

# scientia CUCBA

Volumen dedicado en homenaje a la doctora  
*Luz María Villarreal de Puga*

## CONTENIDO



Universidad de  
Guadalajara  
Centro Universitario de  
Ciencias Biológicas y  
Agropecuarias

COORDINACIÓN DE  
INVESTIGACIÓN

La maestra Luz María Villarreal de Puga

Juan de Jesús Taylor Preciado **1**

Especies arbóreas de la costa de Jalisco, México, utilizadas como forraje en sistemas silvopastoriles

María Leonor Román Miranda, Antonio Mora Santacruz y Agustín Gallegos Rodríguez **3**

Totipotencia celular: Una revisión y aplicación del concepto

Liberato Portillo y Fernando Santacruz-Ruvalcaba **13**

Florística y ecología de las especies de arvenses del maíz de temporal en Ixtlahuacán del Río, Jalisco

Servando Carvajal y Alfredo Frías Castro **19**

Ecofisiología de la ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L., ANACARDIACEAE)

Eulogio Pimienta Barrios y Blanca C. Ramírez Hernández **65**

La contaminación acuática y la inmunidad de los peces

Manuel Iván Girón-Pérez y Galina P. Zaitseva **83**

Las especies silvestres de *Phaseolus* L. (FABACEAE) en la cuenca de los ríos Verde y Santiago y Nevado de Colima, del Occidente de México

Rogelio Lépez Ildelfonso, Raymundo Ramírez Delgadillo, José de Jesús Sánchez González, José Ariel Ruiz Corral y Daniel Debouck **91**

*continúa en la contraportada*

DICIEMBRE DE 2004

1-2

NÚMERO 6

VOLUMEN

**CONTENIDO** *(continuación)*

Efectos del cambio de uso del suelo sobre la composición química de éste en un bosque nuboso de Ecuador

Jörg Hilpmann, Mengistu Abiy y Franz Makeschin **101**

DICIEMBRE DE 2004

1-2

NÚMERO

6

VOLUMEN



**scientia-CUCBA** es el órgano oficial de difusión científica del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara. Es una publicación Interdisciplinaria de Ciencias Biológicas, Agropecuarias y Ambientales que se da a la luz cada seis meses.

Editor Jefe: Servando Carvajal

### Comité Editorial

- Óscar Aguirre Calderón.** Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. *oaguirre@fcf.unnl.mx*
- Esther Albarrán Rodríguez.** Departamento de Medicina Veterinaria, CUCBA. Zapopan, México. *ealbarra@cucba.udg.mx*
- Jacinto Bañuelos Pineda.** Departamento de Medicina Veterinaria. CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *jpineda@cucba.udg.mx*
- Anatoli Borodanienco.** Instituto de Ciencias Agrícolas (ICA), Universidad de Guanajuato, México. *anatolib@dulcinea.ugto.mx*
- Sara Caballero Chacón.** Departamento de Fisiología y Farmacología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, México. *saracachas@hotmail.com*
- Miguel Ángel Carmona Medero.** Facultad de Veterinaria. Universidad Nacional Autónoma de México. México. *medero48@hotmail.com*
- Servando Carvajal.** Departamento de Botánica y Zoología CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *scarvaja@cucba.udg.mx*
- Alejandro Castillo Ayala.** Universidad de Texas A & M. U.S.A. *a-castillo@tamo.edu*
- Luis Eduardo Chalita Tovar.** Colegio de Posgraduados, Chapingo, México. *chalita@colpos.colpos.mx*
- Ir. Daniel G. Debouck.** Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. *d.debouck@ceglar.org*
- Eric Esteve.** Centro Mas Bove. Tarragona, España. *eric.esteve@irta.es*
- René Funes Rodríguez.** CICIMAR-IPN, Baja California, México. *rfunes@ipn.mx*
- Edmundo García Moya.** Colegio de Posgraduados de Chapingo, México. *edmundo@colpos.mx*
- Steve Gliessman.** Universidad de California, Campus Santa Cruz. USA. *gliess@zxx.ucsc.edu*
- Rafael Gómez Kasky.** Universidad de Las Villas, Cuba. *suspen@ibp.edu.cu*
- Eduardo González Izquierdo.** Universidad de Pinar del Río, Cuba. *eduardo@af.upr.edu.cu*
- David Hansen.** Midamerican International Agricultural Consortium, Iowa State University. U.S.A. *miac@iastate.edu*
- Clemente Lemus Flores.** Instituto de Medicina Veterinaria de la Universidad Autónoma de Nayarit. México. *clemus@nayar.mx*
- Rogelio Lépiz Ildelfonso.** Departamento de Producción Agrícola, CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *rlepiz@cucba.udg.mx*
- Ángel Luque Escalona.** Universidad de Las Palmas, Gran Canaria, España. *aluque@dbio.ulpgc.es*
- Jorge Manzo.** Laboratorio de Neurociencias, Universidad Veracruzana, México. *jmanzo@altavista.net*
- Jaime Morales Hernández.** Programa Universitario de Medio Ambiente y Desarrollo. Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Occidente (ITESO), Jalisco, México. *jaimem@iteso.mx*
- Xavier Navarro Acebes.** Departament de Biologia Cel·lular, de Fisiologia i d'immunologia, Bellaterra, España. *Xavier.Navarro@uab.es*
- Guillermo A. Navarro.** Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) - Turrialba, Costa Rica. *gnavarro@catie.ac.cr*
- Michael F. Notan.** Collage of Agriculture, Food & Natural Resources, University of Missouri, Columbia, U.S.A. *agmike@muccmail.missouri.edu*
- Alejandro Ortega Corona.** Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Ciudad Obregón, Sonora, México. *aoc@cirmo.inifap.conacyt.mx*
- Daniel Ortuño Sahagún.** Departamento de Biología Celular y Molecular, CUCBA. Zapopan, Jalisco. México. *dortunos@cucba.udg.mx*
- José Manuel Palma García.** Universidad de Colima, México. *palma@cgic.ucol.mx*
- Alfonso Peña Ramos.** Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP-Ags.), Aguascalientes, México. *apena@pabellon.inifap.gob.mx*
- Enrique Pimienta Barrios.** Departamento de Producción Agrícola, CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *enriquep@cucba.udg.mx*
- Oliver Pratseval Algels.** Centro de Tecnología de la Carne. Monells (Girona) España. *mariaangeles.oliver@irta.es*

*continúa en la tercera de forros*

## Comité Editorial (continuación)

**Ruperto Quesada Monge.** Instituto Tecnológico de Costa Rica. *rquesada@itcr.ac.cr*

**José Luis Quintanar Stephano.** Departamento de Fisiología y Farmacología, Centro de Ciencias Básicas, Universidad Autónoma de Aguascalientes, México. *jlquinta@correo.uaa.mx*

**Javier Ramírez Juárez.** Colegio de Posgraduados, Campus Tecamachalco, Puebla, México. *rjavier@colpos.colpos.mx*

**J. Antonio Rentería Flores.** Centro Nacional de Investigación en Fisiología Animal. INIFAP. Ajuchitlan, Querétaro. México. *rent0021@hotmail.com*

**Eduardo Ríos Jara.** Departamento de Ecología, CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *edurios@cucba.udg.mx*

**José de Jesús Sánchez González.** Departamento de Producción Agrícola, CUCBA. Zapopan, Jalisco. México. *jjsanche@cucba.udg.mx*

**Juan de Jesús Taylor Preciado.** Departamento de Medicina Veterinaria, CUCBA. Zapopan, Jalisco. México. *jytaylor@cucba.udg.mx*

**Joan Tibau.** Centro de Control Porcino. Monells (Girona) España. *joan.tibau@irta.es*

**Francisco José Trigo Tavera.** División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. México. *trigo@servidor.unam.mx*

**Enrique Trovo Diéguez.** CIBNOR, Baja California, México. *etrovo@cibnor.mx*

**Raúl E. Vargas García.** Departamento de Medicina Preventiva, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. México. *revg@servidor.unam.mx*

**Mario Abel Vázquez García.** Departamento de Producción Agrícola, CUCBA. Zapopan, Jalisco, México. *mgarcia@cucba.udg.mx*

**Alejandro Velásquez Martínez.** Colegio de Posgraduados de Chapingo, México. *alevela@colpos.mx*

**Enrique Verdú Navarro.** Departament de Biologia Cel·lular, de Fisiologia i d'immunologia, Bellaterra, España. *Enric.Verdu@uab.es*

**Francisco Villalpando Ibarra.** Organización Meteorológica Mundial (OMM), Ginebra, Suiza. *fvillalpando@bliuwin.ch*

---

DIRECTORIO DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**José Trinidad Padilla López**

*RECTOR GENERAL*

**Itzcóatl Tonatiuh Bravo Padilla**

*VICERRECTOR EJECUTIVO*

**Carlos Jorge Briseño Torres**

*SECRETARIO GENERAL*

**Juan de Jesús Taylor Preciado**

*RECTOR DEL CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS*

**Enrique Pimienta Barrios**

*SECRETARIO ACADÉMICO DEL CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS*

**Servando Carvajal**

*COORDINADOR DE INVESTIGACIÓN DEL CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS*

**scientia-CUCBA** (ISSN: 1665-8493) es una publicación semestral (junio, diciembre) y está disponible mediante suscripción que puede hacerse a la Coordinación de Investigación del CUCBA, U. de G., km 15.5 Carretera Guadalajara a Nogales, Las Agujas, Zapopan, 45110, Jalisco, México. Tel.: (0133) 3777 1155; Fax.: (0133) 3777 1150

**CERTIFICADO DE RESERVA DE DERECHOS AL USO EXCLUSIVO  
NÚMERO: 04-2003-101714124100-102**

*La opinión que se expresa en los artículos es responsabilidad de los autores. Se autoriza la reproducción total o parcial de los trabajos, siempre y cuando se cite la fuente y no sea con fines de lucro.*

Se agradece a Mollie Harker la revisión y traducción de los resúmenes al inglés.

Diseño, maquetación y tipografía:  
Servando Carvajal  
con la colaboración de Alfredo Frías Castro

Diseño de Portada: Saulo Cortés

## La maestra Luz María Villarreal de Puga\*

Juan de Jesús Taylor Preciado

*Rector del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Las Agujas, Nextipac, Zapopan, km 15.5 Carretera Guadalajara a Nogales, Jalisco, 45101, México. Correo-e: jjtaylor@cucba.udg.mx*

Señor Rector General de la Universidad de Guadalajara, José Trinidad Padilla López  
Señor Vicerrector Ejecutivo Izcoatl Tonatiuh Bravo Padilla  
Señor Secretario General Carlos Briseño Torres  
Maestra Luz María Villarreal de Puga  
Señores Rectores de Centros Universitarios  
Señoras y Señores Invitados especiales  
Compañeros Universitarios

En días pasados el Consejo General Universitario, a petición del Consejo de Centro de Ciencias Biológicas y Agropecuarias otorgó, con base a sus logros académico-científicos, el máximo reconocimiento de nuestra Universidad, el grado de Doctora *Honoris Causa* a la maestra Luz María Villarreal de Puga. Un merecido reconocimiento por una vida y, eso es, toda una vida entregada fundamentalmente a la labor académica en nuestra Universidad. Esta honrosa consideración coloca a la Maestra Villarreal de Puga junto con otros pensadores, científicos, intelectuales, humanistas, filósofos y académicos destacados tanto en los ámbitos nacional e internacionales que nuestra universidad ha distinguido.

En los últimos años se han analizado y escrito trabajos relacionados con la vida y obra de la «maestra Puga» —como es conocida comúnmente—, sería necio y vano de nuestra parte transitar

por el camino muchas veces andado y mencionar lo que relatores más brillantes ya han dado a conocer; de hecho, es oportuno señalar que el doctor Servando Carvajal, miembro de nuestra comunidad universitaria ha encabezado la edición de un magnífico documento que rescata elementos biográficos y académicos de nuestra homenajeada. No obstante, es de total importancia resaltar algunos puntos.

Hoy día y después de largos años de análisis y discusiones, la Secretaría de Educación Pública propuso que los profesores investigadores de cualquier Universidad, para ser considerados como de «perfil deseable», esto es, de alta calidad, deben desarrollar diversas actividades como docencia, ofrecer tutoría a sus alumnos y desarrollar actividades de investigación; es decir, generar conocimiento científico original, dirigir trabajos de tesis y difundir los resultados a través de artículos en

---

\* Discurso leído en el Paraninfo de la Universidad de Guadalajara, con motivo de la entrega del grado de Doctora *Honoris Causa* a la Maestra Luz María Villarreal de Puga, el 14 de mayo de 2004.

revistas técnicas y actividades de extensión o servicio al público.

Pues bien, al revisar el currículum de la maestra Villarreal de Puga, podemos apreciar que todas esas actividades las ha realizado en su larga trayectoria académica. Es legendaria su participación en docencia, ya que impartió cátedra durante muchos años, sobre todo en las carreras de Agronomía y Biología; en cuanto a tutoría, no solamente la ha ofrecido a sus estudiantes, sino que continúa brindando asesoría y consejo a profesionales e incluso a profesores-investigadores. Su actividad científica y visión han permitido que el Departamento de Botánica y Zoología cuente con una de las colecciones más importantes de nuestro país y que varias especies vegetales lleven su nombre. Ha dirigido una ingente cantidad de trabajos de tesis y publicó importantes artículos científicos de su especialidad.

No es posible dejar de mencionar que a ella se debe, en gran medida, el hecho de que, con la firme colaboración del primer Rector General de nuestra Universidad, Licenciado Raúl Padilla López, se haya logrado gestionar la Reserva Ecológica de Manantlán.

En resumen, las actividades de la Maestra Villarreal de Puga, la hubieran podido haber considerado, de acuerdo a los parámetros actuales, como una

maestra de alta calidad permanentemente.

Por otro lado, qué pobre sería otorgar un reconocimiento a un personaje cuyos logros fueran ubicados sólo en el campo del conocimiento, ya que parte importante de la vida corresponde a la ética, la moral y la relación social. En ese sentido, gran parte del reconocimiento que a diario recibe la Maestra Puga se debe a una gran virtud: su calidad humana y simpatía que incluye firmeza y seriedad en el trabajo. Como establece José Ingenieros en su libro «El hombre mediocre»: 'La virtud eleva sobre la moral corriente; implica cierta aristocracia del corazón, propia del talento moral; el virtuoso se anticipa a alguna forma de perfección futura. La virtud es originalidad. Solamente los virtuosos poseen talento moral y es obra suya cualquier ascenso hacia la perfección'.

La Maestra Villarreal de Puga es en esa forma, virtuosa, y ha explotado su talento a través de sus acciones. Solamente posee un gran defecto, es presumida; con frecuencia hace alarde de que tiene 91 años, que es feliz y que continúa trabajando en beneficio de nuestra universidad y de la sociedad en general.

Felicidades a la Maestra Puga por este merecido reconocimiento que nuestra universidad le otorga.

