductance (b) photosynthetic photon flux (PPF) (c), and air temperature (d), for Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) at San Francisco de Ixcatán, Jalisco. July 1998. Each point \pm standard error.

ate fruit crops (Matos *et al.*, 1998), and in subtropical fruit crops (Marler *et al.*, 1994; Greer, 1998), regularly occurring around noon attributed to high temperatures (Sinclair and Allen, 1982; Cowan, 1995; Matos *et al.*, 1998), drought (Larcher, 1995) and high PPF levels (Marler *et al.*, 1994; Pathre *et al.*, 1998). These cause photoinhibition (Mohotti and Lawlor, 2002), and stomatal closure (Sinclair and Allen, 1982). However, early morning depression in July for *S. purpurea* L. does not agree with high levels of PPF and TA (Figure 2), and in August depression occurs after noon, matching both high levels of PPF (2,000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and TA (>33 °C). Nevertheless, lower values of An registered in September are attributed to low light availability because of cloudiness (Table 1), and because the leaves were initiating senescence, which reduces Ce and An (Figure 4) (Yodder *et al.*, 1996; Bassow and Bazzaz, 1998). Moreover drought might not be an important environmental factor involved in An depression during the measurements in *S. purpurea* L., because soil water content was above field capacity (Table 1).

We consider that other factors might be involved in An depression during the day. For instance recent work revealed that the maximal content of starch for *S. purpurea* L. occurred after the maximal peak of net CO₂ uptake

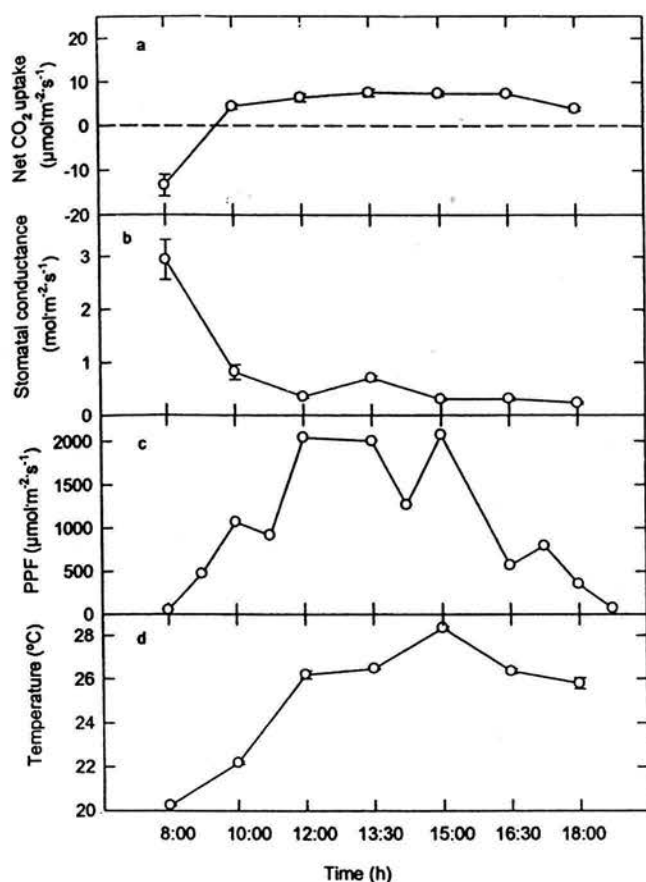


Figure 4. Diurnal variation of net CO₂ uptake (a), stomatal conductance (b) photosynthetic photon flux (PPF) (c), and air temperature (d), for Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) at San Francisco de Ixcátán, Jalisco, September 1998. Each point \pm standard error.

(Pimienta-Barrios and Ramírez-Hernández, 2003). Indeed, feedback inhibition by starch (Nakano *et al.*, 1997) may help to account for the decreased rate of net CO₂ uptake during the day. Photorespiration is considered one of the main causes of the reduction of An values in C₃ plants such as *S. purpurea* L. Regularly both high temperatures and high levels of PPF commonly enhance photorespiration, because it increases the activity of Rubisco as an oxygenase and reduces carboxylation activity (Maxwell *et al.*, 1997). Indeed, temperatures above 30 °C were recorded for July and August and near 30 °C for September, and maximal PPF values varied from 1600 to 2100 μmol·m⁻²·s⁻¹ (Figures 2, 3 and 4).

Regularly high TA reduces Ce values, affecting An. However, the daily Ce variation patterns during the measurement months did not show a clear relation with An. For instance in July Ce values tended to decrease through the day paralleling the decrease in the rates of An (Figure 2), but a decrease of Ce during the day was not accompanied by a parallel decrease in An in August (Figure 3) and in September (Figure 4). In contrast, the daily patterns of Ce variation were more closely related to changes in TA dur-

ing the measurement months (Figures 2, 3 and 4). Nevertheless, the average daily Ce values during the day proved to be statistically superior in August, than in July and September. So the highest values of stomatal opening coincided with the month that presented the highest values of carbon gain during the day (Table 2).

TABLE 2. Instantaneous rates of CO₂ uptake, daily net CO₂ uptake and average daily of stomatal conductance in for *Spondias purpurea* L., at San Francisco de Ixcátán, Zapopan, Jalisco.

Dates of Measurements (1998)	Instantaneous Rates of CO ₂ Uptake (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	Daily Net CO ₂ Uptake (mmol·m ⁻² ·day ⁻¹)	Daily Average of Stomatal Conductance (mol·m ⁻² ·day ⁻¹)
July 28	10.7 b ^z	359 b	1.05 b
August 29	16.2 a	646 a	1.72 a
September 30	7.6 b	200 b	0.76 b

^zMeans followed by the same letter within columns are not different according to the Tukey's test at a P<0.05

CONCLUSIONS

Carbon gain in *S. purpurea* L. might be significant compared with other trees, because trees for *S. purpurea* L. grow in rocky slopes and shallow infertile soils, and with a minimum of management from growers. No clear evidence was found indicating that environmental factors such as light, air temperature or soil moisture participate in the regulation of carbon gain for *S. purpurea* L. Other factors such as feedback inhibition by starch and photorespiration may be involved in the regulation of photosynthesis.

ACKNOWLEDGMENTS

The Universidad de Guadalajara (grant UDG-98-15), and the Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP-SEP) supported this study. We thank Mollie Harker for their valuable comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- ALDANA, R., M. 1986. El Campo Jalisciense Durante el Porfiriato. Editorial Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 168 p.
- AVITIA G., E. 1996. Anatomía precigótica y postcigótica en relación al aborto de óvulos y semillas en *Spondias purpurea* L. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 118 p.
- BARNES, B.V.; ZAK, D. R.; DENTON, S. R.; SPURR, S. H. 1998. Forest Ecology. 4th ed. Wiley & Sons, Inc. New York, USA. 774 p.
- BASSOW, S., L.; BAZZAZ, F. A. 1998. How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species. Ecology 79(8): 2660-2675.
- BAZZAZ, F., A. 1996. Plants in Changing Environments. Cambridge University Press. Cambridge. London, UK. 320 p.