## Especies arbóreas de la costa de Jalisco, México, utilizadas como forraje en sistemas silvopastoriles

María Leonor Román Miranda, Antonio Mora Santacruz y Agustín Gallegos Rodríguez

Departamento de Producción Forestal, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Las Agujas, Nextipac, Zapopan, km 15.5, Carretera Guadalajara a Nogales, Jalisco, 45101, México; Apdo. Postal 39-82, c. p. 44171. Correo-e: rmm32103@cucba.udg.mx

**Resumen:** La diversidad de especies en zonas subtropicales, representa un recurso importante en explotaciones agropecuarias, por lo que el objetivo de esta investigación fue identificar arbóreas y arbustivas que consume el ganado, evaluar sus características químico-nutrientales y los diversos usos de estas especies en el medio rural. El estudio se realizó en la microcuenca «La Quebrada», del municipio de Tomatlán, Jalisco, con base a recorridos de campo, encuesta a productores e información bibliográfica. En la época de consumo, se llevaron a cabo muestreos de la parte comestible para análisis bromatológicos posteriores; en las especies más abundantes se determinó también el contenido de minerales. Los resultados muestran un total de cuarenta especies forrajeras; por su abundancia predomina la familia Leguminosae, a las Moraceae, representada por el «capomo» (*Brosimum alicastrum* Sw.), considerada esta una especie multipropósito y de vasta distribución en el área, la cual aprovechan diferentes especies de animales. Sobresalen en el consumo aquellas especies que aportan hojas y frutos, sobre todo durante la época seca. La calidad nutritiva respecto al contenido de proteína cruda oscila de 4.62 hasta 23.90%, éste último valor corresponde al fruto de *Leucaena lanceolata* S. Watson. Respecto al contenido de minerales referido al nitrógeno, el mayor contenido es para la semilla de la «parota» [*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.] con 3.65 ppm, esta misma especie obtuvo el valor más alto en contenido de fósforo cuando se realizó el análisis del fruto completo (11.7 ppm). El mayor valor del potasio fue para este taxón en la vaina sin semilla (50 ppm), no así en el contenido de calcio, donde el valor máximo se obtuvo de la hoja seca del «habillo» (*Hura polyandra* Baill.) con 30.0 ppm. Entre otros usos predomina, la obtención de néctar y polen mediante la apicultura y el aprovechamiento en la medicina tradicional. Se concluye que por la diversidad de especies, abundancia de algunas de ellas y los múltiples usos que de ellas se hacen, representan una opción viable para ser integradas en sistemas silvopastoriles sustentables.

**Palabras clave:** Especies multipropósitos, follaje, frutos, materia seca, proteína cruda, sustentabilidad, *Enterolobium*, *Hura*, *Brosimum*, *Leucaena*, *Attalea*.

**Abstract:** The diversity of species in the subtropics, represent an important resource in farming exploitations. The objective of this investigation was to

identify trees and shrubs consumed by livestock, in order to learn their chemical-nutritious characteristics and to evaluate the diversity of uses of these species in a rural area. The study was carried out in the watershed «La Quebrada», in the county of Tomatlán, Jalisco, based on field work, interviews with farmers and bibliographical information. During the grazing season, samples of the edible parts were taken for subsequent bromatologic analysis. In the most abundant species the mineral content was also determined. The results show a total of forty forage species; dominated by members of the family Leguminosae. The family Moraceae was represented by «capomo» (*Brosimum alicastrum* Sw.), considered a multipurpose species with a wide distribution in the area, grazed by different animals. The species of greatest consumption were those that contributed leaves and fruits, during the dry season. The nutritious quality of crude protein (CP) oscillated from 4.62 to 23.90%, this highest value corresponding to fruit of *Leucaena lanceolata* S. Watson. With respect to mineral content had the greatest nitrogen value the seed of the parota [*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.], 3.65 ppm, as well as the highest value of phosphorus in the analysis of the complete fruit (11.7 ppm). The most potassium was found in the pod of this species without the seed (50 ppm). However, the maximum value of calcium content was obtained from the dry leaf of «habillo» (*Hura polyandra* Baill.) with 30.0 ppm. Among others uses of the plants predominates the collection of nectar and pollen in apiculture and uses in traditional medicine. We conclude that a the diversity of species, some of which are abundant and others with multi uses, represent a viable option in sustainable silvopastoral systems.

**Key words:** species multipurpose, forage, fruits, dry matter, crude protein, sustainability, *Enterolobium*, *Hura*, *Brosimum*, *Leucaena*, *Attalea*.

Резюме: Богатство видов в субтропических зонах является важным сельскохозяйственным ресурсом. Цель данного исследования – определение видов деревьев и кустарников, поедаемых скотом, оценка их химических и кормовых характеристик и выяснение существующих применений этих видов в деревенской среде. Исследование проводилось на водоразделе «La Quebrada», поблизости от поселения Tomatlán, штат Jalisco; оно основано на полевых выездах, беседах с фермерами и анализе литературных данных. В сезон выпаса скота собирались образцы съедобных частей растений для последующего броматологического анализа; для преобладающих видов определено, кроме того, содержание минералов. Результаты показали наличие сорока кормовых видов; среди которых преобладают представители семейства Leguminosae. Семейство Moraceae представлено «саромо» (*Brosimum alicastrum* Sw.), который считается видом со множественными применениями, широко распространен в изученной области и поедается различными видами животных. Наиболее потребляемыми оказались виды, —обладающие плодами и листьями в засушливый период. Кормовое качество растений в отношении содержания сырого белка варьирует от 4.62 до 23.90%, наивысшее значение соответствует плоду *Leucaena lanceolata* S. Watson.

В отношении содержания элементов – содержание азота наибольшим оказалось у семян «parota» [*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.] – 3.65 промилле, этот же вид имеет и наиболее высокое содержание фосфора при анализе целого плода (11.7 промилле). Наиболее высокое содержание калия было обнаружено у этого же таксона в кожуре стручка без семян (50 промилле). Наиболее высокое содержание кальция, однако, было выявлено у сухих листьев «habillo» (*Hura polyandra* Baill.) со значением 30.0 промилле. В отношении применения растений доминирует их использование в качестве источника нектара и пыльцы в пчеловодстве, а также применение в традиционной медицине. Мы пришли к выводу, что разнообразные виды, одни из которых преобладают, а другие имеют многочисленные применения, являются жизнеспособными вариантами для интеграции в самоподдерживаемые лесолуговые системы.

**Ключевые слова:** Виды со множественными применениями, кормовые растения, плоды, сухая масса, сырой белок, самоподдерживаемость, *Enterolobium*, *Hura*, *Brosimum*, *Leucaena*, *Attalea*.

## Introducción

El incremento en la población y la demanda de recursos alimenticios propicia la sustitución de ecosistemas naturales por terrenos agrícolas y praderas cultivadas para la explotación ganadera. Esto ha dado lugar al cambio de uso del suelo y a la tala inmoderada, eliminando de diversas especies arbóreas, lo que origina enormes áreas desprovistas de vegetación leñosa. Sin embargo, olvidamos que muchas de estas especies proporcionan beneficios múltiples, sobre todo en la época de sequía, pues tanto el ganado como la fauna silvestre utilizan las hojas, ramas jóvenes, flores y frutos como alimento. De esta forma, se reduce de manera considerable el uso de concentrados en las explotaciones pecuarias (Baumer 1992; Crespo et al. 1996; Domínguez 1996; Escobar 1996; Febles et al. 1995; Niembro 1986; Palma y Flores 1997 y Simón 1996).

Las características nutricionales y la producción de biomasa de muchas especies arbóreas las hace atractivas para incorporarlas a los sistemas de producción ganadera, mejorando la dieta del

animal (Araya et al. 1994). Asimismo, su versatilidad de usos las hace aún más valiosas para ser aprovechadas en sistemas silvopastoriles.

Muchas de estas especies tropicales y subtropicales de tipo arbóreo tienen usos diversos, por lo cual, se denominan árboles multipropósitos (AMP's). Estos son elementos fundamentales para el desarrollo sostenible de los sistemas de producción animal, los cuales deben reunir características de adaptación a diferentes condiciones edafoclimáticas.

Para un manejo óptimo, es indispensable conocer cuales son esos usos, así como su composición química y preferencia en el consumo por las distintas especies animales.

Bajo este contexto, el conocimiento sobre tecnologías que permitan un manejo adecuado de nuestros recursos para incrementar la producción, representan una alternativa viable en la ganadería, lo que contribuye a que sea una actividad rentable, en el aprovechamiento racional y sustentable de los recursos naturales.

En Jalisco, en razón a su diversidad climática y edáfica existe un número

alto de especies arbóreas de usos múltiples; entre ellas, varias leguminosas, componentes importantes del bosque tropical subcaducifolio donde se practica la ganadería en forma extensiva y donde ellas aportan grandes beneficios a la economía estatal, por su amplia distribución en el estado.

No obstante la diversidad vegetal, de muchas de esas especies se desconoce su fenología y calidad nutricional para incorporarlas en las explotaciones pecuarias.

Por tanto, el objetivo de esta investigación fue identificar las arbóreas y arbustivas que consume el ganado, así como su composición química y diversidad de usos en el medio rural.

### Materiales y métodos

El trabajo se basó en observaciones directas de especies arbóreas que se consume en los agostaderos, a través de varios años de trabajo de campo; revisiones bibliográficas disponible, sobre todo de Centro América y del Caribe. Además, se obtuvo información de ganaderos mediante la aplicación de instrumentos diseñados para este fin, así en inventarios forestales de la zona de estudio.

Se colectaron ejemplares de herbario que se depositaron en el Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG); las especies se ordenaron por familias. Asimismo, durante la época seca, se realizaron muestreos de materiales que el ganado consume para su análisis químico proximal. Se determinaron: materia seca (MS); proteína cruda (pc) y minerales de acuerdo a los métodos aprobados por la *Association of Official Analytical Chemists* (AOAC 1990).

El sitio se ubicó en la microcuenca «La Quebrada» del municipio de To-

matlán, Jalisco, México; entre las coordenadas 19°55' Norte y 105°05' Oeste. Comprende una superficie de alrededor de 5,000 hectáreas, con altitudes que varían de 100 a 700 metros.

El sitio en estudio se encuentra dentro del clima denominado 'cálido subhúmedo' con lluvias en verano  $A_{w(w)}$ , según la clasificación de Köppen, con las modificaciones propuestas por García (1988), con una precipitación de 1,000 a 1,500 milímetros al año y una temperatura medial anual de 24 a 26°C.

Desde el punto de vista geológico el área data de la Era Mesozoica, del Cretácico, con rocas ígneas intrusivas como granito, diorita, granodiorita, gabro y diabasa.

Los suelos se clasifican como Regosol-eútrico (Re), Cambisol-crómico (Bc) y Litosol (I).

La vegetación que predomina es selva mediana subcaducifolia [el Bosque Tropical Subcaducifolio de Rzedowski (1983)], representada por un gran número de especies arbóreas, que reportan alturas de 10–40 metros. la mayoría maderables de uso múltiple (Gallegos et al. 2001).

### Resultados y discusión

Como resultado se obtuvo que existen numerosas especies de utilidad ganadera, siendo los bovinos los que con mayor frecuencia aprovechan este recurso. La familia Leguminosae se distingue por la diversidad de árboles multipropósitos con dieciséis taxones, coincidiendo con Clavero (1996), quien mencionó que el uso directo, como forraje se debe al contenido alto de proteína del follaje y de los frutos, producidos en el estiaje. Otra familia de interés en el aspecto forrajero es la de las Moráceas que comprende en la zona seis especies, donde destaca por su importancia y abundan-

cia el «ramón» o «capomo»; dos especies de las familias Anacardiaceae, Palmae y Bombacaceae; el resto de familias con una sola especie, y siete más aún no identificadas (figura 1).

Éstas aportan forraje fresco muy apetecible para los animales, destacando por su número, aquellas especies de las cuales consumen hojas y frutos, así como de las que únicamente aprovechan el fruto, el cual cae al piso, facilitando el consumo por el animal en los agostaderos, y en menor proporción se aprovechan las flores, tal como se indica en la figura 2.

A causa de su abundancia, calidad nutritiva, preferencia por el ganado tanto bovino, caprino, ovino, equino y porcino, y aprovechamiento diverso, merecen especial atención tres especies, arbóreas, entre las que destaca *Brosimum*, el cual un gran número de animales consume en fresco, hojas secas y frutos en diferentes épocas del año. Se encontró que las hojas frescas aportan el mayor porcentaje de proteína (17.6%); mientras que las hojas secas sólo lo hacen con un 8.12%. Otra especie abundante es *Hura*, de acuerdo con los estudios realizados por Gallegos et al. (2001), esta especie junto con el *Brosimum* representan el 71.3% del Índice de Valor de Importancia (IVI) [Gallegos et al. 2001]. Son especies que se comportan como caducifolias en la zona de estudio durante la época seca, donde el ganado aprovecha las hojas secas, representando este recurso una fuente de alimento en el agostadero, con un aporte de proteína para el habillo de (8.00%). Por último, *Enterolobium* produce frutos en abundancia en los meses secos y la semilla contiene hasta un 22.2% de proteína cruda, cuyo aprovechamiento por el ganado es limitado a causa de los tegumentos leñosos, pero puede utilizarse en la formulación de

concentrados para alimentación animal. Los resultados del *Brosimum* coinciden con los reportados por Pardo-Tejeda y Sánchez (Ayala y Sandoval 1995) y Fables et al. (1999). Sin embargo, fueron superiores a los presentados por Carranza et al. (2003), quienes señalaron valores para las hojas de esta especie de 12.96% de proteína, y para los frutos de (8.65%), no así para los frutos de parota con valor de 18.28% de proteína cruda (Cuadro 1).

En cuanto al contenido de minerales, destaca por su valores la parota, tanto para el nitrógeno [3.65% (semilla)], fósforo [11.7 ppm (fruto completo)] y potasio [50 ppm (vainas sin semilla)], En cuanto al contenido de calcio fue el valor más alto (30.05 ppm) el de las hojas secas del habillo (cuadro 2).

Existe, además, una diversidad de especies que son componentes secundarios del tipo de vegetación y que representan otra fuente valiosa de alimento para el ganado durante la época seca. El cuadro 3, muestra la calidad nutritiva del material comestible, el cual incluye frutos, follaje y flor de algunas especies, entre las que destaca en contenido de proteína los frutos de *Leucaena lanceolata* S. Watson y la flor, hoja y fruto del «guamuchil» [*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.]. El contenido de proteína cruda de la «guácima» (*Guazuma ulmifolia* Lam.), fue inferior a los reportados por otros autores como Araya et al. (1994), Ortega et al. (1998), Morales et al. (1998) y Román (2001) quienes obtuvieron valores de 7.94 a 9.10%, pero superior a los de Carranza et al. (2003), con valores de 6.44%. En este grupo el valor más bajo de proteína cruda lo presentó el «coquito de aceite» *Attalea cohune* Mart. (sin la semilla), con 4.62%; sin embargo, es el que presenta mayor contenido de grasa (17.31%).

La mayoría de las especies como ya se dijo, son multipropósitos y en el medio rural se usan en la medicina tradicional para el tratamiento de diversos afecciones, en los cuales incluyen parte de la corteza y hojas. Son también importantes por su aporte de néctar y polen para las actividades apícolas, que no han sido explotada en toda su extensión y que podría redituarse ingresos adicionales en el aprovechamiento del bosque. Otras más de utilizan como cercas vivas y aun para el consumo humano, coincidiendo con los usos para algunas especies que señalaron Martínez (1990) y Araya et al. en 1994 (véase la figura 3).