- BENITEZ, F. 1986. La Ruta de Hernán Cortes. Fondo de Cultura Económica. D.F., México. 308 p.
- BOLHÁR-NORDENKAMPF, H. R.; DRAXLER, G. 1993. Functional leaf anatomy, pp. 92-107. *In: Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual*. Hall, D.O., Scurlock, J.M.O. Bolhár-Nordenkamp, H.R. Leegood, R.C.; S.P. Long (eds.). Chapman & Hall, New York, USA.
- CAMPBELL, R., J. 1996. South American fruits deserving further attention, pp. 1-11. *In: Progress in New Crops*. Janick, J. (ed.). ASHS Press. Arlington, Virginia, USA.
- CASTRO, A. Z. 1977. Cultivo del ciruelo (*Spondias* spp.), en el municipio de San Cristobal de la Barranca, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 110 p.
- CHAPIN, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 11: 233-260.
- CHAPIN, F. S. III.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, USA. 436 p.
- CHAZDON, L. R.; PEARCY, R. W.; LEE, D. W.; FLETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting high environments, pp. 5-55. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall. New York, USA.
- COWAN, I. R. 1995. As to the mode of action of the guard cells in dry air, pp. 205-229. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall. New York, USA.
- CUEVAS, A., J. 1994. Spanish plum, red mombin, pp: 111-115. *In: Neglected Crops: 1492 From a Different Perspective*. Plant Production and Protection Series No. 26. J. E. Hernado-Bermejo; J. León (eds.) FAO-ONU. Rome, Italy.
- DE ACOSTA, J. 1985. *Historia Natural y Moral de las Indias*. 2nd. ed. Fondo de Cultura Económica. D.F., México 444 p.
- DÍAZ DEL CASTILLO, B. 1992. *Historia Verdadera de la Conquista de la Nueva España*. Editores Mexicanos Unidos, D. F., México. 754 p.
- ELLSWORTH, D. S.; REICH, P. B. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96: 169-178.
- GALVÁN, R. R. 1988. Los Municipios de Jalisco. Colección enciclopédica de los municipios de México. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Jalisco. Centro Nacional de Estudios Municipales de la Secretaría de Gobernación, D.F., México. 837 p.
- GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; STENBERG, L.; JACKSON, P.; CAVALLIER, J.; HOLBROOK, N. 1996. Evaluation aspects of water economy and photosynthetic performance with stable isotopes from water and organic matter, pp. 244-267. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall. New York, USA.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; MORALES, D.; JIMÉNEZ, M. S. 2001. Gas exchange characteristics of a canarian laurel forest tree species (*Laurus azoica*) in relation to environmental conditions and leaf canopy position. *Tree Physiology* 21: 1039-1045.
- GREER, D. H. 1998. Seasonal and daily changes in carbon acquisition of kiwifruit leaves with and without axillary fruit. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 27: 23-31.
- HUANTE, P.; RINCÓN, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-96.
- KOSLOWSKI T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, G. S. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego, USA. 657 p.
- LAMBERS H.; CHAPIN III, S. F.; PONS, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, USA. 540 p.
- LARCHER, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Third Edition. Springer-Verlag. Heilderberg, Germany. 506 p.
- LITTLE, T. M.; HILLS, F. J. 1987. *Métodos estadísticos para la Investigación en la Agricultura*. Trillas. D.F., México. 270 p.
- MACIA, J. M.; BARFOD, A. S. 2000. Economic botany of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in Ecuador. *Economic Botany* 54(4): 449-458.
- MARLER T., E.; SCHAFFER, B.; CRANE, J. H. 1994. Developmental light level affects growth, morphology, and leaf physiology of young carambola trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 119(4): 711-718.
- MATOS M., C.; MATOS, A. A.; MANTAS, A.; CORDEIRO, V.; VIERA DA SILVA, J.B. 1998. Diurnal and seasonal changes of *Prunus amygdalus* gas exchanges. *Photosynthetica* 35(4): 517-524.
- MAUSETH J., D. 1988. *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummins Publishing Company. Menlo Park, California, USA. 560 p.
- MAXWELL, K.; VON CAEMMERER, S.; EVANS, J. R. 1997. Is a low internal conductance to CO₂ diffusion a consequence of succulence in plants with crassulacean acid metabolism. *Australian Journal of Plant Physiology* 24: 777-786.
- MEDINA-GARCÍA, G.; RUIZ-CORRAL, J. A.; MARTÍNEZ-PARRA, R. A. 1998. *Los Climas de México*. CIRPC-INIFAP-SAGAR. Libro Técnico No. 1. Guadalajara, México. 103 p.
- MOHOTTI, A. J.; LAWLOR, D. W. 2002. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. *Journal of Experimental Botany* 55: 313-322.
- MULKEY, S.; WRIGHT, S. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants, pp. 187-216. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R. L. Chazdon; A. P. Smith (eds.). Chapman and Hall. New York, USA.
- NAKANO, H.; MAKINO, A.; MAE, T. 1997. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiology* 115: 191-198.
- NOBEL, P. S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytologists* 119: 183-205.
- PATHRE, U.; SINHA, A. K.; SHIRKE, P. A.; SANE, P. V. 1998. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees* 12: 472-481.
- PENNINGTON, T. D.; SARUKHÁN, J. 1998. *Árboles Tropicales de México*. 2nd ed. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. D. F., México. 330 p.
- PIMENTA-BARRIOS, E.; RAMÍREZ-HERNÁNDEZ, B. C. 2003. Phenology, growth and physiological response to light for ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.). *Economic Botany* 57(4) in press.
- RÔÇAS, G.; FRANCA, B. C.; RUBIO, F. S. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchomea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Tree* 11: 469-473.

- RYUGO, K. 1988. Fruit culture: Its Science and Art. John Wiley & Sons. New York, USA. 344 p.
- RZEDOWSKI, J. 1994. Vegetación de México. Editorial Limusa, Noriega. D. F., México. 432 p.
- SAGE, F. R. 2001. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C₄ photosynthetic syndrome. *Plant Biology* 3: 2002-213.
- SALISBURY F., B.; ROSS, C. 1992. *Plant Physiology*. Fourth Edition. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California, USA. 682 p.
- SINCLAIR, T. R.; ALLEN, L. H. 1982. Carbon dioxide and water vapor exchange of leaves on field-grown citrus trees. *Journal of Experimental Botany* 137: 1166-1175.
- STEPHEN M., S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S. J. 1996. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. *Tree* 11(10): 408-411.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients, pp. 162-186. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall. New York, USA.
- TIVY, J. 1993. *Biogeography. A study of Plants in the Ecosphere*. Third Edn. Longman Scientific Technical. New York, USA. 452 p.
- TORRES, R., E. 1984. *Mañual de Conservación de Suelos Agrícolas*. Diana. D.F., México. 180 p.
- TURNER, B. L.; MIKSICEK, C. H. 1984. Economic plant species associated with Prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany* 38(2): 179-93.
- VÁZQUEZ-YANES, C.; BASTIS-MUÑOZ, A. I.; ALCOCER-SILVA, M. I.; GUAL-DÍAZ, M.; SÁNCHEZ-DIRZO, C. 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto JO84. CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM. <http://xolo.conabio.gob-mx/arboles/intret-JO84.html>.
- WRIGHT, S. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants, pp. 440-460 *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall, New York, USA.
- YODDER, B.; RYAN, J. M. G.; SCHOETTLE, A. W.; KAUEFMANN, M. R. 1996. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40(3): 513-527.
- ZOTZ, G.; WINTER K. 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants, pp. 89-113. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall, New York, USA.

DISCUSIÓN GENERAL

Aunque se reporta que *Spondias purpurea* se encuentra ampliamente distribuida en las regiones subtropicales de México, Centro y Sudamérica (Crane y Campbell, 1990; Popenoe, 1948; León y Shaw, 1990; Pennington y Sarukahn 1998) y ha sido introducida a los Trópicos de diversas partes del Mundo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999), lo cierto es que en la mayoría de las regiones en donde ha sido introducida su cultivo ha llegado al nivel de huerto familiar (Crane y Campbell, 1990). Recientemente se han registrado evidencias del uso y cultivo de forma más intensiva de esta especie en algunos países de América como México, Ecuador y Brasil; lo cual revela que esta especie apenas comienza a despertar el interés internacional económico y científico (Sturrock, 1959; Koziol y Macía, 1998; Macía y Barfod; 2000).

El cultivo de la ciruela mexicana ha tenido un desarrollo importante en los últimos años en el centro occidente de México, en donde tiene una amplia diversidad de usos: como fruto fresco, diferentes parte de la planta se emplean con fines medicinales, como cerco vivo y en menor escala como producto maderable.

El cultivo de *S. purpurea* compite con otros frutales, principalmente introducidos, ya que la calidad de los frutos de la ciruela mexicana es similar e inclusive en algunos casos superior a frutales domesticados que se comercializan a escala internacional, sin embargo la distribución de la ciruela mexicana se ha restringido al ámbito local y por lo tanto el cultivo en forma intensiva es relativamente limitado. Una de las causas probables de lo anterior es que la ciruela mexicana es un fruto con piel (epidermis) muy delgada y mesocarpio con alto contenido de agua, lo que lo hace un fruto muy perecedero susceptible a sufrir daños por manejo mecánico. El procesamiento de los frutos, como ha sucedido con otras especies del género *Spondias* (St. Louis y Badrie, 2002) podría ser una alternativa para el consumo y comercialización de la ciruela mexicana.

En el occidente del México la selección de fenotipos de la ciruela mexicana aparentemente se ha enfocado a la calidad del fruto (i.e. apariencia, textura,

sabor), características que Abbot (1999) describe como sensoriales. La propagación asexual a través de partes vegetativas (Castro 1977) ha facilitado su cultivo obteniendo así monocultivos, práctica acorde con las estrategias de domesticación para la mayoría de las especies frutales (Bringham, 1988). Los antecedentes registrados en este trabajo señalan que la selección de progenitores se ha realizado conforme a los caracteres primarios y no se tiene registro de que se hubiera realizado la hibridación de individuos superiores ya que la selección y propagación de fenotipos sobresalientes se ha efectuado a partir de árboles que ya se encuentran bajo cultivo. Sin embargo, los criterios de selección de variedades en *S. purpurea* son variables (Rodríguez, 1988).

En los agroecosistemas en estudio se detectó diversidad fenotípica contrastante entre las variedades de ciruela mexicana, tanto en poblaciones silvestres como en cultivadas. También llama la atención que en general los frutos de poblaciones silvestres son de menor calidad por el tamaño, la acidez y el bajo contenido de azúcares por lo que habitualmente no se emplean para consumo humano. Esto contrasta con los frutos de las poblaciones cultivadas que son de mayor tamaño, más dulces y menos ácidos, lo cual sugiere que probablemente algunas de las variedades cultivadas no provienen de fenotipos colectados en las poblaciones silvestres que se desarrollan en las áreas aledañas, por lo que es probable que su origen sea de otras regiones e inclusive de otros estados del país. Sin embargo no hay que descartar que la domesticación las poblaciones de plantas se vuelven morfológicamente y fisiológicamente diferentes, de sus ancestros silvestres (Casas *et al.*, 1997; Harlan, 1983; Diamond, 2002), esto nos llevaría a pensar en etapas avanzadas del proceso de domesticación en la ciruela mexicana; sin embargo, a pesar de que la ciruela mexicana ha sido un frutal importante para los habitantes mexicanos y centroamericanos, no hay evidencia de algún trabajo genotécnico.

Por otro lado, dada la amplia distribución de esta especie en México y tomando en cuenta que el occidente de México fungió como un centro importante de producción de *S. purpurea* hacia los siglos XIX y XX, es probable que algunos ejemplares fueran introducidos en la zona de estudio. De hecho, estudios recientes

apoyados en estudios etnobotánicos y moleculares señalan que las poblaciones de ciruela mexicana tienen diferentes grados de domesticación, lo cual se ve reflejado en la variabilidad genética (Miller y Schall, 2003).

La selección de fenotipos sobresalientes de la ciruela mexicana, en la zona de estudio se ha acompañado del desarrollo de algunas prácticas de manejo simples, como es la poda y el deshierbe orientadas a realzar la producción, lo cual va acorde con las estrategias de domesticación de especies cultivadas que se han domesticado en México (Ramos-Rodríguez y Hernández-Xolocoztli, 1977).

Lo anterior nos revela que aunque *S. purpurea*, tiene una amplia tradición en su uso y cultivo, aún está en etapas iniciales de domesticación. Esta suposición se apoya en hallazgos recientes de Miller y Schall (2002), en el que a través de un estudio de secuenciación de ADN encuentran que hay niveles altos de variación genética en las poblaciones silvestres y cultivadas de *S. purpurea* en muestra colectadas en poblaciones de la costa de Jalisco y Nayarit, y sugieren que no ha habido un proceso intenso de selección, o bien que la selección se ha llevado a cabo en varias localidades y bajo diferentes criterios.

En los sitios de estudio la utilización del recurso ha sido principalmente el manejo *ex situ* por medio de la propagación vegetativa y en menor escala el manejo *in situ*, confirmando observaciones previas de Lorenzo Bautista (1992), quien señala que el aprovechamiento de la ciruela mexicana, al igual que otros frutales arbóreos mexicanos, se ha dado a partir de plantas silvestres seleccionando aquellos ejemplares con mayor tamaño, correlacionándolo con un mayor poder nutritivo. Sin embargo, actualmente la ciruela mexicana tendría que competir con otros frutales que han sido introducidos, y que tienen un mayor grado de domesticación (i.e. durazno, mango).

Una de las principales preguntas que nos planteamos, es por qué esta especie ha tenido un desarrollo de domesticación relativamente incipiente, una razón probablemente es porque es una especie que satisface las expectativas de los consumidores a nivel local, aunque este patrón es común en donde el medio es altamente productivo y representa una fuente natural de alimento (Lee y Devore, 1968 citados por Brintnall y Conner, 1995). Sin embargo si se quisiera

introducir esta especie al mercado internacional se necesita poner atención en aspectos de calidad, particularmente la firmeza de los frutos, ya que por ser muy frágiles tienen una vida poscosecha muy corta y la comercialización del fruto se restringe a sitios muy cercanos a las zonas de cultivo, o bien la producción se destina al autoconsumo.

Por otro lado, *S. purpurea* es una especie que puede ser utilizada para reforestación acorde a los atributos requeridos por la CONABIO (Vázquez –Yanes *et al.*, 1999), sin embargo los autores mencionados refieren la falta de estudios acerca de la ecofisiología de la especie. Una de las aportaciones de este trabajo consistió en llevar a cabo el registro de la actividad fotosintética de forma mensual y diurna en la actividad fisiológica y los efectos de variables ambientales (i.e. temperatura, flujo fotosintético de fotones), y la plasticidad estructural y fisiológica a la luz, y probablemente la información generada en este estudio sea una de las primeras donde se estiman los valores diarios de ganancia de carbono en este tipo de ecosistemas. Este trabajo puede ayudar a describir y comprender cómo algunos factores ambientales, e incluso prácticas de manejo que se emplean en las plantaciones cultivadas afectan la fotosíntesis *in-situ* de árboles maduros de *S. purpurea.*, lo cual podría contribuir a un programa de reforestación exitoso en el que los beneficios se den al nivel económico por ser un frutal susceptible de explotación y al nivel ecológico debido a que el establecimiento de especies nativas además de permitir recuperar e incrementar la fertilidad del suelo y parte de la diversidad de fauna, además se desarrolla con éxito en condiciones ambientales limitantes, por lo que la aportación de energía antropogénica es baja.