### Conclusión

De acuerdo a los resultados obtenidos, podemos concluir que existe un gran número de especies forrajeras en el área. El ramón *B. alicastrum*, parota *E. cyclocarpum* y habillo *H. polyandra*, por su abundancia, disponibilidad y calidad nutritiva son un recurso valioso de alimento en la época seca para la ganadería y fauna silvestre.

### Agradecimientos

A PROMEP por el apoyo financiero para este proyecto mediante acuerdo 103.5/03/1140. A Gonzalo M. Curiel Alcaráz de Servicios Forestales El Tuito S. C., a Servando Carvajal por las correcciones del estilo y a dos revisores anónimos por sus sugerencias para mejorar este documento y a Viacheslav Shalisko, por la traducción del resumen al ruso.

### Literatura citada

- Association of Official Analytical Chemists (aoac).** 1990. Official methods of analysis (15<sup>th</sup> edition). Washington, D.C., USA. 70 pp.
- Araya, J., J. Benavides, R. Arias y A. Ruiz.** 1994. Identificación y caracterización de árboles y arbustos con potencial forrajero en Puriscal. Copilados de Árboles y Arbustos Forrajeros en América Central. Vol. 1 CATIE. Costa Rica pp 31–64.
- Ayala, A. y S. M. Sandoval.** 1995. Establecimiento y producción temprana de forraje de ramón (*Brosimum alicastrum* Swartz) en plantaciones a altas densidades en el norte de Yucatán, México. Agroforestería en las Américas. Año 2 No. 7 Julio-Septiembre. Pp. 10–16.
- Baumer, M.** 1992. Trees as browse and to support animal production. Legume trees and other fodder trees as protein sources for livestock. FAO Animal production and health paper. Edit. By Andrew Speedy and Pierre-Luc Pugliese. pp 1–10.
- Carranza, M., L. Sánchez, M. del R. Pineda y R. Cuevas.** 2003. Calidad y Potencial Forrajero del Bosque Tropical Caducifolio de la Sierra de Manantlán México. Agrociencia 37: 203–210.
- Clavero, T.** 1996. Las leguminosas forrajeras arbóreas: Sus perspectivas para el trópico americano. En leguminosas forrajeras arbóreas en agricultura tropical. Ed. Tyrone, Clavero. Universidad de Zulia, Maracaibo, Venezuela. pp 49–63
- Crespo, G., O. Arteaga, Y. Hernández e I. Rodríguez.** 1995. Mantenimiento de la fertilidad de los suelos ganaderos sin la participación de los fertilizantes químicos. XXX Aniversario Instituto de Ciencia Animal.

- La Habana, Cuba. pp. 50–54.
- Domínguez, F. A.** 1996. Árboles y arbustos forrajeros: usos y perspectivas. Memoria de la XIII Reunión anual de COTECOCA, Boca del Río, Veracruz. pp 141–156.
- Escobar, A.** 1996. Estrategias para la suplementación alimenticia de rumiantes en el trópico. Leguminosas forrajeras arbóreas en agricultura tropical. Universidad de Zulia, Maracaibo, Venezuela. pp 49–65
- Febles, G., T. Ruiz y L. Simón.** 1995. Consideraciones acerca de la integración de los sistemas silvopastoriles a la ganadería tropical y subtropical. XXX Aniversario Instituto de Ciencia Animal. La Habana, Cuba. pp 55–61
- Febles, G., T. E. Ruiz, J. Chongo, O. Alonso, I. Scull, H. Gutiérrez Díaz y L. Hernández.** 1999. Evaluación de diferentes especies de árboles y arbustos para el desarrollo de sistemas silvopastoriles en el trópico. Memorias del primer congreso latinoamericano de agroforestería para la producción animal sostenible. Cali, Colombia. Pp. 1–9.
- Gallegos, R. A., R. E. Abundio, R. E. Morales y A. E. Hernández.** 2001. Valor de importancia de las especies arbóreas en un bosque tropical de la costa de Jalisco. Resúmenes V Congreso Mexicano de Recursos Forestales (7–9 de noviembre de 2001, Guadalajara, Jalisco 161–162.
- García, E.** 1988. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) 4ta. Edición. México. 318 p.
- Martínez, M.** 1990. Plantas útiles en la Flora de México Ed. Botas, México, D.F. 126–127.
- Morales, A., M. A. Aguirre y J. M. Palma.** 1998. Estudio químico-nutricional de follaje y fruto de diferentes especies leñosas en condiciones de trópico seco. Memorias III Taller Internacional Silvopastoril. Los árboles y arbustos en la ganadería. Matanzas, Cuba 41–44.
- Niembro, A.** 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Edit. Limusa. México, D.F. pp 206
- Ortega, M. E., M. E. Carranco, G. Mendoza y G. Castro.** 1998. Chemical composition of *Guazuma ulmifolia* Lam. and its potential for ruminant feeding. *Cuban Journal of Agricultural Science* **32**: 4, 14 ref. pp 383–386
- Palma, J. M. y R. Flores.** 1997. Aproximación al estudio de la vegetación arbórea del estado de Colima. Décimo Aniversario de Avances de Investigación. Trópico 97. Barra de Navidad, Jalisco. pp 89–91
- Roman, M. L.** 2001. Evaluación de cinco especies arbóreas nativas como fuente de alimento para rumiantes en el trópico seco. Disertación Doctoral. Universidad de Colima, Colima. 199 pp.
- Rzedowski, J.** 1983. *Vegetación de México*. Edit. Limusa S. A., México, (Segunda reimpresión), Pp. 179–188.
- Simón, L.** 1996. Rol de los árboles y arbustos multipropósitos en las fincas ganaderas. Leguminosas forrajeras arbóreas en la agricultura tropical. Ed. Tyrone, Clavero. Universidad de Zulia, Maracaibo, Venezuela. pp 41–47.

Recibido el 29 de marzo de 2004

Aceptado el 29 de julio de 2004

Cuadro 1. Composición química de tres especies arbóreas tropicales más abundantes en la zona de estudio, con base a materia seca (%)

Especie	H	MS	PC	Grasa	Fibra	Cenizas	ELN
<i>Brosimum alicastrum</i> (hoja verde)	4.1	95.5	17.6	2.92	18.3	8.7	48.41
<i>B. alicastrum</i> (hoja seca)	2.9	97.1	8.12	3.11	14.9	22.52	48.44
<i>B. alicastrum</i> (fruto)	3.7	96.3	9.68	1.13	7.3	5.67	72.53
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (fruto completo)	6.5	93.5	15.4	0.31	12	4.33	61.54
<i>E. cyclocarpum</i> (vainas sin semilla)	2.3	97.7	10.9	1.07	13.2	5.52	67.02
<i>E. cyclocarpum</i> (semilla)	3.9	96.1	22.9	1.29	7.4	4.25	60.45
<i>Hura polyandra</i> (hoja seca)	7.4	92.7	8	3.45	15.7	11.23	54.31

H = humedad; MS = materia seca; PC = proteína cruda; ELN = extracto libre de nitrógeno

Cuadro 2. Contenido de minerales de tres especies arbóreas tropicales más abundantes en la zona de estudio

Especie	N en %	P (ppm)	K (ppm)	Ca (ppm)
<i>Brosimum alicastrum</i> (hoja fresca)	2.8	7.7	33	1.19
<i>B. alicastrum</i> (hoja seca)	1.29	3.12	16	4.27
<i>B. alicastrum</i> (fruto)	1.54	4	20	0.65
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (fruto completo)	2.45	11.7	19	0.29
<i>E. cyclocarpum</i> (vainas sin semilla)	1.72	3.33	50	0.07
<i>E. cyclocarpum</i> (semilla)	3.65	10.47	30	0.27
<i>Hura polyandra</i> (hoja seca)	1.28	7.61	15	30.05

Cuadro 3. Composición química del material comestible de especies arbóreas con base a materia seca (%)

Especie	H	MS	PC	Grasa	Fibra	Ceniza	ELN
<i>Attalea cohune</i> (fruto)	2.03	97.97	4.62	17.31	19.79	7.11	49.14
<i>Caesalpinia</i> sp. (fruto)	2.28	97.72	10.00	1.25	24.70	4.78	56.99
<i>Calliandra</i> sp. (fruto)	6.31	93.69	8.36	1.23	28.54	3.51	52.05
<i>Guazuma ulmifolia</i> (fruto)	10.90	89.10	7.04	3.03	31.34	4.64	43.05
<i>Leucaena lanceolata</i> (fruto)	4.87	95.13	23.90	1.59	28.21	9.47	31.96

<i>Pithecellobium dulce</i> (arilo sin semilla)	11.25	88.75	12.32	1.11	17.50	4.93	52.89
<i>Pithecellobium dulce</i> (vaina sin semilla)	8.81	91.19	10.25	1.08	30.06	12.94	36.86
<i>Pithecellobium dulce</i> (flor, hoja y fruto)	3.15	96.85	17.25	3.22	22.89	7.39	46.10

H = humedad; MS = materia seca; PC= proteína cruda; ELN= Extracto libre de nitrógeno

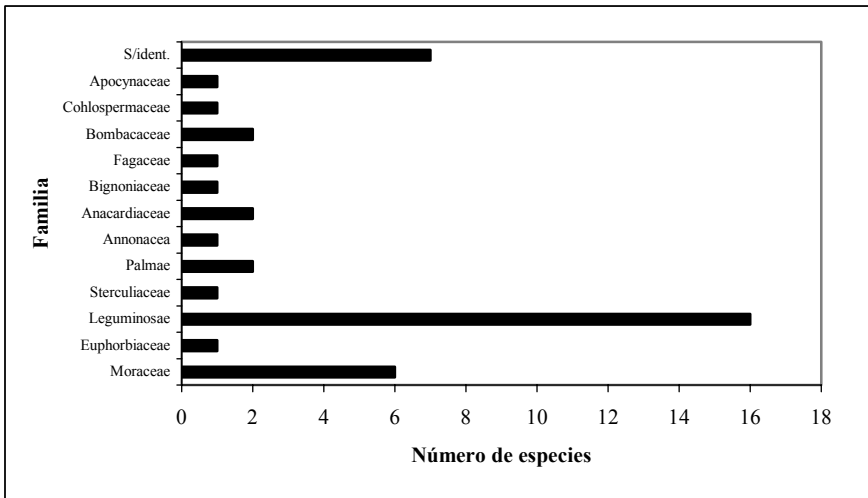


Figura 1. Número de especies arbóreas forrajeras por familia

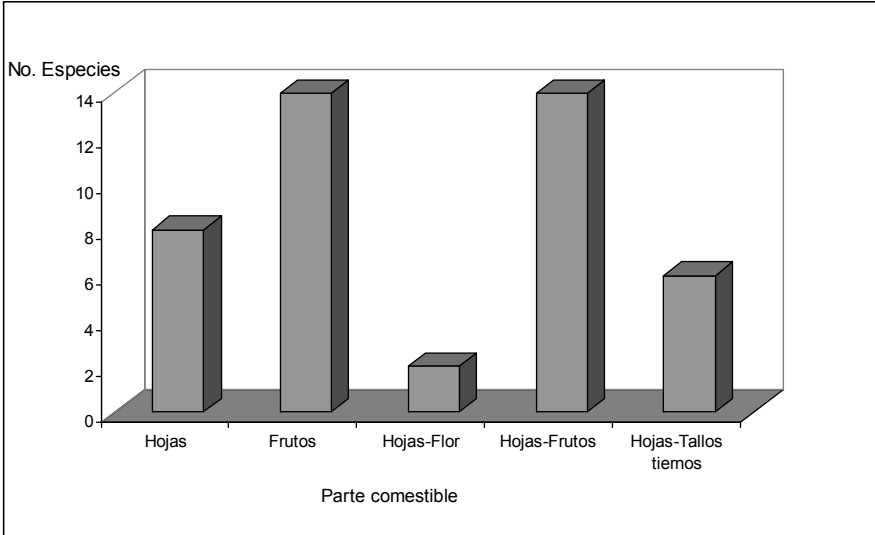


Fig. 2. Parte comestibles de las especies arbóreas del área de estudio

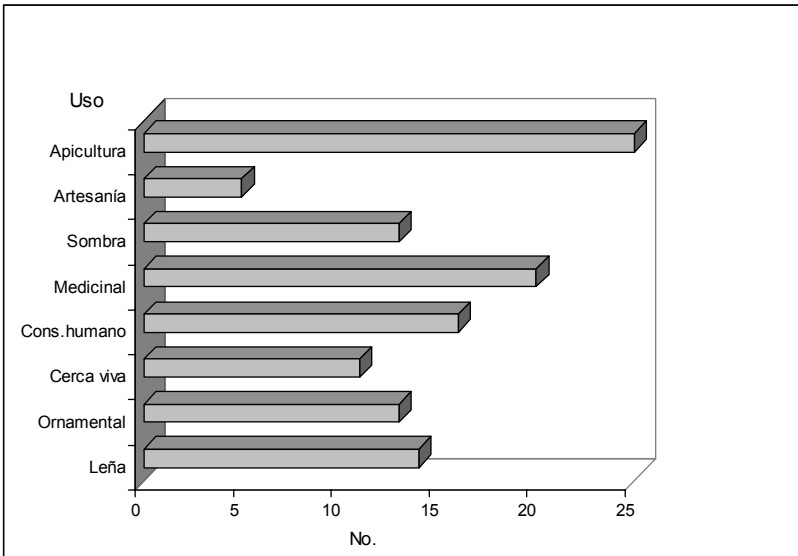


Figura 3. Usos de las especies arbóreas del área de estudio

## Totipotencia celular: Una revisión y aplicación del concepto

Liberato Portillo<sup>1</sup> y Fernando Santacruz-Ruvalcaba<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) Las Agujas, Nextipac, Zapopan, km 15.5 Carretera Guadalajara a Nogales. Apartado Postal 1-139, 45101. Correo-e: portillo@cencar.udg.mx*

<sup>2</sup>*Departamento de Producción Agrícola. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. (CUCBA) Las Agujas, Nextipac, Zapopan, km 15.5 Carretera Guadalajara a Nogales.*

**Resumen:** Se define y analiza el concepto de totipotencia celular, así como su aplicación en regeneración vegetal mediante el proceso morfogénico de embriogénesis somática.

**Abstract:** The term cellular totipotency is defined and analyzed, as well as its application in plant regeneration by means of the morphogenic process of somatic embryogenesis.

### Introducción

La historia de la biología celular se inició sin lugar a dudas hace más de 300 años, cuando los científicos enfocaron por primera vez sus incipientes microscopios sobre diversos materiales biológicos (Becker 1986); desde entonces el conocimiento sobre la célula se ha incrementado de manera notable, en especial en los últimos cien años, al grado de poder manejar el genoma y su expresión que sustenta a todo organismo.

La totipotencia celular se define como la capacidad que tiene cualquier célula para dar origen a todos los tipos de células diferenciadas de un organismo dado, así como la regeneración del mismo organismo (Lackie y Dow 1989); pero, también se puede definir como la habilidad de una célula individual de expresar su genoma completo obtenido

de las células de donde surgió por división celular. Este concepto, que señala a las células individuales de un organismo como totipotentes, está implícito en la teoría celular (Dodds y Roberts 1985) y hoy día así se acepta por la comunidad científica. El significado del término totipotencia se ha incrementado en los años recientes, sobre todo por la clonación animal. La idea original de la totipotencia se debe a Schwann y Schleiden, quienes en 1838 propusieron la teoría de la autosuficiencia celular, pero fue Haberlandt en 1901 el primero en proponer el concepto (Thorpe 1995), aunque el término se cree que lo acuñó Morgan en 1901 (Krikorian y Berqueam 1969, citados por Dodds y Roberts 1985); sin embargo, debió de transcurrir más de un siglo para que la teoría de la totipotencia se comprobara (Pierik 1990), lo cual sucedió en 1950 con los trabajos independientes de Reinert y

Steward al regenerar plántulas de zanahoria a partir de células en cultivo (Thorpe op. cit.). La teoría celular sostiene tres puntos básicos (Becker 1986), pero el concepto moderno involucra al menos cuatro, estos son:

1. Todos los organismos consisten de una o más células,
2. Las reacciones químicas de cualquier organismo, incluido su proceso de liberación de energía y biosíntesis, toman parte dentro de las células,
3. Todas las células se originan sólo de células preexistentes, y
4. Las células contienen la información hereditaria que pasa de la célula madre a la célula hija (Raven y col. 1999).

Todos los individuos sean éstos bacterias, levaduras, animales o vegetales, comparten muchas características comunes entre sí (Scragg 1999), y la totipotencia no es la excepción, por lo que esta idea es general para todo tipo de célula y por ende para todo organismo.

El término totipotencia implica integralidad, por lo que sería un error subestimar la capacidad en sí de la información genética que guarda la célula, por tanto, la totipotencia incluye la potencialidad total de expresión del genoma presente en la célula, aunque toda la información nunca se llegue a expresar. Las células de un organismo pluricelular expresan de forma normal sólo una fracción pequeña de su información, por ello la totipotencia fundamental, por lo general no tiene ocasión de manifestarse (Margara 1988). Cabe señalar que la apariencia observada entre las células puede ser diferente, aunque su información genética sea la misma, esto se debe a las respuestas del microambiente dentro del organismo que prevalece entre las células (variación epigenética), incluso algunas fun-

ciones celulares pueden ser alteradas si se aíslan las células de las influencias ocasionadas por el organismo (Dodds y Roberts 1985). Estos cambios observados en el fenotipo que no se deben a modificaciones del genoma, involucran necesariamente la expresión de genes particulares (Skirvin y col. 1994) y por lo general son inducidos por las condiciones de cultivo de la célula, tejido u organismo.

Al considerar a las células como autosuficientes, conlleva a comprometer su capacidad de tomar materias primas y de reaccionar a los estímulos de su medio circundante (Wallance y col. 1991), de hecho las funciones de la célula se pueden resumir en seis puntos:

1. Extraer energía del ambiente a temperatura constante,
2. Usar de forma eficiente la energía para realizar diversos tipos de trabajo,
3. Sintetizar sus propias moléculas mediante un sistema de catalizadores biológicos,
4. Autoensamblarse,
5. Autorregularse con la máxima eficiencia y economía y,
6. Autorreplicarse (Tapia 1985).

Aun cuando la integridad del material genético de la célula se vea afectado y la identidad de la célula pueda cambiar (variación genotípica), la posibilidad de manifestar su nuevo arreglo genómico se mantendrá, por lo que la capacidad de la célula de sobrevivir a los cambios es parte de la totipotencia inherente a ella. Sin embargo, es conveniente hacer notar que la base de información celular en los organismos superiores, también se localiza de forma extranuclear; de hecho la alianza simbiótica de la célula al ser permanente (Margulis y Sagan 1986), sugiere que los organelos como la mitocondria y el cloroplasto deban considerarse dentro del genoma.

La totipotencia es un evento que ocurre en la naturaleza, quizá la forma más puntual de ubicar su manifestación es en el proceso de la embriogénesis, ya que un cigoto proveniente de la fusión de los gametos sexuales es totipotente, el cual mediante la biología del desarrollo, da lugar a todos los tipos celulares que aparecen por rutas sucesivas que restringe cada linaje celular a su destino específico (Griffiths y col. 1993).

Bajo condiciones de laboratorio es posible observar la expresión de la totipotencia a partir de una sola célula, ya que la capacidad de producción de embriones no está restringida al desarrollo del cigoto (Dodds y Roberts 1985; Goldberg y col. 1994). Este proceso se conoce como embriogénesis somática, que puede presentarse de forma natural en algunas plantas (George 1983), fenómeno conocido como apomixis. Pero también se puede inducir la formación de embriones somáticos (embrioides) en el cultivo de tejidos vegetales (Goldberg y col. 1994; Pérez-Molphe Balch y col. 1999); de hecho la embriogénesis somática es la expresión perfecta de la totipotencia de células vegetales, sean éstas haploides o diploides (Ramdaud y col. 1994) (sexuales o somáticas). Con el cultivo *in vitro* de órganos o tejidos se provoca la reanudación de la mitosis y se favorece la desdiferenciación celular que permite la expresión de potencialidades que de manera normal se reprimen (Margara 1988).

La embriogénesis somática es propia del reino vegetal (Rambaud y col. 1996) y es un proceso de regeneración donde los individuos (embriones somáticos) provienen de una sola célula (Haccius, 1978) que muestra su patrón embriogénico desde su primera división cuántica (Williams y Maheswaran 1986), así como un eje con extremos definidos que le confiere una estructura bipolar (Qua-

trano 1978). En esta polaridad influyen varios factores, tales como la luz, gravedad e incluso las células adyacentes (Schnepf 1986; Cove 2000; Souter y Lindsey 2000). Además, los embriones no tienen conexión vascular con el tejido de origen (Haccius 1978). Cada embrión somático pasa por estados similares de desarrollo que aquellos procedentes de la embriogénesis sexual (Goldberg y col. 1994; Dodds y Roberts 1985), pero se desconoce si ambos tipos de embriones son el resultado de un mismo mecanismo de regulación (Dodeman y col., 1997). Desde el punto de vista teórico las células de cualquier fuente de explante pueden generar embriones somáticos, ya que como se mencionó, aunque las células manifiesten fenotipos muy diferentes, pueden tener el genotipo idéntico, por lo que tienen la capacidad de mostrar en diferentes tiempos y bajo condiciones apropiadas de estímulos, diversos aspectos de su potencialidad genética, lo que incluye por añadidura la capacidad de iniciar un nuevo individuo multicelular (Street y col. 1976).

Una de las principales condiciones para que se presente la embriogénesis somática, es facilitar la polaridad de la célula, la cual es una expresión de los componentes espaciales del proceso de desarrollo, que en el ámbito genético debe regularse por secuencias temporales de expresión génica (Burgess 1985), lo cual se sugiere ocurre en los primeros estadios de desarrollo (Dodeman y col. 1977).

La totipotencia celular se manifiesta a lo largo del desarrollo del individuo en formación, cuando las células adoptan destinos específicos, es decir, cuando tienen la capacidad de diferenciarse hacia tipos celulares particulares de una forma gradual, esta capacidad se denomina 'determinación' (Griffiths y col.

1993). La diferenciación conlleva a una diversidad que se sitúa a varios niveles como el citológico (estructura e infraestructura), el bioquímico y el fisiológico (del funcionamiento) (Margara 1988).

La totipotencia mediante el proceso de embriogénesis somática ofrece una herramienta excelente para micropropagación y mejoramiento genético de plantas, incluso se perfila como el complemento ideal para la manipulación que se realiza al nivel celular (mutagénesis, fusión de protoplastos, transgénesis, etcétera), ya que permite la regeneración de individuos a partir de células individualizadas (Margara 1988). Estas células de manera independiente pueden ser modificadas en su genoma, y aquellas modificaciones de características sobresalientes de interés particular, se pueden regenerar en plantas y amplificarse mediante clonación.

Un ejemplo típico de la totipotencia celular se puede observar en la figura 1, donde se muestra un proceso de regeneración por embriogénesis somática en *Agave tequilana* Weber cv. Azul (Portillo 1997); este proceso en la actualidad está patentado (Rodríguez-Garay y col. 2003), pero a pesar de existir acuerdos y tratados sobre propiedad intelectual en torno a los procesos biotecnológicos, los mecanismos por los cuales una célula totalmente diferenciada es capaz de llegar a comportarse como un cigoto, no se conocen todavía (Rambaud y col. 1996), lo que hasta cierto punto, puede resultar contradictorio.

No hace mucho tiempo se comenzó a cuestionar si la embriogénesis somática es un proceso resultante de la totipotencia o al fenómeno del atavismo<sup>1</sup>; en

particular la embriogénesis que se observa a partir de células sexuales como la androgénesis, la cual se sugiere que es la expresión de genes arcaicos con capacidad morfogénica, que fueron naturalmente expresados en los ancestros de las fanerógamas (Bonet y col. 1998). Sin lugar a dudas en breve habrá que enfrentar nuevas ideas, conceptos y descubrimientos que vendrán a modificar el dogma de la célula desde una base teórica, y con seguridad habrá que añadir nuevos puntos a la teoría celular, como ya ocurre desde la perspectiva de algunos científicos.

### Literatura citada

- Barnhart, R. K.** 1986. *Dictionary of Science*. Houghton Mifflin Company. 740 p.
- Becker, W. M.** 1986. *The world of the cell*. Ed. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. 882 p.
- Bonet, F. J., L. Azbaid y A. Olmedilla.** 1998. Pollen embryogenesis: atavism or totipotency? *Protoplasma* **202**: 115–121.
- Burgess, J.** 1985. *An introduction to plant cell development*. Ed. Cambridge University Press. 246 p.
- Cove, D.** 2000. The generation and modification of cell polarity. *J. Exp. Bot.* **51**(346): 831–838.
- Dodds, J. H. y Roberts, R. W.** 1985. *Experiments in plant tissue culture*. Ed. Cambridge University Press. 232 pp.
- Dodeman, V. L., G. Ducreux y M. Kreis.** 1997. Zygotic embryogenesis versus somatic embryogenesis. *J.*

---

caracteres pertenecientes a un ancestro remoto que no se encuentran en sus ancestros inmediatos, por lo general, como resultado de una recombinación genética» (Barnhart 1986).

---

<sup>1</sup>The American Heritage Dictionary of Science define el término 'atavismo' como: «la reaparición en un organismo de

- Exp. Bot.* **48**(313): 1493–1509.
- George, E.** 1983. *Plant propagation by tissue culture*. Ed. Exegetics. Part 1. 574 pp.
- Goldberg, R. B., De Pavia, G. y Yadegari, R.** 1994. Plant embryogenesis: Zygote to seed. *Science* **266**: 605–614.
- Griiffiths, A. T. F., J. H. Miller, D. T. Suzuki, R. C. Lewontin y W. M. Gelbart.** 1993. *Genética*. Ed. Interamericana-Mc Graw-Hill. 863 pp.
- Haccius, B.** 1978. Questions of unicellular origin of non-zygotic embryos in callus cultures. *Phytomorphology* **28**: 74–81.
- Lackie, J. M. y J. A. T. Dow.** 1989. *The dictionary of cell biology*. Ed. Academic Press. 388 p.
- Margara, J.** 1988. *Multipliación vegetativa y cultivo in vitro*. Ed. Mundi-Prensa. 232 pp.
- Margulis, L. y D. Sagan.** 1986. *Microcosmos: Four billion years of microbial evolution*. University of California Press. 300 pp.
- Pérez-Molphe Balch, E. M., R. Ramírez-Malagón, H. G. Nuñez-Palenius y N. Ochoa-Alejo.** 1999. *Introducción al cultivo de tejidos vegetales*. Universidad Autónoma de Aguascalientes. 179 pp.
- Pierik, R. L. M.** 1990. *Cultivo in vitro de las plantas superiores*. Ed. Mundi-Prensa. 326 pp.
- Portillo, L.** 1997. *Embriogénesis somática indirecta en Agave tequilana Weber: Efecto de auxinas*. Tesis de Maestría. Centro Universitario de Ciencias Exactas e Ingenierías, Universidad de Guadalajara. 65 pp.
- Quatrano, S. R.** 1978. Development of cell polarity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **29**: 487–510.
- Rambaud, C., A-S. Blervacq, P. Devaux, T. Dubois, J. Dubois, F. Lammin y J. Vasseun.** 1996. There is no somatic meiosis in embryogenic leaves of *Cichorium*. *Ann. Bot.* **78**: 223–232.
- Raven, P. H., R. F. Evert y S. E. Eschorn.** 1999. *Biology of plants*. 6<sup>a</sup> edición. W. H. Freeman and Co. p.
- Rodríguez-Garay, B., F. Santacruz-Ruvalcaba y L. Portillo.** 2003. *Regeneration of Agave tequilana Weber var. Azul plants using indirect somatic embryogenesis*. Patente número de publicación internacional: WO 03/039244 A1, 15 de mayo de 2003. Registro IMPI JL/a/2001/000023 (prioridad: 08.11.2001), Solicitud internacional PCT/MX02/00104 (08.11.2002, expedida: 03.01.2003).
- Schnepf, E.** 1986. Cellular polarity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **37**: 23–47.
- Scragg, A.** 1999. *Biología para ingenieros: Sistemas biológicos en procesos tecnológicos*. Ed. Limusa. 410 pp.
- Skirvin, R. M., K. D. McPheeters y M. Norton.** 1994. Sources and frequency of Somaclonal Variation. *HortScience* **29**(11): 1232–1237.
- Souter, M. y K. Lindsey.** 2000. Polarity and signalling in plant embryogenesis. *J. Exp. Bot.* **51**(347): 971–983.
- Street, H. E. y H. Öpik.** 1976. *The physiology of flowering plants*. Ed. Edward Arnold Ltd. 280 pp.
- Tapia, R.** 1985. *La organización molecular de la materia viva*. Compañía Editorial Continental, S. A. (CECSA). 46 pp.
- Thorpe, T.** 1995. *In vitro embryogenesis in plants*. Ed. Kluwer Academic Publisher. 557 pp.
- Wallance, R., J. King y G. Sanders.** 1991. *La ciencia de la vida: Biología molecular y herencia*. Ed. Trillas.

425 pp.

*Ann. Bot.* 57: 443–462.

**Williams, E. G. y G, Maheswaran.**  
1986. Somatic embryogenesis: Factor influencing coordinated behavior of cells as an embryonic group.