Las plasticidad anatómica y fisiológica observada en *S. purpurea* es relevante e indica plasticidad ecológica (Rôças *et al.*, 1997, Lambers *et al.*, 1998, Rôças *et al.*, 2001) ya que tienen la capacidad de ajustar la morfología y fisiología a los recursos disponibles, como es el caso de nutrientes del suelo y la luz (Lambers *et al.*, 1998, Aerts y Chapin III 2000, Ryser y Eek 2000, Arntz y Delph 2001), lo cual es relevante dado el ambiente en el que esta especie se desarrolla. Por otro lado, puede haber mayor eficiencia en la fijación de nutrientes del suelo gracias a la presencia de micorrizas en la época del año en la que hay humedad y

está presente el follaje en esta especie caducifolia (Pimienta-Barrios y Ramírez-Hernández, 2003); todo esto puede ayudar a explicar la extensa distribución geográfica de esta especie en ambientes subtropicales.

La alta plasticidad de los rasgos fisiológicos y anatómicos de *S. purpurea* quizá representen una ventaja ante los ambientes de bajos recursos en los que se desarrolla la especie. La capacidad de respuesta a la luz es una estrategia observada en especies de rápido crecimiento, de manera que puede ser una característica en *S. purpurea* que se puede aprovechar como una estrategia para hacer frente a las variables de luz en ambientes tropicales forestales, debido a que las especies de rápido crecimiento están adaptadas a la rápida explotación y uso disponible de recursos, particularmente la respuesta a la luz (Malavasi y Malavasi, 2001). Uemura *et al.*, (2000) señalan que las plantas que responden exitosamente a ambientes con un amplio gradiente de luz le puedan permitir a estas especies maximizar la ganancia de carbono al nivel de la planta entera; o bien la asimilación de minerales del suelo (Gardiner y Krauss, 2001). Asimismo la plasticidad fotosintética puede ser una ventaja competitiva (Chazdon, 1992) de manera que *S. purpurea* es una especie que puede responder fisiológica y anatómicamente a ambientes limitantes o con un gradiente amplio de luz, debido a que posee potencial fotosintético característico de las especies sucesionales pioneras (Marenco *et al.*, 2001; Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1991), asimismo, Behera y Choudhury (2002) mencionan que las plantas que se desarrollan en ambientes altos de luz son menos susceptibles a sufrir estrés por alta irradianza. La expresión de cambios en el fenotipo foliar a lo largo de los cambios ambientales durante el desarrollo vegetativo (i.e. luz, humedad del suelo) ha sido reportada para especies de bosques húmedos tropicales, sin embargo la capacidad de aclimatación de hojas maduras requiere cambios en la capacidad fotosintética por unidad de volumen celular reflejado en los niveles de Rubisco, lo cual implica un alta regulación de la redistribución de Nitrógeno en las hojas y entre las hojas, lo cual ha sido observado en especies templadas de hojas siempreverde (Avalos y Mulkey, 1999).

Por otro lado, estas ventajas fisiológicas son las que le han permitido a la ciruela mexicana desarrollarse con éxito en un área tan extensa y permitir su explotación con un mínimo de atención para su cultivo, de manera que es una planta en donde la selección de fenotipos silvestres ha sido la base del proceso de domesticación de la especie sin hasta la fecha requerir de un aumento en la fuerza de la fuente (calidad del fruto) o en la fuerza de la demanda (asimilación fotosintética), todo ello con un manejo antropogénico mínimo dando como resultado altos rendimientos de una planta nativa.

En suma, podemos decir que esta la ciruela mexicana es una especie que tiene no solamente valor económico, sino también ecológico, debido a que es de fácil propagación; se desarrolla satisfactoriamente en suelos rocosos, infértiles, en los que la sequía edáfica es frecuente, presenta altas tasas de crecimiento y producción de hojarasca. Del estudio ecofisiológico realizado se destaca el hecho de que la especie presenta plasticidad estructural y funcional, lo cual es una ventaja para árboles que crecen en suelos degradados, la plasticidad fotosintética le permite responder a cambios significativos en luz, lo cual es observado en especies de bosques húmedos tropicales (Avalos y Mulkey, 1999); además, la plasticidad anatómica foliar le confiere la capacidad para afrontar estrés de luz en combinación con otros tipos de estrés como por ejemplo alta temperatura (Kitao *et al.*, 2000). Otra ventaja de esta especie es que, además de tener rápido crecimiento, se puede propagar vegetativamente, lo cual puede prevenir la erosión y recuperar rápidamente el ciclo de nutrientes (Barnes *et al.*, 1998).

Conclusiones

1. La ciruela mexicana tiene una amplia tradición de usos en el occidente del país, se utilizan tanto poblaciones silvestres como cultivadas, empleándose diversas partes de la planta con distintos fines, entre los que destaca el uso como fruto fresco de poblaciones cultivadas. Los frutos de *S. purpurea* tienen calidad nutricional similar y en ocasiones superior a otros frutales domesticados que se comercializan a escala internacional.

2. Las poblaciones cultivadas de *Spondias purpurea* en las localidades de estudio en el occidente del país cuentan con prácticas de manejo muy similares entre sí, sin embargo, se encuentran en etapas diferentes del proceso de domesticación, lo cual pudiera deberse a que algunos fenotipos fueron seleccionados de poblaciones silvestres nativas y otros provienen de otros estados.
3. *Spondias purpurea* se desarrolla de forma óptima en ambientes limitantes debido a su plasticidad anatómica y fisiológica con una alta respuesta a la luz, y a la asociación con hongos micorrícicos, lo cual le permite a esta especie con un mínimo de manejo obtener una alta productividad.
4. La ciruela mexicana puede ser considerada una especie para programas de reforestación ecológica y para reforestación debido a que responde favorablemente anatómica y funcionalmente a ambientes degradados y a su patrón de crecimiento como especie pionera. Igualmente, se pueden obtener beneficios económicos y ecológicos debido a que una gran variedad de especies silvestres se alimentan de los frutos.

Bibliografía Citada

Abbot J. 1999. Quality measurements of fruit and vegetables. *Postharvest biology and technology*. 15 (3): 207-225.

Adler G., H. y K. A. Kielinski. 2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree, *Spondias mombin*. *Biotropica* 32(4 a): 686-692.

Aerts R. y F.S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *In Advances in Ecological Research*. Eds. H.A. Fitter and D.G. Raffaelli. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp 1-67.

Airy Shaw, H.K., y L.L. Forman. 1967. The genus *Spondias* L. (Anacardiaceae) in tropical Asia. *Kew Bulletin* 21 (1): 1-20.

Aldana, R.M. 1986. El campo Jalisciense durante el porfiriato. Instituto de Ciencias Sociales. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México, 168 p.

Aréchiga, H. y C. Beyer. 1999. Las Ciencias Naturales en México. Fondo de Cultura Económica. México 387 p.

Arntz, A. M. y L. F. Delph. 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia* 127:455-467.