*Recibido el 23 de junio de 2004*  
*Aceptado el 4 de septiembre de 2004*

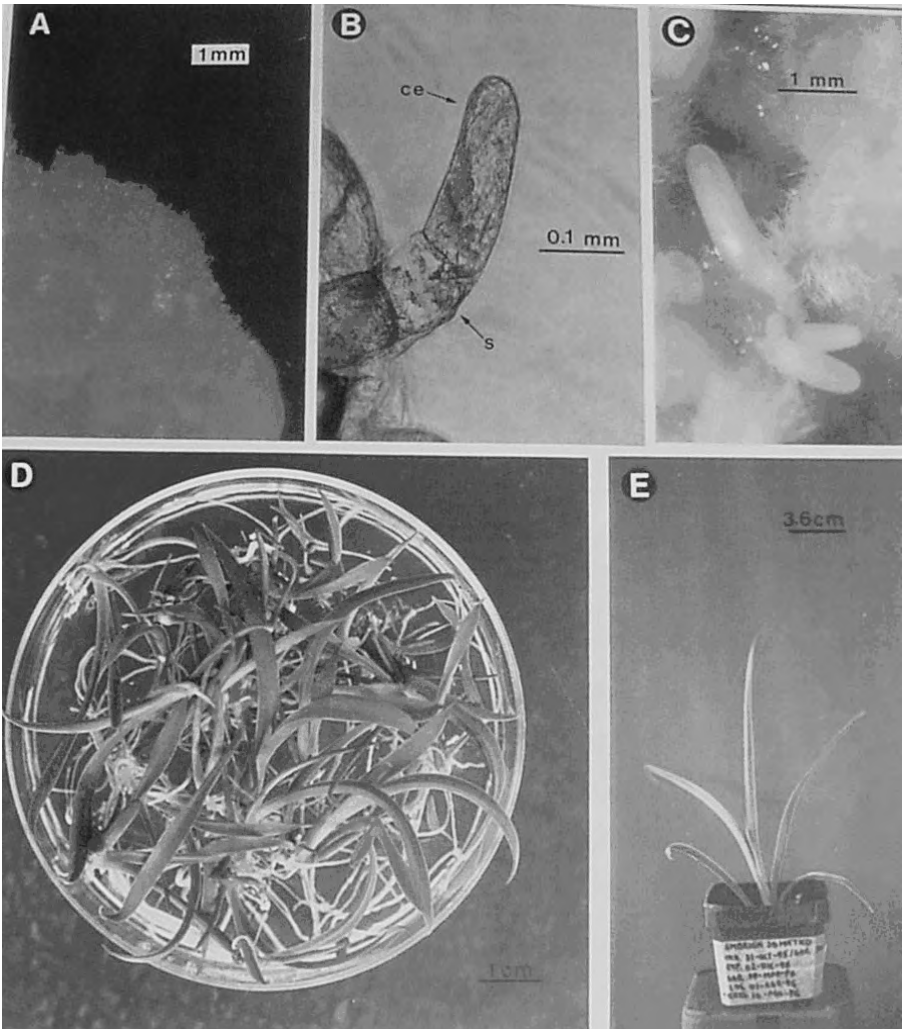


Figura 1

## Florística y ecología de las especies de arvenses del maíz de temporal en Ixtlahuacán del Río, Jalisco

Servando Carvajal y Alfredo Frías Castro

*Instituto de Botánica, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Apartado Postal 1-139, Zapopan, 45101, Jalisco, México. correo-e: scarvaja@cucba.udg.mx (para correspondencia); fcao2933@cucba.udg.mx*

**Resumen:** Se hizo un estudio de la flora arvense de la Región Meridional de Ixtlahuacán del Río, con el fin de determinar las características sociológicas y las condiciones ambientales en que se desarrolla. Para el presente trabajo se delimitó la zona cultivada y en ella se estudiaron doce localidades. Se levantaron inventarios de medio ambiente y vegetación y se recogieron datos proporcionados por los agricultores. Las especies encontradas como arvenses suman un total de 154, todas ellas fanerógamas, que pertenecen a 35 familias. De ellas sobresalen por el número de especies que las representan las Compuestas, Gramíneas y Leguminosas. Todas las especies son herbáceas; el 67%, son anuales de verano, el 23% perennes y el resto tiene otra duración; el tamaño varía según las especies y las condiciones ambientales, pero los límites (tomados en noviembre, que es el mes en que la mayoría de las arvenses cumple con su ciclo de vida), alcanza de 0.5 a 2.40 m; el 80% fueron erguidas, tres especies trepadoras y el resto postradas o decumbentes. El ciclo fenológico de la mayoría de las especies coincide más o menos con el período de lluvias estivales y está influenciado por las prácticas agrícolas que el campesino realiza. Existe semejanza entre la fenología del cultivo del maíz y el de las plantas arvenses: casi todas se desarrollan entre abril y diciembre o en menos tiempo, presentándose la máxima floración entre septiembre y noviembre. El caso de las plantas perennes es similar, pero si las condiciones ambientales tales como la humedad y temperatura y con prácticas agrícolas menos frecuentes, se les puede encontrar en cualquier época del año cumpliendo con alguna fase fenológica. El 55% de las especies son terófitas, el 29% hemicriptófitas y en un porcentaje menor se presentan las geófitas, caméfitas y fanerófitas. Existen algunas especies que siendo terófitas se comportan como hemicriptófitas y/o como caméfitas o viceversa. En lo referente al tipo de diáspora, los que la mayoría de las especies poseen son los del conocido como esclerocora (Sc), es decir, semillas que pueden ser transportadas por el viento, el agua, los animales y en algunos casos, sin proponérselo, el hombre cuando van como impurezas de las semillas cultivadas; además, muchas diásporas son miméticas de la superficie o de las partículas del suelo. Sin duda, los vientos fuertes de febrero diseminan un gran porcentaje de diásporas. En cuanto a su relación con la vegetación natural del área las arvenses la presentan muy estrecha, pues un gran porcentaje son representantes típicas de lo que se conoce como bosque de pino-encino; otras más, pero en menor número, son consideradas de otro tipo de vegetación. Son pocas las especies de origen extranjero. Casi todas las

especies arvenses viven también en el medio ruderal.

Con base a las condiciones en que se desarrollan las especies, se definieron grupos de ellos, que presentan relaciones con algunos factores ambientales. Los caracteres que ayudaron a decidir tales relaciones fueron los de presencia, abundancia-dominancia, constancia, vigor y distribución. Tales grupos son: Ubicuista; Nitratófilo; de planicie y laderas inferiores; de suelos húmedos o inundados; de especies esporádicas y de ecología indefinida. Este último grupo es el que requiere de mayor atención en estudios similares que se realicen más tarde.

En el caso del grupo Nitratófilo desempeñaron un papel importante la cantidad de materia orgánica y de nitrógeno nítrico, entre otros factores. No obstante, se consideró al pH como un inhibidor en la presencia de algunos taxones, por lo que se subdividió en tres categorías: a. Acidófilas; b. Neutrófilas y c. Basófilas.

Esta contribución podrá ser útil en estudios posteriores de combate, erradicación o aprovechamiento de las plantas arvenses.

**Abstract:** A study of weeds was made south of Ixtlahuacán del Río which included sociological aspects and environmental conditions there. Twelve sites were sampled in a cornfield. Environmental data was recorded, species inventories were made and notes were taken from farmers' comments. A total of 154 phanerogam weed species which pertain to 35 families were found. The composites, grasses and legumes had the most species. All of the plants were herbaceous, 67% annuals and 23% perennials and the rest biennials. The sizes varied depending on the species and the environmental conditions, although the measurements noted in November (when the majority of weeds complete their life cycle), ranged from 0.5 to 2.4 m; (80% erect, 3 climbing and the rest procumbent or decumbent). The majority of the species complete their life cycle in the rainy season although this was also influenced by farming routines. This coincides with the phenology of corn in cultivation: almost all of the weeds mature between April and December, or in less time, presenting their maximum flowering between September and November. In general the perennial plants perform in a similar way but if the environmental conditions vary, such as humidity and temperature, along with agricultural practices, in fewer cases, they could be found at any time during the year. Terophytes accounted for 55% of the species; 29% were hemicryptophytes; and a small percent of species were geophytes, camephytes and phanerophytes. A few of the terophytes resemble hemicryptophytes and/or camephytes, or vice versa in growth habits. The majority of the species produce seeds known as sclerochore (Sc), which can be transported by wind, water animals or in some cases, unintentionally, by man when inadvertently they accompany the seeds selected for cultivation. Without a doubt, the strong February winds spread a great quantity of seeds.

The majority of the weeds are species known from pine-oak forests while fewer are from other types of vegetation, and only a very small number are introduced. Almost all of the weeds found in cultivated fields are also known in rural areas.

Groups of plants could be defined based on the environmental conditions where they were growing. Various characteristics were helpful to make these distinctions: presence, abundance-dominance, consistency, vigor and distribution. The groups were defined by species which were: ubiquitous, salt-loving, from flatlands and low slopes, from flooded areas and wetlands, sporadic species and those of indefinite ecological preference. This last group needs more attention in future similar studies.

The organic matter content and nitrites in the soil were essential for the salt-loving group, along with other factors. However, the pH was considered to inhibit the presence of certain species and for this reason three groups were defined: Acid-loving, neutral, and salt-loving.

These results could prove to be useful in later studies dealing with control, removal or profitable usage of weeds in cultivated fields.

**Резюме:** Флора сорных растений южной части региона Ixtlahuacán del Río изучалась для того, чтобы определить характеристики окружения и условия окружающей среды, в которых развиваются данные растения. В рамках настоящей работы была установлена зона, занятая культурой, и в её пределах были изучены двенадцать участков. Были описаны условия окружающей среды и растительность, а также собраны данные, предоставленные земледельцами. К числу сорных растений отнесено 154 вида, все они являются семенными растениями и входят в состав 35 семейств. Из них наиболее многочисленными оказались представители сложноцветных, злаков и бобовых. Все представители данных видов являются травянистыми растениями, 67% – однолетними с летним периодом вегетации, 23% – многолетними, а оставшиеся имеют иной характер вегетации; размер растений варьирует в зависимости от вида и условий окружающей среды, но пределы высоты (измеренные в ноябре, когда большая часть однолетних растений заканчивает свой цикл развития) оказались от 0.5 до 2.4 м; 80% растений были прямостоящими, три вида представлены лианами, остальные были поваленными или опавшими. Фенологический цикл большинства видов более или менее совпадает с летним периодом дождей, кроме того, он зависит от реализуемых земледельцами работ. Существует сходство в фенологии кукурузы и сорных растений: почти все они развиваются в период с апреля по декабрь, достигая максимального изобилия с сентября по ноябрь. В случае многолетних растений ситуация аналогична, но если сельскохозяйственные работы производятся с меньшей частотой, а температура и влажность окружающей среды благоприятны, такие растения могут обнаруживаться в той или иной фенологической фазе на протяжении всего года. К терофитам могут быть отнесены 55% растений, 29% являются гемикриптофитами, остальные – геофиты, хамефиты или фанерофиты. Некоторые виды, будучи терофитами, ведут себя как гемикриптофиты и/или криптофиты, и наоборот. В отношении типа диаспор, большинство видов обладает структурой известной как склерокора (Sc), то есть, семена могут переноситься ветром, водой, животными, в некоторых случаях, непредумышленно – человеком, в том случае, когда семена загрязняют семенной материал культивируемых

растений, многие диаспоры мимикрируют с поверхностью или с частицами почвы. Без сомнения, сильные февральские ветры распространяют большой процент диаспор. Взаимосвязь сорных растений с естественной растительностью очень тесна, так как большое их число является типичными представителями сосново-дубового леса; меньшая часть считается представителями иных типов растительности. Почти все сорные растения встречаются также и в рудеральных местообитаниях.

На основе анализа условий, в которых развиваются сорняки, выделили группы, связанные с теми или иными факторами окружающей среды. Среди признаков, которые использовались при выделении данных групп, были также: присутствие, богатство-доминирование, постоянство, мощность и распространение. Установлены следующие группы: вездесущие (Ubicuísta); нитрофилы (Nitratófilo); растения ровных участков и пологих склонов; растения влажных и затопленных местообитаний; случайно встречающиеся виды и растения с неопределённой экологией. Последняя группа требует специального рассмотрения в аналогичных исследованиях, которые будут произведены в дальнейшем.

В случае группы нитратофилов среди прочих факторов была выявлена важная роль, которую играет наличие органического вещества и азота в виде нитратов. Тем не менее, кислотность (pH) оказалась ингибитором наличия некоторых таксонов, в связи с чем группа была подразделена на три категории: a. ацидофилы (Acidófilas); b. нейтрофилы (Neutrófilas) и c. базифилы (Basófilas).

Данная работа может быть полезна для дальнейших исследований, посвящённых борьбе с сорными растениями, а также исследований их распространения и использования.

## Introducción

De todos los factores que afectan la producción de cosechas, el de las malas hierbas es uno de los más importantes pero, al mismo tiempo, uno de los menos estudiados.

Estas plantas reciben diversos nombres y se les define de varias maneras. En español se les llama «maleza», «malas hierbas», «plantas indeseables» o «plantas arvenses». Tienen gran importancia desde muchos puntos de vista, a veces derivadas de las características que exhiben. En la agricultura se les considera como plantas indeseables, ya que reducen el crecimiento de los cultivos. Según algunos autores (Carballo 1966) en el Bajío y zonas similares el

rendimiento del maíz se reduce de un 25 a un 60%, debido a la competencia de estos vegetales. Las labores de limpia a que obligan y los problemas que causan al levantar las cosechas aumentan el costo de producción, los productos agrícolas bajan de calidad cuando las llevan como impurezas y algunas hospedan a organismos que atacan a las plantas cultivadas. Algunas especies afectan la salud del hombre y otras más son nocivas para el ganado.

Lo anterior muestra los aspectos negativos que tienen estas plantas pero King (1966), señala su valor en la alimentación humana y de otros animales, en la medicina, como especies ornamentales, su utilidad como elementos que impiden la erosión y como tributarias

de materia orgánica.

La idea de elaborar un trabajo de este tipo se originó, motivado por la escasez de estudios relativos a la florística y ecología de «las malas hierbas» en la República Mexicana. A pesar de que Jalisco se le considera como una entidad maicera por excelencia, son pocos los estudios dirigidos a conocer los diferentes factores que afectan la producción de sus cosechas. Entre ellos, el de las plantas arvenses es, quizá, el menos estudiado.

Los datos que se consignan en este documento, son producto de un trabajo de campo y de laboratorio, realizado de mayo de 1977, al de septiembre de 1980; de febrero de 1987 a noviembre de 1988 y de marzo de 1996 a diciembre de 1998. No obstante su empeño, los autores no consideran a esta investigación concluida, pues en las parcelas que se establecieron para este estudio y sus revisiones, se encontraron, especies que no se habían detectado y que tal vez sean producto de la inmigración. Sin embargo, las mencionan y esperan que la exploraciones futuras y el tiempo, decidan si dichos taxones deban ser considerados dentro de la comunidad de arvenses o sean eliminados del grupo.

Esta contribución podrá ser útil en investigaciones posteriores que tengan como objetivo el combate, erradicación o aprovechamiento de este conjunto de plantas.

*Antecedentes.* El problema de «las malas hierbas» se inició, tal vez, desde tiempos prehistóricos como consecuencia de la perturbación de áreas abiertas a la agricultura. Desde esa época, el hombre primitivo obtuvo provecho al utilizar algunas de ellas como alimento, para ornato y otras más por sus propiedades medicinales (Goldwing 1959). En efecto, el citado autor (fide Rodríguez

1967): «encontró suspendido en el estómago del hombre de la Edad de Hierro, harina de trigo, así como semillas de *Linum*, *Polygonum convolvulus* L., *P. lapathifolium* L. y *Chenopodium album* L.»

Sauer (Bunting 1959), sugirió que los principios de la agricultura tuvieron sus orígenes en «las malas hierbas». Basa su aseveración en evidencias que King (1959) y Goldwing (op. cit.), presentaron al mencionar que «el hombre primitivo cultivaba junto con sus cereales, *Avena fatua* L., *Bromus sterilis* L. y *B. secalinus* L.», especies que al igual que otras similares, se consideran como maleza de la agricultura del presente.

Sin duda alguna el hombre, mediante su actividad agrícola, se convierte en el principal vector de la dispersión de mucha maleza. Algunas de ellas se introdujeron con la intención de ser cultivadas y otras más, de manera accidental, de allí que la composición florística de muchos cultivos sea en proporciones variables de maleza nativa y extranjera, como lo demuestra el trabajo de Villegas (1971).

Rzedowski (1979), menciona que «aparentemente no hay ligas de exclusividad entre determinadas especies de arvenses y determinados cultivos y que a grandes rasgos es posible observar que entre las plantas cultivadas provenientes de Eurasia, también las malezas más frecuentes, son las originadas de ahí». Cita, por ejemplo que «en sembradíos de alfalfa (*Medicago sativa* L.), las malezas arvenses más abundantes son: *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Trifolium repens* L. y *Taraxacum officinale* Weber ex F. H. Wigg. En cultivos de cebada (*Hordeum vulgare* L.), cabe mencionar como maleza dominante a *Eruca sativa* Mill., *Brassica campestris* L. y *Raphanus raphanistrum* L. En cambio, en las parcelas de maíz (*Zea mays* L.), las

plantas más características son: *Simsia amplexicaulis* (Cav.) Pers., *Bidens pilosa* L. y *Tithonia tubiformis* (Jacq.) Cass., todas ellas de origen local».

Según Rzedowski (op. cit.) «estas correlaciones pueden interpretarse como indicadoras de que las prácticas del cultivo del maíz, tienen una antigüedad necesaria para la evolución de una flora arvense propia y suficientemente especializada para no dejar desplazarse por las malezas [sic] euroasiáticas».

En la actualidad, y a causa de la demanda de productos del campo para la producción y elaboración de alimentos, es mayor la importancia que las plantas arvenses tienen, por lo que muchos investigadores en el mundo ahora se dedican a su estudio; pero, hasta la fecha, se desconocen muchas de sus particularidades, quizás por la razón de que representan un grupo vegetal bastante especializado.

En lo que respecta a los estudios florísticos y ecológicos de las plantas arvenses efectuados en México, se pueden citar los siguientes:

Rodríguez (1967), en un estudio que realizó en un área cultivada del Valle de Toluca, analizó las características sociológicas de las sesenta y cuatro especies encontradas, a las que distribuyó en tres grupos según el número de individuos con relación a los cultivos y a los suelos.

Villegas (1971), por su parte, estudió la distribución, abundancia-dominancia y relaciones con el suelo y el ambiente de las plantas arvenses que se localizan en la parte meridional de la Cuenca de México. Con los datos que obtuvo, clasificó a las 232 especies que encontró en diferentes cultivos, según sus afinidades y características en siete grupos ecológicos: Ubicuista, De planicie y laderas inferiores, De suelo húmedo, Nitratófilo, Halófilo, De invierno y, De especies esporádicas y de ecología inde-

finida.

Alanís (1974), dio a conocer las relaciones florísticas de las asociaciones, el efecto de la competencia, la acción del hombre y su relación ecológica con la maleza arvense de la región citrícola de Nuevo León. En su obra destaca la importancia que adquieren, *Sorghum halepense* (L.) Pers. y varias especies de *Cyperus*, que al igual que otras plantas con grandes necesidades de humedad, alcanzan un grado óptimo de desarrollo y vigor, a causa de los sistemas de riego que se emplean en las huertas.

Carvajal (1978), presentó en el Séptimo Congreso Mexicano de Botánica celebrado en la Ciudad de México, datos preliminares acerca de la vegetación arvense de los campos cultivados con maíz en Ixtlahuacán del Río, Jalisco. Reportó 128 especies de malas hierbas a las que agrupó de acuerdo a su grado de abundancia-dominancia y frecuencia.

Martínez (1978), investigó en los campos experimentales del Colegio Superior de Agricultura Tropical, en Cárdenas, Tabasco, el efecto de la intensidad de laboreo en un terreno agrícola y los cambios en la composición botánica de una comunidad arvense. Encontró que especies como *Cyperus rotundus* L., *Lagasea mollis* Cav., *Phyllanthus* sp., *Euphorbia hirta* L., y *Commelina* sp., persisten en un área sin importar el grado de remoción del suelo y que, además, tanto las Commelináceas como Ciperáceas, tienden a establecerse en tratamientos con laboreos intensos y las Compuestas y Euforbiáceas en donde una variable fue el número de rastreos.

Carvajal y Guzmán (1979), hicieron en el municipio de Cihuatlán, Jalisco, el análisis de los factores climáticos, edáficos y culturales que influyen en la instalación de comunidades de arvenses en los diferentes cultivos de la región. Con

la información que obtuvieron, discuten las posibles relaciones de las noventa y ocho especies encontradas, con el agua, el suelo y otras plantas. Proponen, además, algunas interpretaciones relativas a los estados evolutivos entre el suelo y la vegetación arvense, ruderal y natural de la zona.

*Importancia de los estudios ecológicos de la vegetación arvense.* Se sabe que la distribución de las especies en una comunidad vegetal se debe, en esencia, a las diferencias microclimáticas o edáficas o a la interacción de ambos. Se considera al clima, como un factor que influye en el desarrollo de aquellas especies que reaccionan a los cambios en los niveles de humedad y temperatura y que, en los lugares donde las condiciones climáticas son similares, la variabilidad en los suelos es la causa de la diversidad vegetal. El conocimiento de dichas condiciones, así como la dinámica de las poblaciones de arvenses, será de gran utilidad para llevar a efecto un control o combate razonable.

Muenschler (1955), mencionó que una aplicación del conocimiento ecológico, sería el de alterar las condiciones que resultan favorables para las especies de arvenses, por otras que no lo son y de esta manera, menguar sus efectos. Cita como ejemplo, la rotación de cultivos.

Robbins et al. (1955) señalaron, por un lado, que las condiciones ecológicas tienen un marcado efecto sobre la aplicación de los herbicidas y, por el otro, que las condiciones del ambiente influyen sobre la resistencia de la maleza. Con base en estas opiniones, es conveniente, cuando se aplican sustancias químicas para su combate, conocer el hábitat y su variación para utilizar las sustancias adecuadas y la cantidad necesaria, para no alterar las condiciones que requiere la planta cultivada.

Los estudios ecológicos basan también su utilidad, en el hecho de que nos proporcionan información suficiente para analizar a las especies que según Clements (1938), nos diagnostican el tipo de cultivo, las prácticas agrícolas que se llevan a cabo, las posibilidades de cultivo y, sobre todo, las condiciones del suelo.

En los herbarios de la República Mexicana, así como de otros países, es manifiesta la escasez de colecciones sistemáticas de malas hierbas. Esto se debe tal vez, a que los colectores prefieren llevar a cabo su trabajo en zonas poco expuestas a las actividades del hombre. De ahí que, los cambios en la composición florística de la maleza arvense y ruderal de algunas áreas, pase desapercibida. Son pocos los trabajos publicados, en donde se han detectado algunas malas hierbas introducidas y en potencia peligrosas, como lo demuestran los trabajos de Rzedowski (1959, 1967), Calderón de Rzedowski (1964, 1974) y Carvajal (1979, 1980, 1981a).

*Objetivos.* La presente investigación constituye, hasta donde se conoce, uno de los primeros para el Occidente de México y tiene como objetivos fundamentales:

- a. Contribuir al conocimiento de la florística y ecología de la vegetación arvense, de campos cultivados con maíz en la región meridional de Ixtlahuacán del Río, Jalisco.
- b. Analizar los factores del suelo que afectan la presencia de las principales familias y sobre la base de ellos, proponer un arreglo de la comunidad y,
- c. Hacer la adición de especies que no habían sido reportadas con anterioridad para la flora arvense de México.

## Metodología

Para el desarrollo de este trabajo se siguió el procedimiento que se describe a continuación:

1. Elección de la zona de estudio y elaboración de las formas para levantar los inventarios correspondientes a medio ambiente y vegetación, a composición florística y a datos proporcionados por los agricultores (Carvajal 1981b).
2. Delimitación del área a investigar. Para ello se utilizaron los mapas F-13-D-56 «Cuquío» y F13-12 «Guadalajara», en escalas 1:50,000 y 1:250,000 respectivamente y publicadas por la Dirección de Estudios del Territorio Nacional [DETENAL 1975, ahora Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI)].
3. Delimitación de la zona agrícola del área de estudio, para lo cual se empleó el mapa F-13-D-56 de «uso del suelo» de escala 1:50,000. La verificación de los puntos escogidos se llevó a cabo, después, en el campo.
4. El análisis de las parcelas de doce localidades (véase cuadro 1), mediante el levantamiento de los inventarios correspondientes, en las formas antes mencionadas.
5. La extensión de las parcelas fue variable, pero no fue mayor de dos hectáreas. Para la colecta de los ejemplares se procedió como sigue:
  - a. Cuando las plantas de maíz no habían alcanzado los 50 cm de altura, el muestreo se hizo mediante «Cuadrados progresivos», que consiste en elevar al cuadro ( $x^2$ ) el área del cuadro anterior, e incluir en la lista de especies, aquellas que no habían sido encontradas en los cuadros anteriores (Carvajal 1981b).
  - b. Cuando la altura del maíz fue mayor, las observaciones y levantamiento de los inventarios se hicieron en las orillas, esquinas y partes de la superficie cultivada mediante el tránsito libre.
6. En las doce localidades consideradas desde el inicio, se hicieron hoyos de 25 centímetros de profundidad y se anotó el color que presentaba el suelo, su reacción con HCl y el porcentaje de material con un diámetro superior a los 5 milímetros; se seleccionó una muestra representativa de un kilogramo por localidad y éstas fueron analizadas en el laboratorio del Comité técnico Asesor de la Cuenca Lerma-Chapala-Santiago, donde se les practicó un examen físico mediante el Método de Bouyoucos para la determinación de la textura. El examen químico se realizó mediante el Método de Peech para la determinación de materia orgánica y los siguientes iones aprovechables: N nítrico, N amoniacal, P, K y Ca; el pH se determinó con el potenciómetro usando el extracto de una pasta de saturación.
7. La colecta de los ejemplares de las diferentes especies en los campos cultivados e identificación de los mismos. Esta última fase se llevó a cabo en el Herbario del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG), en donde se depositaron las muestras. Algunos duplicados se distribuyeron a los siguientes herbarios: Herbario de la Universidad Autónoma de Guadalajara (GUADA); Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) y el Herbario Nacional de la Universidad Autónoma de México (MEXU). El número de especímenes colectados se aproximó a los 2,900.
8. Recopilación de datos geológicos,

fisiográficos, edáficos y climatológicos, así como los referentes a agricultura y vegetación a partir de la bibliografía consultada y registros de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

9. Obtención de datos, sobre todo de ecología y de distribución de cada especie, a través de la bibliografía, comunicaciones personales y, sobre todo, mediante la consulta e interpretación de los ejemplares de herbario del Instituto de Botánica (IBUG).
10. Análisis de los datos anterior con el objeto de conocer la composición florística, las comunidades de plantas, los grupos ecológicos, así como la fenología, formas biológicas, distribución y formas de dispersión de las plantas arvenses.

### Datos fisiográficos de la región estudiada

1. *Localización.* El área de estudio se ubica dentro de lo que de la O Carreño (1956), denominó «Provincia Neovolcánica de México». Concuera con el nombre que Mooser (Clausen 1959) da al citar esa misma zona como «Cinturón Volcánico Transmexicano», y que está representado por un sistema montañoso, que se sitúa a lo largo de los paralelos 19° y 21° Norte. Este sistema marca el extremo meridional de la Altiplanicie Mexicana y la separa de la depresión del Balsas (Rzedowski 1978).

La parte meridional de Ixtlahuacán del Río, se ubicó de manera arbitraria entre los paralelos 20°45' y 21°00' Norte y los meridianos 103°00' y 103°20' Oeste.

El área que se consideró fue de alrededor de 950 km<sup>2</sup>. Tiene forma rectan-

gular cuyos extremos se dirigen de Este a Oeste.

A excepción de las porciones Nordeste y Sudeste que corresponden a Cuquío y Zapotlanejo respectivamente, el resto de la zona estudiada pertenece, desde el punto de vista administrativo, al municipio de Ixtlahuacán del Río.

2. *Topografía.* La zona de estudio comprende dos regiones bien definidas: una montañosa, constituida por la «Sierra de los Guajolotes» y que al igual que la Sierra de «San Esteban» y la de «San Cristóbal de la Barranca», en apariencia se encuentran separadas de un ramal de la Sierra Madre Occidental. La «Sierra de los Guajolotes» se ubica al Oeste del área estudiada y tiene eminencias notables como las de «Cerro Alto de Ixtlahuacán» con 2,350 y «Cerro los Timbres» con 2,190 metros de altitud.

La otra región es un valle con algunas elevaciones aisladas que a simple vista no forman parte de ninguna cordillera, es decir, no ofrecen la apariencia de ser anticlinales originados por el plegamiento de la corteza terrestre. Estrada (1969), juzga que por su apariencia cónica, estas elevaciones dan la impresión de las montañas gestadas por la actividad volcánica. Asimismo, cita algunas muestras evidentes, como la sobreposición de los materiales piroclásticos (lavas y cenizas) los que hacen también, que adopten las formas geométricas conocidas. Además, aunque atacados de manera intensa por la erosión, ofrecen aún vestigios del cráter primitivo. Entre estas elevaciones cabe mencionar a los cerros de «La Higuera», «El Mexicano», «La Campana», «El Malacate» y el «Cerro Bola».

La altura del valle es en promedio 1,550 metros de altitud y está un poco inclinado hacia el Sur. Bordea el Sudeste del área, la Barranca del Río Verde y al Sudoeste, la del Río Santiago, estas

y otras depresiones, ubican a la zona dentro de la provincia fisiográfica que Gutiérrez (1959), denominó «Región de Los Cañones».

3. *Geología*. Según Dávila (1942), *Xalisco* es un nombre derivado de las voces nahoas o aztecas, *Xalli*: arena, jal; *ixtli*: cara o superficie y *co*: locativo, o sea «en la superficie arenosa o de jal».

Díaz (1946), menciona que «con la genérica de ‘formación Jalisco’, se ha querido designar a las grandes acumulaciones detríticas de pómez, encontradas en su yacimiento original o bien, después de haber sido transportadas y depositadas en depresiones por el agua o los vientos. En algunas ocasiones se ha observado este tipo de acumulaciones asociadas a depósitos lacustres».