Aung L.H. 1998. Postharvest quality aspects of fresh composites.. En: *Recent Research Developments in Agricultural & Food Chemistry*. Vol. 2 parte II. S.G. Pandalai Ed. Research Signpost. Trivandrum, India. Pp: 577-587.

Avalos G. y S.S. Mulkey. 1999. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. *Oecologia* 120: 475-484.

- Ávila P. R. 1994. Transformaciones mayores en el Occidente de México. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 305 p.
- Avitia G. E. 1996. Anatomía precigótica y postcigótica en relación al aborto de óvulos y semillas en *Spondias purpurea* L. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 118 p.
- Avitia G. E., A. M. Castillo G. y E. Pimienta-Barrios. 2000. Ciruela mexicana y otras especies del género *Spondias* L. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 75 p.
- Avitia G. E. y E. Mark-Engleman. 1998. Aborto de óvulos y semillas en una población de *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Revista Chapingo, Hortic.* 4(2):101-107.
- Babbie E. R. 1988. Métodos de Investigación por encuesta. Biblioteca de la Salud. 1ra. ed. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. Pp. 199-229.
- Bárcena M. 1983. Ensayo estadístico del estado de Jalisco. 2da. edición. Gobierno del Estado de Jalisco. Guadalajara, Jal. 686 p.
- Barnes B. V., D. R. Zak; S. R. Denton y S.H. Spurr. 1998. *Forest Ecology*. Wiley. New York, N.Y. 774 p.
- Bazzaz F. A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Bazzaz F.A. 1998. *Plants in Changing Environments*. Cambridge University Press. New York.

- Behera R. K. y N. K. Chou. 2002. High irradiance induced pigment degradation and loss photochemical activity of wheat chloroplasts. *Biologia Plantarum* 45(1): 45-92.
- Benitez F. 1986. La ruta de Hernán Cortes. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 308 p.
- Benitez F. 1986. La ruta de Hernán Cortes. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 308 p.
- Bishop J. G. y D. W. Schemske. 1998. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing mount St. Helens. *Ecology* 79(2): 534-546.
- Bolhàr-Nordenkamp H. R. y G. Draxler. 1993. Functional leaf anatomy. En: *Photosynthesis and Production in a Changing Environmental: A Field and Laboratory Manual*. Eds. D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhàr-Nordenkamp, R.C. Leegood and S.P. Long. Chapman & Hall. New York, pp 91-112.
- Bongers F. y J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151(3): 354-365.
- Bordeleau G., I. Myers-Smith, M. Midak y A. Szeremeta. 2002. Food Quality: A comparison of organic and conventional fruits and vegetables. *Ecological Agriculture, Den Kongelige Veterinær- og Landbohøjskole. Dinamarca*. 82 p.
- Bringhurst R. S. 1988. Estrategia genotécnica. En: *Métodos genotécnicos en frutales*. Moore, J.N. y Janick, J. AGT (eds.). México, D.F. Pp.197-205
- Brintnall S. B. y M. Conner O. 1995. *Economic Botany. Plants in our world*. 2da edición. McGraw-Hill, Inc. Nueva York. 742 p.

Brintnall S. B. y M. Conner O. 2001. Economic Botany. Plants in our world. 3ra edición. McGraw-Hill, Inc. Nueva York. 529 p.

Burdon J. N. 1997. Postharvest handling of tropical and subtropical fruit for export. En: Postharvest Physiology and Storage of Tropical and Subtropical Fruits. Sisir Mitra (ed.). CAB International. Londres. Pp. 1-19.

Cáceres A., O. Cano, B. Samayoa y L. Aguilar. 1990. Plants used in Guatemala for the treatment of gastrointestinal disorders. 1. Screening of 84 plants against enterobacteria. *Journal of Ethnopharmacology* 30: 55- 73.

Callen E. O. 1965. Food habits of some Pre-Columbian Mexican Indianas. *Economic Botany* 19: 335-343.

Camacho M. y L. Orozco. 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Proyecto Silvicultura Bosques Naturales, CATIE, Turrialba, Costa Rica

Campbell R. J. 1996. South American Fruits deserving further attention. En: Progress in New Crops. J. Janick (ed.) ASHS Press, Arlington, VA. Pp. 431-439.

Carnal W. C. y C. C. Black. 1989. Soluble sugars as the carbohydrate reserve for CAM in pineapple leaves. *Plant Phisiol.* 90: 91-100.

Casas A. y J. Caballero. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* 40: 36-45.

Casas A., J. Caballero, C. Mapes y S. Zarate. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 61: 31-47.

Casas A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Cacti Biology and Uses. University of California Press. Pp: 143-162.

Castro A. Z. 1977. Cultivo del ciruelo (*Spondias* spp.), en el municipio de San Cristóbal de la Barranca, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Escuela de Agronomía. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 110 p.

Centro de Investigaciones Antropológicas de México. 1992. Esplendor del México Antiguo. Tomo I. Editorial del Valle de México, S.A. México D.F. 686 p.

Centro Nacional de Desarrollo Municipal. 1999. Enciclopedia de los Municipios de México: Colima. Gobierno del Estado de Colima.

Chazdon R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.

Crane J. H. 1993. Commercialization of carambola, atemoya, and other tropical fruits in South Florida. En: *New Crops*. J. Janick and J.E. Simon (eds). Wiley, Nueva York. Pp. 448-460.

Crane J. H. y W. Campbell. 1990. Origin and distribution of tropical and subtropical fruits. En: *Fruits of Tropical and Subtropical Origin: Composition, Properties and Uses*. Eds. Nagy S. y P. Shaw, W. Wardoski. Florida Science Source, Inc. Lake Alfred, Florida. Pp. 1-65.

Cuevas J. A. 1994. Spanish plum, red mombin (*Spondias purpurea*). En: *Neglected Crops: 1942 from a Different Perspective*. J.E. Hernández y J. León (eds.). Plant Production and Protection Series No. 26 FAO, Roma. Pp. 111-115.

Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 847 p.

Choe T. H. y K. V. Thimann. 1975. The metabolism of oat leaves during senescence III. The senescence of isolated chloroplast. *Plant Physiol.* 55: 828-834.

Da Silveira P., W., A.C. Vello L.D., A.A. Oliveira F., C.A. da Silva L. S. Cerqueira de Jesús, P.L. Pimentel C. y E. Monteiro A. 2003. Caracterización física, físico-química e química de frutos de genótipos de cajazeiras. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38(9):1059-1066.

Davies N. 1988. Los antiguos reinos de México. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 248 p.

De Acosta J. 1985. Historia Natural y Moral de las Indias. Fondo de Cultura Económica 2da. Ed. México D.F. 444 p.

De Brito C., N., G. Milanez de Resende y L. T. De Lima B. 2000. Processamento do fruto do imbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.). *Ciênc. agrotec., Lavras* 24(1) 252-259.

De Gortari E. 1979. La ciencia en la historia de México. Grijalbo. México D.F. 449 p.

De la Torre Villar E. y R. Navarro de Anda. 1992. Historia de México I. Época prehispánica y colonial. McGraw-Hill. México, D.F. 226 p.

Diamond J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418: 700-707.

Díaz del Castillo B. 1992. Historia verdadera de la conquista de la Nueva España. Editores Mexicanos Unidos S.A. 2da edición. México D.F. 754 p.

Ellsworth D. S. y P. B. Reich. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96:169-178.