Por lo común los materiales fragmentarios que se encuentran en estas depresiones no son contemporáneos entre sí, pero por lo general son del Cenozoico Superior y cubren grandes extensiones del estado de Jalisco. En el área de estudio aparecen cubriendo las vertientes de las cierras que la limitan y en algunos lugares, han rellenado depresiones de consideración como puede observarse al Sudoeste en zonas aledañas al pueblo de «La Higuera». Esta formación se nota también en algunos cortes de la barranca del Río Santiago, frente al Valle de Guadalajara y en barrancas pequeñas y cauces de arroyos cercanos a los poblados de «Trejos», «San Antonio de los Vázquez», «El Jagüey» y «El Ancón».

a. *Geología histórica*. Según de la O Carreño (1956) «en el Mioceno Superior tuvieron lugar las grandes emisiones, principalmente de riolitas, que invadieron grandes extensiones en el Oeste de la República Mexicana. Estas lavas, tal vez precedidas o acompañadas de otras como latitas y andesitas, fueron sujetas a una prolongada erosión, debido a la

vigorización del relieve por una red superficial con desagüe en el Océano Pacífico y que abarcaba una buena parte de la cuenca del Río Lerma, y también el subsuelo de las depresiones del sur de la cuenca de Guadalajara, es decir, Atotonilquillo, Zacoalco, etcétera. Dicha cuenca era una porción relativamente pequeña de la gran región drenada y moderada por la red del antecesor del Río Lerma-Santiago y fue entonces cuando se formaron las primitivas barrancas de ‘San Esteban’ (‘Río Blanco’), ‘Peña Blanca’ y ‘La Experiencia’, al Norte y Nordeste de la Cuenca de Guadalajara.

»probablemente a principios del Pleistoceno, vinieron las emisiones de lava basáltica de varios focos como el de ‘Mezcala’ y tal vez de ‘La Higuera’, así como de otros muchos que se desconocen y que empezaron a llenar y obstruir toda esta región, al interceptar las corrientes de aguas superficiales que debieron formar cuencas, a veces separadas. Es muy probable que algunos movimientos de dislocación muy importantes a lo largo de las fracturas, hayan dado origen a las emisiones de riolitas vítreas de la Sierra de la Venta y quizá de algunos otros focos de la comarca, que alcanzaron a invadir también, parte de las depresiones, tanto en forma de lavas, como de materiales cineríticos» (Díaz 1946).

De la O Carreño (op. cit.) y Díaz (op. cit.), concuerdan entre sí al mencionar que: «después de esas emisiones, vino una secuencia de erupciones basálticas de otros focos de la región, que alternaron con las erupciones paroxismales riolíticas y que rellenaron todas las depresiones, probablemente, más arriba de los niveles que ahora se conocen. La erupción había ya cavado una depresión de cierta importancia en las capas superiores del relleno de la cuenca, cuando

vinieron nuevas lluvias de material piroclástico que volvieron a colmarla». La actividad piroclástica persistió quizá hasta principios del Pleistoceno, de modo que los volcancitos postizos y las corrientes de lava subdividieron la región en diferentes cuencas cerradas, una de las cuales formo la actual Laguna de Chapala (Gámez 1978).

Mientras tanto, el río antecesor continuaba con su trabajo de erosión longitudinal, al cortar todos los materiales volcánicos de relleno para tratar de recuperar sus primitivos niveles de control hacia el Océano Pacífico. Este trabajo continua hasta la fecha y su acción remontante volvió a restablecer el curso general del Río Lerma Santiago y capturo la cuenca de Guadalajara, la cual está en un período de erosión, en parte lento, a causa de que los umbrales que se encuentran en el borde del cañón han impedido su vaciado rápido.

b. *Datos litológicos.* En un estudio efectuado al perfil estratigráfico de la Barranca del Río Santiago por de la O Carreño (*vide* Estrada 1969), encontró que: «desde el fondo de la barranca, situado a 1,028 metros sobre el nivel del mar, hasta los 1,230, existe solo riolita, que es una roca volcánica de la familia de los granitos aplíticos, i.e. que por tener escasos componentes máficos —magnesio y hierro—, tienen una apariencia clara, blanquecina. A continuación le sigue una capa de basalto africo escoriaceo que va desde los 1,230 hasta los 1,330 metros de altitud, capa en la que también se encuentra una basalto vesicular de aspecto toboso. De los 1,330 a los 1,370 metros, se encuentra un estrato de tobas riolíticas brechosas, enseguida otra nueva capa basáltica, de los 1,370 a los 1,470 metros. Comienza ahí un estrato formado por arena y tobas brechosas y, por último, hasta llegar a la superficie o ceja de la barran-

ca, situada a los 1,580 metros, se localiza un estrato de basalto criptocristalino de apariencia escoriacea, en cuya composición predomina el olivino y la labradorita (feldespato del grupo de la plagioclasa, i.e. formado por silicatos de aluminio, calcio y sodio)».

En general, la composición petrográfica de la región es más o menos uniforme. El tipo de roca más abundante es el basalto africo, es decir, sin cristalización aparente y que se presenta como rocas oscuras, grises o rojizas. Los elementos constitutivos de estas rocas no son apreciables a simple vista, por lo que se les ubica dentro del grupo de las rocas microcristalinas. Este tipo de basalto es rico en olivino (silicato doble de magnesio y hierro), anortita (silicato doble de calcio y aluminio) y bytownita (silicato doble de sodio y aluminio). Siguen al basalto en orden de importancia, las tobas, cuya distribución se encuentra restringida a zonas alledañas a «Paso de Guadalupe», «El Chilar» y con especial abundancia en una de las comunidades estudiadas: «El Ancón», todas ellas ubicadas al Oeste del área en cuestión.

4. *Hidrología.* El área de estudio es abierta y con drenaje natural hacia el Sur y Sudeste, por lo que no se localizan en la zona lagos o lagunas. El agua es retenida en parte por un número relativamente grande de presas o 'bordos'. Sin embargo, la conocida como «Presa Los Gigantes», situada al Norte del pueblo de Cuquío, tiene agua durante todo el año; el resto contiene poca agua en los meses de enero, febrero y marzo o se encuentran casi desecadas.

Son numerosos también, los arroyos de temporal. No obstante el elevado número de permanentes, estos llevan poca agua y no se consideran tan importantes para la irrigación, a excepción del «Arroyo Grande», que cruza el área de

Norte a Oeste y desemboca en el Río Grande de Santiago. Este último y el Río Verde son las fuentes hidrológicas más importantes, pero sus aguas son poco aprovechadas por encontrarse en niveles profundos.

5. *Vegetación*. La flora fanerogámica de esta región fue colectada, en parte, por E. Palmer en 1886 y C. G. Pringle en 1903 y más recientemente por A. Cronquist en 1965 y Rogers McVaugh y otros en diferentes años (McVaugh 1972).

Se han publicado diversas notas acerca de la vegetación del municipio, pero en realidad, se desconocen estudios florísticos o ecológicos de esta zona. Entre dichas notas, destaca la de Estrada (1969), en donde hace mención a la vegetación existente en los cerros «La Higuera», «El Mexicano», «La Campana» y el Valle de Tacotlán. Cita como especies comunes de las cuatro localidades a *Pinus devoniana* Lindl. y a la asociación *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl. y *Quercus resinosa* Liebm. como dominantes en el estrato arbóreo. Menciona, además, la presencia de algunas leguminosas espinosas como: *Mimosa aculeaticarpa* Ort., *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. y *A. farnesiana* (L.) Willd., que extienden su distribución hacia las cumbres de los cerros y llegan a ser vegetación dominante en algunos lugares donde se ha eliminado por completo la original. Otros géneros más o menos frecuentes como: *Eryngium*, *Solanum*, *Dorstenia*, *Vernonia*, *Loeselia*, *Asclepias* y *Castilleja*, caracterizan el paisaje de algunas áreas. Destaca también, la abundancia de algunos pastos como: *Muhlenbergia nebulosa* Scribn. ex Beal y *M. ciliata* (Kunth) Trin., especies consideradas como forrajeras, por lo que citado autor, cree que la degradación de la vegetación natural de algunas zonas se debió a la introducción de ganado para hacer uso

de este recurso.

En otro estudio, Estrada y Villarreal (1975), concuerdan con Rzedowski y McVaugh (1966) al mencionar que los principales tipos de vegetación que se distribuyen en esta región son, por orden de importancia: El Matorral Subtropical, Los Bosques de Pino y Encino y El Bosque Tropical deciduo.

a. *Matorral subtropical*. Con este nombre se designa a aquellas comunidades vegetales dominadas, por lo menos en parte, por especies que se conocen en otros sitios como indicadores de disturbios o propias de asociaciones secundarias.

En el área de estudio, el Matorral Subtropical es una formación de fisonomía abierta, dominada por arbustos (rara vez árboles) de 3 a 5 m, entre los que destacan: *Acacia farnesiana*, *A. pennatula*, *Bursera multijuga* Engl., *Eysenhardtia polystachya* (Ort.) Sarg., *Ficus petiolaris* Kunth, *Guazuma ulmifolia* Lam., *Ipomoea intrapilosa* Rose e *I. murucoides* Roem. & Schult. Otros arbustos o arbolillos encontrados con más o menos frecuencia son: *Annona longiflora* S. Watson, *Bursera bipinnata* (DC.) Engl., *Heliocarpus terebinthinaceus* (DC.) Hochr., *Karwinskia humboldtiana* (Willd. ex Roem. & Schult.) Zucc., *Viguiera quinqueradiata* (Cav.) A. Gray ex S. Watson, *Vitex mollis* Kunth, *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg.

Entre 1 y 2 m, se desarrolla un estrato subarborescente, compuesto en su mayoría de plantas de hojas pequeñas y deciduas. Entre las más características pueden mencionarse: *Asterohyptis stellulata* (Benth.) Epling, *Bouvardia multiflora* (Cav.) Schult. & Schult. f., *Brickellia lanata* (DC.) A. Gray, *Bunchosia palmeri* S. Watson, *Croton ciliato-glanduliferus* Ortega, *Hyptis albida* Kunth, *Lagascea decipiens* Hemsl., *Lantana camara* L., *Lasiacis divaricata* (L.)

Hitchc., *Mandevilla foliosa* (Müll. Arg.) Hemsl., *Mimosa monancistra* Benth., *Perymenium subsquarrosus* B. L. Rob. & Greenm., *Porophyllum nutans* B. L. Rob. & Greenm., *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth, *Zexmenia macrocephala* (Hook. & Arn.) Hemsl.

En la época favorable del año, se desarrolla un estrato más o menos continuo representado por plantas herbáceas. La familia de las gramíneas destaca por el gran número de especies perennes que la representan: *Andropogon* spp., *Aristida* spp., *Bouteloua curtispinda* (Michx.) Torr., *B. repens* (Kunth in HBK) Scribn. & Merr., *Cathestecum brevifolium* Swallen, *Hackelochloa granularis* (L.) Kuntze, *Heteropogon contortus* (L.) Beauv., *Hilaria cenchroides* Kunth in HBK, *Paspalum* spp., *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C. E. Hubb., *Setaria geniculata* (Lam.) Beauv.; de las especies anuales abundantes se pueden citar, como ejemplo: *Bouchea prismatica* var. *brevirostra* Grenzeb., *Bouteloua hirsuta* Lag., *Eragrostis* spp., *Florestina pedata* (Cav.) Cass., *Gomphrena decumbens* Jacq., *Heterosperma pinnatum* Cav., *Melampodium* spp., *Pectis prostrata* Cav., *Priva mexicana* (L.) Pers., *Zinnia americana* (Mill.) Olorode & A. M. Torres, *Zinnia peruviana* (L.) L. Entre algunas especies de hoja ancha, cabe citar a: *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltld., *Calea urticifolia* (Mill.) DC., *Cheilanthus myriophylla* Desv., *Desmodium* spp., *Euphorbia graminea* Jacq., *Herissantia crispa* (L.) Brizicky, *Ipomoea stans* Cav., *Iresine schaffneri* S. Watson, *Macroptilium gibbosifolium* (Ort.) A. Delgado, *Notholaena aurea* (Poir.) Desv., *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link, *Pellaea cordata* Fée, *Selaginella* spp., *Tagetes lucida* Cav., *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn., *Tradescantia crassifolia* Cav., *Trixis longifolia* D. Don.

Además, entre las trepadoras se pueden citar los siguientes géneros: *Dioscorea*, *Ipomoea*, *Nissolia*

Entre las epifitas vasculares solamente destaca *Tillandsia recurvata* (L.) L.

b. *Bosque de pino y encino*. Con este nombre se ha querido nominar a una asociación de pinos y encinos que en muy pocas ocasiones esta representada de manera independiente, y que con mayor frecuencia se presentan los estados intermedios. Sin embargo, dicho nombre es muy difícil de definir fisonómica, ecológica y florísticamente, aunque son indudables las relaciones que existen entre ambas comunidades.

En el área de estudio el Bosque de Pino y Encino, alcanza en algunas ocasiones hasta 15 metros de altura, pero es más común que esa altura no sobrepase los 10 metros, por general de fisonomía abierta y muestras evidentes de disturbio. La asociación más frecuente es la formada por *Pinus devoniana* y *Quercus resinosa*, en algunas zonas también se localizan asociadas estas mismas especies a *Pinus oocarpa*.

Entre los árboles más o menos abundantes, encontrados en los bosques de pino y encino de esta área, cabe citar a: *Clethra rosei* Britton, *Juniperus deppeana* Steud., *Quercus castanea* Née; y hacia la orilla de los arroyos se encuentran con alguna frecuencia: *Buddleja cordata* Kunth, *Salix bonplandiana* Kunth, *Vitex mollis*. Es notable también, la presencia de algunos arbustos que en situaciones más o menos húmedas, alcanzan un amplio desarrollo: *Baccharis occidentalis* S. F. Blake, *Brickellia* spp., *Buddleja parviflora* Kunth, *Calea urticifolia*, *Calliandra houstoniana* (Mill.) Standl., *Chromolaena collina* (DC.) R. M. King & H. Rob., *Desmodium* spp., *Eysenhardtia punctata* Pennell, *Guardiola mexicana* Bonpl.,

*Porophyllum viridiflorum* (Kunth) DC., *Salvia polystachya* Cav., *Stevia glandulosa* Hook. & Arn., *Vernonia* spp., *Viguiera angustifolia* (Hook. & Arn.) Blake.