- Estrada V. R. I. 1987. El cultivo del nance (*Byrsonima crassifolia* L.) en el Ejido de Campos, Mpio de Manzanillo, Colima. Tesis Ing. Agrónomo. Fac. de Agronomía. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 75 p.
- Farmer Jr. R.E. 1997. Seed Ecophysiology of temperate and boreal zone forest trees. St. Lucie Press. Florida, 253 p.
- Fernandes S. C. A. 1997. Dispersão da variabilidade fenotípica do umbuzeiro no semi-árido Brasileiro. Pesquisa Agropecuária Brasileira 32(9):931-939.
- Fernandes S. C. A. y C. E. De Souza N. 1998. Relação entre caracteres quantitativos do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* A. Camara). Pesquisa Agropecuária Brasileira 33(4):1-8.
- Fernández F. R. y R. Acosta. 1961. Política Agrícola. Fondo de Cultura económica. México, D.F. 264 p.
- Fischer G. 1992. Estado actual y desarrollo del cultivo de frutales caducifolios en Boyaca, Colombia. En: International Symposium on Fruti Growing in Tropical Highlands. G. Fischer y F. Torres C. (eds.). Acta Horticulturae no. 310. Colombia. Pp. 41-50.
- Fitter A. y Hay R. 2002. Environmental physiology of plants. Academic Press 3rd ed. San Diego.
- Fray Toribio de Benavente o Motolinia. 1969. Historia de los Indios de la Nueva España. Ed. Porrúa. México D.F. 256 p.
- Galan S. V. 1994. Possibilities of non-citrus tropical fruits in the Meditteranean. En: International Symposium on Current Developments in Meditteranean Tropical and Subtropical Fruit Production and Research. Papandreu Th. Nicosia (ed.). Acta Horticulturae no. 365. Cyprus. Pp. 25-42.

Galván R. R. 1988. Los municipios de Jalisco. Colección Enciclopédica de los Municipios de México. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Jalisco, Centro Nacional de Estudios Municipales de la Secretaría de Gobernación, México D.F., 837 p.

Gardiner E. S. y K. W. Krauss. 2001. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology* 21: 1103-1111.

Gerbi A. 1978. La naturaleza de las Indias Nuevas. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 562 p.

Gifford R. M. y L. T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 485-509.

Gispert C., M. y H. Rodríguez G. 1998. Los Coras: plantas alimentarias y medicinales de su ambiente natural. Instituto Nacional de Ecología, México D.F. 128 p.

Harlan J. R. 1983. Directing the accelerated evolution of crop plants. In: Meudt, J. (ed.). *Strategies of Plant Reproduction*. BARC Symposium 6. Allandale, Osmun Publishers. Granada. Pp: 61-69.

Hernández-Martínez, E., E. Avitia-García y A. M. Castillo-González. 2000. Desarrollo floral en ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.). *Revista Chapingo, Hortic.* 5(1): 49-53.

Hernández X. E. 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. . Colegio de Posgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. 69 p.

Huxley P. A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems,. En: P. A. Huxley (ed.). *Plant research and agroforestry*. International Center for Research in Agroforestry, Nairobi, Kenia. Pp. 503-525

Informe Recursos Fitogenéticos. Costa Rica. 1996. CONAREFI y ONS.

Instituto de Geografía y Estadística. 1979. Análisis Geoeconómico. Universidad de Guadalajara. Serie Municipios.

James S. A. y D. T. Bell. 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of *Eucalyptus globules* ssp. *globules* provenances. *Tree Physiology* 20: 1007-1018.

Jardel P. E. J. 1994. Diversidad ecológica y transformaciones del paisaje en el Occidente de México. En: Transformaciones Mayores en el Occidente de México. R. Ávila Palafox (ed.). Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. Pp. 13-39.

Jiménez-Osornio J. J., M. R. Ruenes M. y P. Montañés E. 1999. Agrodiversidad de los solares de la península de Yucatán. *Red, Gestión de Recursos Naturales* 14: 30-40.

Kemp H. y H. Wustenberghs. 1998. Screening of plums and prunes for fresh consumption, 1988–1997. *Acta Hort. (ISHS)* 478:207-216

Kitao M., T. T. Lei, T. Koike, H. Tobita y Y. Maruyama. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment* 23: 81-89.

Koziol M. J. y M. J. Macia. 1998. Chemical composition, nutritional evaluation and economic prospects of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *Economic Botany* 52(4): 373-380.

Krickeberg W. 1961. Las antiguas culturas mexicanas. Fondo de Cultura económica. México D.F. 476 p.

- Kushman L. J., y W. E. Ballinger. 1975. Relation of quality indices of individual blueberries to photoelectrics measurements of anthocyanin content. J. Amer. Soc. Hort. Sci, 100: 561-564.
- Lambers H., S. F. Chapin III y T. L. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, Nueva York, 540 p.
- Lamberts M. y H. H. Crane. 1990. Tropical fruits. En: J. Janick y J.E. Simon (eds.). Advances in New Crops. Timber Press, Portland, OR. Pp. 337-355.
- Langenheim J. H., C. B. Osmond, A. Brooks y P.J. Ferrar. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. Oecologia. 63:215-224.
- Lawton R. 1983. *Didymopanax pittieri*. En: D. Janzen (ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 233
- León J. y P Shaw. 1990. *Spondias*: The red mombin and related fruits. En: Fruits of Tropical and Subtropical Origin: Composition, Properties and Uses. Nagy S. y P. Shaw, W. Wardoski (eds.). Florida Science Source, Inc. Lake Alfred, Florida. Pp. 116-126.
- Leroy J. F. 1968. Les fruits tropicaux et subtropicaux. Press Universitaires de France. Paris. 128 p.
- Long P. S., S. Humphries, y P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molec. Biol. 45:633-672.
- López Lillo, A. y Sánchez de Lorenzo, J. M. 2001. Árboles en España: Manual de Identificación. Mundiprensa. Madrid, España, 654 p.

- López R. D. 1988. El abasto de los productos alimenticios en la ciudad de México. Fondo de Cultura económica, México D.F. 583 p.
- Lorenzo-Bautista J. L. 1977. El desarrollo prehistórico e histórico de los agroecosistemas. En: Hernández-Xolocotzi, E. (ed.). Agroecosistemas de México. Colegio de Postgraduados. Primera Edición. Chapingo, México. Pp: 1-21.
- Lorenzo-Bautista J. L. 1992. Agroecosistemas prehistóricos. En: González C.J. (ed.) Chinampas prehispánicas. Antología, Serie Arqueología. México D.F. Pp: 1-20.
- Lowry O. H., N. J. Roseborough, A. L. Farr y R. J. Randall. 1951. Protein measurements with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193: 265-275.
- Luby J. J. 2003. Taxonomic classification and brief history. En: Apples: Botany, Production and Uses. Eds. D.C. Ferree y I.J. Warrington. CABI Publishing. Londres. Pp. 1-14.
- Lüttge U. 1997. Physiological Ecology of Tropical Plants. Springer Verlag, Nueva York. 384 p.
- Macía J. M. y A. S. Barfod. 2000. Economic botany of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in Ecuador. Economic Botany 54(4): 449-458.
- Malavasi U. C. y M. M. Malavasi. 2001. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobrum parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. Tree Physiology 21: 701-703.
- Mandujano S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea*. Revista de Biología Tropical 42:107-114.
- Mapes S. C. 1991. La importancia de las comunidades campesinas tradicionales en la conservación de los recursos fitogenéticos. En: Avances en el estudio de los

recursos fitogenéticos de México. P. R. Ortega, G. Palomino H., F. Castillo, V. A. González y M. Livera (eds.) Sociedad Mexicana de Fitogenética. México D.F. Pp. 31-51.

Marenco R. A., J. D. de C. Goncalves y G. Vieira. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology* 21: 1311-1318.

Martin G. J. 2001. *Etnobotánica: Pueblos y Plantas, manual de conservación*. Nordan Comunidad. Montevideo, Uruguay. 240 p.

Martínez M. 1996. *Las plantas medicinales de México*. 6ta ed., 7ma reimpresión. Ed Botas. 656 p.

McLaren G. F. y P. G. Glucina. 1995. *Prunes: Prospects For A New Fruit Crop In New Zealand*. The Horticulture and Food Research Institute of New Zealand Ltd.

Mediavilla S., A. Escudero y H. Heilmeyer. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interespecific and comparisons. *Tree Physiology* 21: 251-259.

Medina-García G., J. A. Ruiz-Corral y R. A. Martínez-Parra. 1998. *Los Climas de México*. CIRPC-INIFAP-SAGAR. Libro Técnico No. 1. Guadalajara, México. 103 p.

Mendieta N. L. 1985. *El problema agrario de México y la ley Federal dela Reforma Agraria*. Editorial Porrúa, México, D.F. 667 p.

Miller A. y B. Schall. 2002. Genetic variation in a Central American fruit tree (*Spondias purpurea* L., Anacardiaceae) based on DNA sequence data. p. 151. *Botany in the Curriculum: Integrating Research and Teaching*, Annual Scientific Conference, University of Winsconsin, Madison, Wisconsin.

Miller A. y B. Schall. 2003. Phylogeography of a Mesoamerican fruit tree (*Spondias purpurea* L. Anacardiaceae), based on chloroplast sequence data. Botany 2003 Annual Meeting July 2003, Mobile, Alabama.

Miller A. J. 2004. Associate Curator, Botany Section Postdoctoral Research Associate University of Colorado Museum.

Mitchell J. D. y S. A. Mori. 1987. The cashew and its relatives (*Anacardium*: Anacardiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 42:1-76.

Mooney H. A., O. Bjorkman, A. E. Hall, E. Medina y P. B. Tomlinson. 1980. The study of physiological ecology of tropical plants -current status and needs. *Bio-Science* 30: 22-26.

Morton J. 1987. Purple mombin. En: *Fruits of Warm Climates*. Julia F. Morton (ed.). Creative Resource Systems, Inc. Miami, Florida. Pp. 242-245.

Mott K. A. y O. Michaelson. 1991. Amphistomy as an adaptation to light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 78:76-79.

Mulkey S. S. y S. J. Wright. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. En: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S. Mulkey, R.L. Chazdon y A.P. Smith. Chapman and Hall, New York. Pp 187-216.

Mulkey S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith. 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York.

Murdoch A. J. y R. E. Ellis. 1993. Longevity, viability and dormancy, pp. 193-230, En: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Michel Fenner ed. CAB International Reino Unido.

Nakano H., A. Makino y T. Mae. 1997. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiol* 115:191-198.

Nakasone H. Y. y R. E. Paul. 1988. Tropical fruits. CAB International Wallingford Reino Unido. 445 p.

Niegel W. 1992. La fruticultura de hoja caduca en Ecuador. En: International Symposium on Fruit Growing in Tropical Highlands. G. Fischer y F. Torres C. (eds.). *Acta Horticulturae* no. 310. Colombia. Pp. 23-40.

Nielsen G. H. y D. Nielsen. 2003. Nutritional requirements of apple. En: *Apples: Botany, Production and Uses*. Eds. D.C. Ferree y I.J. Warrington. CABI Publishing. London. Pp. 267-302.

Nobel P. S. 1994. Remarkable agaves and cacti. New York: Cambridge University Press. 166 pp.

Orcutt D. M., y E. T. Nilsen. 2000. *The Physiology of Plants Under Stress*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 683 p.

Orozco A. J. 1992 La agroindustria: una de las bases de la industrialización en Guadalajara. En: *Guadalajara en el Umbral del Siglo XXI*, J. Arroyo Alejandro y L.A. Velázquez, compiladores. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. Pp. 243-267.

Owen A. L., P. L. Splett y G. M. Owen. 1999. *Nutrition in the community: the art and science of delivering services*. Fourth ed. Mc.Graw-Hill. Boston. 654 p.

Palafox A. R. 1994. *El Occidente de México en el Tiempo*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 223 p.

Pell S. K. 2004. Molecular Systematics of the cashew family (Anacardiaceae). Tesis de Doctorado. Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. 187 p.

Pennington T. D. y J. Sarukhán: 1998. Árboles tropicales de México. 2da edición. Fondo de Cultura Económica – Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 521 p.

Pérez-González S. 1997. Fruit research and development of temperate zone fruits in México.. En: Proceedings of the Fifth International Symposium on Temperate Zone Fruits in the Tropics and Subtropics. A.B. Küden y F.G. Dennis (eds.). Acta Horticulturae no. 441. Turquía. Pp. 29-47.

Pieters A. J., M. J. Paul y D. W. Lawor. 2001. Low sink demand limits photosynthesis under P_i deficiency. Journal of Experimental Botany. 52: 1083-1091.

Pimienta-Barrios E. 1990. El nopal tunero. Libros Tiempos de Ciencia. Departamento de Investigación Científica y Superación Académica. Universidad de Guadalajara. 246p.

Pimienta-Barrios E. 1994. Prickly pear (*Opuntia* spp.): a valuable fruit crop for the semiarid lands of Mexico. J. Arid Env. 27: 1-11.

Pimienta-Barrios E. 2004. Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Departamento de Ecología, Universidad de Guadalajara.

Pimienta-Barrios E. y B. C. Ramírez-Hernández. 2003. Phenology, growth, and response to light of ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L. Anacardiaceae). Economic Botany 57(4): 481-490.

- Pimienta-Barrios E. y P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48, 76-83.
- Pimienta-Barrios E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationship with soluble sugars and irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120 (6): 1082-1086.
- Popenoe W. 1948. *Manual of tropical and subtropical fruits*. Hafner Press. Nueva York. 474 p.
- Primack D., C. Imbres, R. B. Primack, A. J. Miller-Rushing y P. Del Tredici. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* 91: 1260-1264.
- Ramos-Rodríguez y Hernández-Xolocotzi. 1977. Reflexiones sobre el concepto de agroecosistemas. En: Hernández-Xolocotzi, E. (ed.). *Agroecosistemas de México*. Colegio de Postgraduados. Primera Edición. Chapingo, México. Pp. 531-538.
- Ramsundar D., E. Commissiong, N. Badrie, G. Baccus-Taylor y J. Spence. 2002. Processing and quality evaluation of whole canned 'dwarf' golden apples (*Spondias cytherea*). *Journal of Food Quality* 25 (1): 13-25.
- Rôças G., B. C. Franca y F. S. Rubio. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* 11: 469-473.
- Rôças G., F. R. Scarano y C.F. Barros. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Bot. J. Linn. Soc.* 136:231-238.

Rodin L. E. y N. I. Bazilevich. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Boyd Ltd. Londres 288 p.

Rodríguez E. S. y H. S. Villaseñor. 1988. Evaluación de la propagación por estacado de tres tipos de ciruela mexicana (*Spondias* spp L.) en el estado de Colima. En: Resúmenes del XII Congreso de Fitogenética 18-22 de julio 1988. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo Edo. de México. Pp. 133.

Ruenes M., R. y J. Jiménez O. 2001. Phenological characterization of *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae) cultivated in the home gardens of Hocabá, Yucatán. The 21st Symposium in Plant Biology. Riverside "Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wild land Interface. Universidad de California.

Ryser P. y L. Eek. 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. Amer. J. Bot. 87:402-411.

Ryugo, K. 1988. Fruit culture. Wiley, Nueva York, 344 p.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de Mexico. Limusa Noriega, Mexico, D. F. 432 p.

Salisbury F. B. y C. W. Ross. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México, D. F. 259 p.

Salisbury F. B. y C. W. Ross. 1992. Plant Physiology. 4 th ed. Wadsworth, Belmont, CA.

Salunkhe D. K. y S. S. Kadam. 1995. Handbook of fruit science and technology: production, composition, storage and processing. D. K. Salunkhe, S. S. Kadam y Marcel Dekker (eds.), Inc. Nueva York. 611 p.

Samson J. A. 1986. Tropical fruits. Longman Scientific & Technical, Singapore. 335 p.

Santos C. A. F. 1999. *In situ* evaluation of fruit yield and estimation of repeatability coefficient for major fruit traits of umbu tree (*Spondias tuberosa* (Anacardiaceae)) in the semi-arid region of Brazil. Genetic Resources and Crop Evolution. 46(5): 455-460.

Silva B. E. 1992. Diagnóstico y perspectivas de las regiones productoras de frutales caducifolios en Colombia. En: International Symposium on Fruit Growing in Tropical Highlands. G. Fischer y F. Torres C. (eds.) Acta Horticulturae no. 310. Colombia. Pp. 51-57.

Sistrunk W. A. y J. M. Moore. 1988. Calidad. En: Moore, J. N. y J. Janick (eds.). Métodos Genotécnicos en Frutales. AGT, S. A. México, D.F.

Smith S. E. y D. J. Read. 1997. Mycorrhizal symbiosis, 2da ed. Academic Press. San Diego, Calif. 605 p.

Somogyi, M. 1952. Notes of sugar determination. J. Biol. Chem. 195: 19-23.

Soustelle, J. 1970. La vida cotidiana de los aztecas en vísperas de la conquista. Fondo de Cultura Económica 2da edición. México D.F. 283 p.

St. Louis C. y N. Badrie. 2002. Production of a fruit based hot sauce using golden apples (*Spondias cytherea*) in the Caribbean: Effects of peel addition, brining and storage on quality sauces. Journal of Food Quality. 25 (6): 519-532.

Standley P. C. 1961. Trees and Shrubs of Mexico. Smithsonian Institution. Washington, D.C. Tomo III. 848 p.

Strauss-Debenedetti S. y F. A. Bazzaz. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different sucesional positions. Oecología 87: 377-387.

Sturrock, D. 1959. Fruits for southern Florida. Southeastern Printing Co., Inc. Florida. 186 p.

Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, USA.

Tivy J. 1993. Biogeography. 3ra ed. Nueva York.

Toldam-Andersen T. B. y P. Hansen. 1998. Priority of fruit quality parameters based on differences in growing conditions. En: Proceedings of the Second Workshop on Pome Fruti Quality. Ed. M. Blanke. Acta Horticulturae. Alemania. Pp. 71-87.

Tomas V. M. L. 1992. Caracterización de la variación de algunos componentes químicos de la pulpa y semilla del fruto de pitaya (*Stenocereus queretaroensis* [Weber] Buxbaum). Tesis de Licenciatura. Fac. de Cs. Biológicas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara 86 p.

Torres M. y D. Jáuregui. 1999. Caracterización anatómica y foliar de cuatro especies de árboles frutales: *Anacardium occidentale* L (Merrey); *Manguifera indica* L. (Mango); *Spondias purpurea* L. (Ciruela de huesito) y *Psidium guajava* L. (Guayaba). *Ernstia* 9(3-4) 154-173.

Torres Montes de Oca A. 1992. El origen de la vocación comercial de Guadalajara, En: Guadalajara en el Umbral del Siglo XXI, J. Arroyo Alejandre y L.A. Velázquez, compiladores. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. Pp. 78-16

Turner B. L. y C. H. Miksicek. 1984. Economic plant species associated with Prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany* 38(2): 179-93.

Uemura A., A. Ishida, T. Nakano, I. Tereshima, H. Tanabe y Y. Matsumoto. 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20: 945-951.

Valliant G. C. 1973. La civilización azteca. Fondo de Cultura Económica. 2da ed. México D.F. 317 p.

Van Damme, P. y X. Scheldeman. 1999. Commercial development of cherimoya (*Annona cherimola* Mill) in Latin America. En: Proceedings of the First International Symposium on Cherimoya. Van Damme V., P. Van Damme y X. Scheldeman (eds.). Acta Horticulturae. Belgium. Pp. 17-41.

Vázquez de Espinoza A. 1948. Compendio y descripción de las Indias Occidentales. Smithsonian Miscellaneous Collections Vol 108. Washington. 801 p.

Vázquez-Yanes C., A. I. Bastis-Muñoz, M. I. Alcocer-Silva, M. Gual-Díaz y C. Sánchez-Dirzo. 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto JO84. CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM. <http://xolo.conabio.gob-mx/arboles/intret-JO84.ntml>.

Watson L. Y M. J. Dallwitz. 1992. The Families of Flowering Plants: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. Version 14 Diciembre 2000. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>.

Wickens G. E. 1998. Ecophysiology of Economic Plants in Arid and Semiarid Environments. Springer. Heidelberg.

Williams W. T. y S. Cifuentes. 1992. Rejuvenecimiento de un huerto modelo de melocotón en el Altiplano de Guatemala por medio de manejo integrado. En: International Symposium on Fruit Growing in Tropical Highlands. G. Fischer y F. Torres C. (eds.). Acta Horticulturae no. 310. Colombia. Pp. 69-81.

Wills R., B. McGlasson, D. Graham y D. Joyce. 1998. Postharvest: An introduction to the physiology & handling of fruit, vegetables & ornamentals. CAB International Sidney, Australia. 262 p.

Wolf B., H. A. Mills y J. B. Jones Jr. 1991. Plant analysis handbook: a practical sampling preparation, analyses ad interpretation guide. Micro Macro Intl., Athens, Georgia.

Zagaja S. W. 1988. Exploración de recursos genéticos. En: Métodos Genotécnicos en Frutales. Moore J.N. y J. Janick (eds.). AGT Editor, S.A. México D.F. Pp. 4-15.

Zotz G. y K. Winter. 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. *En: Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey S., R. L. Chazdon and A. P. Smith (eds.). Chapman and Hall, Nueva York. Pp. 89-118.

Anexo I

Entrevista

1. Nombre
2. Edad
3. Lugar de nacimiento
4. Tiempo viviendo en la localidad
5. Actividad económica principal de entrevistado y de los habitantes de la localidad. Otros cultivos que se realicen en la región
6. Número de huerto/extensión que hay en la localidad
7. Desde cuándo tiene huerto de ciruelo
8. Extensión del huerto/cantidad de árboles que tiene
9. Manejo que le da al huerto (poda, fertilizantes, riego, etcétera)
10. Variedades que cultiva
11. Producción y comercialización del fruto (precio, punto de venta, variedades que se comercializan mejor, porcentaje que se comercializa y fruto que no se vende)
12. Usos que le dan a la planta entera
13. De dónde provienen los ejemplares que tiene en su huerto
14. Existen poblaciones/ejemplares silvestres, que uso/manejo se les da.
15. Cómo se propaga el ciruelo silvestre y cultivado, mejor época para propagación