En lo que respecta al número de componentes herbáceos, este resulta ser muy elevado, pero es necesario aclarar que este grupo vegetal se desarrolla preferentemente en claros del bosque. Los siguientes son ejemplos de los taxa más frecuentes: *Adiantum* spp., *Aegopogon tenellus* (DC.) Trin., *Ageratella microphylla* (Sch. Bip.) A. Gray ex S. Watson, *Ageratum corymbosum* f. *salicifolium* (Hemsl.) F. M. Johnson, *Astranthium xylopodum* Larsen, *Begonia gracilis* Kunth, *Bessera elegans* Schult., *Bidens* spp., *Bletia gracilis* Lood., *Bomarea hirtella* (Kunth in HBK) Herb., *Bouteloua hirsuta*, *Bouvardia tenuiflora* Schldtl., *Brickellia lanata* (DC.) A. Gray, *Bulbostylis juncooides* (Vahl) Kük. ex Osten, *Carex polystachya* Sw. ex Wahlenb., *Carphochaete grahami* A. Gray, *Castilleja tenuiflora* Benth., *Cheilanthes pyramidalis* Fée, *Commelina coelestis* Willd., *Cosmos exiguus* A. Gray, *Cuphea aequipetala* (Cav.), *Cyperus hermaphroditus* (Jacq.) Standl., *C. orbicephalus* (Beetle) T. Koyama & McVaugh, *Dalea cliffortiana* Willd., *Dahlia coccinea* Cav., *Desmodium* spp., *Donnellsmithia juncea* (Humb. & Bonpl. ex Spreng.) Mathias & Constance, *Erigeron ervendbergii* A. Gray, *Eriosema diffusum* (Kunth in HBK) G. Don, *Eryngium heterophyllum* Engelm., *Hilaria ciliata* (Scribn.) Nash, *Hypericum* spp., *Lamourouxia viscosa* Kunth, *Mühlenbergia* spp., *Oplismenus burmannii* (Retz.) Beauv., *Oxalis* spp., *Oxypappus scaber* Benth., *Panicum* spp., *Paspalum* spp., *Peperomia campyloptropa* A.W. Hill, *Perezia wislizenii* var. *megacephala* A. Gray, *Polygala gracillima* S. Watson,

*Porophyllum nutans*, *Sabazia palmeri* (A. Gray) Urbatsch & Turner, *Pseudognaphalium viscosum* (Kunth) Anderb. *Sisyrrinchium* spp., *Solanum* spp., *Stevia* spp., *Tagetes lucida*, *Thalictrum pringlei* S. Watson, *Tripogandra amplexicaulis* (Klotzsch ex C. B. Clarke) Woodson, *Valeriana densiflora* Benth., *Verbena carolina* L., *Lasiantha palmeri* (Greenm.) K. M. Becker, *Zinnia angustifolia* Kunth.

Algunos parásitos del género *Phoradendron* se observaron ocasionalmente sobre *Quercus*. A excepción de *Tillandsia recurvata* y *T. usneoides*, no se observaron otras epifitas es este tipo de vegetación.

En algunas áreas situadas al Noroeste de la zona de estudio y cercanas a los límites del municipio de Cuquío, se han observado, además de las especies citadas, matorrales de *Quercus eduardii* Trel. en bosquetes de *Quercus magnoliifolia* Née y con algunos ejemplares diversos de las especies de *Pinus* y *Juniperus* mencionadas. En estas asociaciones se colectaron los siguientes géneros: *Lechea*, *Helianthemum*, *Turnera*, *Guadichaudia*.

c. *Bosque tropical deciduo*. En esta formación se incluyen las comunidades vegetales caracterizadas por la dominancia de especies arbóreas no espinosas, de talla más bien modesta, que pierden sus hojas por un período prolongado, coincidiendo este, con la época seca del año.

El área de estudio, se localiza en las laderas inferiores a lo largo de las barrancas del Río Santiago, Verde y sus afluentes. Sin embargo, es necesario mencionar, la influencia que ejerce el hombre en este tipo de vegetación. Por ejemplo, en la barranca, cerca de Guadajajara, grandes extensiones han sido desmontadas y están bajo cultivo o cubiertas por comunidades secundarias

de diversos tipos (Rzedowski y McVaugh 1966).

En algunos lugares se observan especies arbustivas con características de dominantes como: *Bursera multijuga*, *B. penicillata* (DC.) Engl.; otros árboles más o menos frecuentes en el mismo estrato: *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand, *Lysiloma* spp., *Pereskia rotundifolia* (DC.) Britton & Rose. Otras especies arborescentes que parecen estar favorecidas por las condiciones de disturbio: *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex. Willd., *Bunchoisia palmeri*, *Bursera bipinnata* (DC.) Engl., *Erythrina lanata* Rose, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus* spp., *Ipomoea intrapilosa*, *Pistacia mexicana* Kunth, *Randia* spp., *Vitex mollis*, *Zanthoxylum* spp. Entre las esciófitas que se desarrollan cuando más o menos denso, destacan: *Acacia angustissima* var. *angustissima* Mill., *Aeschynomene amorphoides* (S. Watson) Rose ex B. L. Rob., *Agave* spp., *Bahinia pringlei* S. Watson, *Casearia pringlei* Briq., *Hamelia versicolor* A. Gray, *Nopalea* spp., *Pouzolzia palmeri* S. Watson. Entre las herbáceas heliófilas se anotan: *Desmodium* spp., *Elytraria imbricata* (Vahl) Pers., *Floristina pedata* (Cav.) Cass., *Hilaria ciliata*, *Oplismenus burmannii*, *Tripsacum* spp., *Zinnia* spp.

En el área no se observaron lianas, las cuales se consideran típicas de este tipo de vegetación. sin embargo, se registraron las siguientes trepadoras delicadas, que son más o menos abundantes: *Antigonon*, *Dioscorea*, *Exogonium*, *Ipomoea*, *Nissolia*, *Macroptilium*.

Los datos anteriores fueron tomados de la obra de Rzedowski y McVaugh (1966). Los géneros y especies que se consignan, son aquellos que fueron recolectados por el autor y otros colectores en diversas épocas del año y cuyos

ejemplares están depositados en los herbarios mencionados con anterioridad.

### Medio ambiente de la zona agrícola

1. *Situación.* La zona agrícola ocupa más o menos 680 kilómetros cuadrados, lo que equivale a casi a las dos terceras partes de la región meridional de Ixtlahuacán del Río. Forman parte de ella, las tierras del valle situadas entre 1,500 y 1,600 metros de altitud. Algunas superficies localizadas aún a 1,900 metros sostienen ciertos cultivos, pero estos llegan a ser esporádicos cuando la altura es superior a los 2,000 metros, sobre todo por la topografía. Muchas laderas se han desmontado y se cultivan uno o dos años con rendimientos exiguos, y con frecuencia no se vuelven a ocupar por espacios de tiempo más o menos largos.

2. *Generalidades sobre los suelos de la región meridional de Ixtlahuacán del Río.* Los suelos de la parte central de esta región, proceden en su mayoría, de depósitos residuales y aluviales. En las laderas de los cerros, el basalto y las tobas volcánicas parecen estar ligadas a los suelos de esas áreas. En el Valle, algunas rocas sedimentarias, principalmente areniscas, se relacionan con los suelos de esa zona.

Ha habido, desde luego, algunos intentos de clasificación de los suelos en el municipio de Ixtlahuacán del Río. Sin embargo, su conocimiento es aun deficiente. según flores (1972) y con el auxilio de la Carta Edafológica «Cuquío» (F-13-D-56), publicada por DETENAL (1973), el área estudiada participa de siete unidades de suelo, de acuerdo con el sistema de clasificación propuesto por la FAO-UNESCO y que son, a saber:

1. *Regosol* (del latín *rhegos*, cubier-

ta; connotativo de manto, de material suelto, producto de erupciones volcánicas o depósitos eólicos que forman una capa. Suelos sin o con desarrollo incipiente). El termino es exclusivo para suelos recientes o arenosos. Presenta horizonte A ócrico. La subdivisión «*regosol-eutríco*», fue encontrada en el área de estudio y en ella se localizan cuatro de las zonas estudiadas. Tres de ellas («Mascuala», «Ixtlahuacán del Río» y «El Jagüey»), presentan una textura gruesa, en donde el lecho rocoso se encuentra de (10-) 20–50 centímetros de profundidad y, en algunos casos, quizá los menos, llega a aflorar a la superficie. En la cuarta localidad («Palos Altos»), se observa en esta unidad en franca mezcla con un «*planosol-eutríco*», el lecho rocoso se ubica entre los 50 y los 100 centímetros de profundidad.

2. *Luvisol* (del latín *luvi*, lavar, colar). Estos suelos también conocidos como «suelos pardo-amarillentos podzolicos» o «suelos lateríticos podzolicos», se caracterizan por presentar un contenido más o menos alto de materia orgánica. La subdivisión «*luvisol-férrico*» (del latín *ferrum*, hierro; connotativo para los «suelos ferruginosos», nombre dado por el sistema de clasificación francesa), se presenta en el área y en ella se ubican otras cuatro de las zonas bajo estudio. En dos de ellas («San Antonio de los Vázquez» y «Trejos») la textura es fina y el lecho rocoso se localiza entre los 50 y 100 centímetros de profundidad. En «La Loma», la textura es gruesa y en algunas partes el lecho rocoso aflora a la superficie. Por último, en «Las Flores», predomina la fase pedregosa con fragmentos mayores de 7.5 centímetros de diámetro en el exterior o cerca de él, que aunado a la excesiva pendiente hacen imposible el uso de maquinaria agrícola.

3. *Litosol* (del griego λιθαξ de pie-

dra, pétreo; connotativo de suelo con roca dura y muy somera). En estos suelos su factor limitante es la profundidad. Presentan una capa coherente e ininterrumpida de roca a una profundidad de 15 centímetros. Esta unidad de suelo cubre aproximadamente 12% del área de estudio, sobre todo en regiones adyacentes al Río Verde, Río Santiago y las laderas de exposición Oeste de la Sierra de los Guajolotes. Ninguna parcela sometida a investigación quedo dentro de los límites de este tipo.

4. *Cambisol* (del latín *cambiare*; connotativo de suelos que cambian de color; la estructura y su consistencia tiene lugar como resultado de la intemperización in situ). Estos suelos tiene un horizonte A pálido o úmbrico y un B cámbico; puede presentar o no carbonatos en el horizonte B o el C. Las subdivisiones: «*cambisol-ferálico*» y «*cambisol-eutríco*», fueron localizadas en el área, no obstante la extensión que cubre esta unidad y sus subdivisiones, ninguna parcela experimental se ubico dentro de este tipo.

5. *Vertisol* (del latín *verto*, voltear, invertir; connotativo de inversión de la superficie del suelo). Se les llama también «tierras negras», «suelos grises o castaños de textura pesada». Son suelos arcillosos de textura pesada, el material arcilloso esta compuesto por montmorillonita. Tienen después de los primeros 20 centímetros de la superficie, un 30% o más de arcilla. La subdivisión encontrada en esta región es el «*vertisol-pélico*» (del griego πέλλος, oscuro, negruzco, sin color; connotativos de los suelos de color bajo). En estos suelos de textura fina, se ubico una parcela en «El Mezquite», situada en las cercanías de Cuquió.

6. *Planosol* (del latín *planus*, llanura, planicie; connotativo de los suelos desarrollados en planos o depresiones topo-

gráficas con drenaje pobre). El «*planosol-eutrico*» y «*planosol-mollico*», son las subdivisiones comunes en la región. Dos parcelas experimentales se localizan en ellas. Sin embargo, es necesario mencionar que una de ellas («Rancho Nuevo») presenta porciones bastante considerables de un horizonte B argilúvico (del latín *argila*, arcilla y *lúvi*, lavar; connotativo de acumulación de arcilla iluvial). Su textura es media y se encuentra combinado con un «*vertisol-pélico*» (*praec.*). En la otra parcela («El Consuelo»), a pesar de su textura media, el lecho rocosa se localiza entre los 50 y 100 centímetros de profundidad. En algunas áreas se hace patente la combinación en partes con un «*regosol-eutrico*».

7. *Phaeozem* (del griego φάεωζ, oscuro y del ruso земля, tierra; suelo con una secuencia normal y sencilla de horizontes). Estos suelos muestran un horizonte A mólico, un B cámbico o un argilúvico. No manifiestan acumulaciones de cal ni horizonte cálcico. Tampoco muestran con la profundidad un incremento de Na + K en su complejo de saturación dentro de los primeros 125 centímetros. La subdivisión «*phaeozem-háplico*» (del griego ἀπλοῖς, sencillo; connotativo de suelos con una secuencia normal y sencilla de horizontes), se localiza en la región. Una parcela experimental, «El Ancón», se ubica dentro de ella y se caracteriza principalmente por su textura media y el lecho rocoso entre los 10 y 50 centímetros de profundidad, aunque en algunos casos es posible observarlo en la superficie. En ese lugar, esta unidad de suelo se encuentra combinado con un «*regosol-eutrico*».

En lo que respecta a extensión, el *regosol*, *luvisol* y *litosol* predominan al *cambisol*, *vertisol*, *planosol* y *phaeozem*. La información proporcionada

arriba concuerda con la publicada por Dudal (1968).

3. *Suelos agrícolas*. El suelo agrícola presenta características físicas y químicas propias de su origen y otras, producto de la influencia del agricultor a través de las prácticas agrícolas, como el barbecho, rastreo, fertilización, surcado, labores de limpia, etcétera.

El análisis de las muestras de suelos tomadas en cada una de las localidades estudiadas, proporcionaron los siguientes resultados:

En las áreas situadas a una altura superior a 1,700 metros y que sumaron siete, se encontraron suelos que variaron de un color gris-negro hasta un castaño-amarillento en diferentes tonalidades donde predomina el castaño. La textura cambió de un migajón arenoso a un arcillo-arenoso y típica arcilla en las siguientes proporciones: arenas, de 32.92–72.92%; limos, de 9.52–17.52% y arcilla, de 17.56–67.56%; el pH es medianamente ácido (5.9) o ligeramente alcalino (7.6); la cantidad de materia orgánica es medianamente pobre (0.73%) o medianamente rico (2.90%); en algunas partes hay deficiencia de nitrógeno nítrico (3.4 ppm); el nitrógeno amoniacal se presenta en cantidades moderadas en una de las áreas (25.5 ppm) y en las restantes se mantiene a niveles más o menos bajos (5.1–10.0 ppm). El fósforo se presenta en cantidades moderadas (27.7 ppm) o muy bajas (3.3 ppm). Cuatro de las localidades son ricas en potasio (225.5–263.8 ppm), el resto son moderadas o altas (78.8–101.4 ppm). Todas las áreas son extrarricas en calcio (860.1 ppm).

Por último, cinco de las áreas estudiadas se localizan a alturas inferiores a los 1,700 m. En ellas se encontró que el color del suelo varió de un negro a un castaño amarillento. El análisis de la textura reveló que no había cambios

notables con respecto a las áreas situadas en las partes altas. El pH, es ligeramente ácido (6.5) o medianamente alcalino (8.0); la materia orgánica se encuentra presente en cantidades muy bajas (0.34%) o muy altas (6.52%); una de las localidades fue extrarrica en nitrógeno nítrico (88.3 ppm), en las restantes fue bajo o moderado (4.2–28.5 ppm); el nitrógeno amoniacal se mantuvo constante a niveles bajos (6.0–7.9 ppm); fosforo muy bajo (0.8 ppm) o muy alto (23.3 ppm); muy pobres o muy ricas en potasio (36.4–192.2 ppm) y en su totalidad, extrarricas en calcio.

4. *Condiciones climáticas.* En la zona de estudio existen tres estaciones meteorológicas que corresponden a: «Cuquío», «Ixtlahuacán del Río», «Tacotlán» y otra, denominada «La Tortuga», la que por encontrarse en las inmediaciones del área, se incluyó a fin de complementar con sus datos el aspecto general del clima de la región.

El registro de sus observaciones tiene una antigüedad que desde los seis años en «La Tortuga», hasta los 19 en «Cuquío». De las cuatro estaciones, tres son termoplumiométricas y una, la de «Ixtlahuacán del Río», sólo es pluviométrica.

a. *Grupos de climas.* La región meridional del municipio de Ixtlahuacán del Río participa de tres tipos de clima, según el Sistema de Clasificación Climática de Köppen, modificado por García (1964). Tales tipos de climas son, a saber:

(A)C(w<sub>1</sub>)(w)b(e)g. Semicálido del grupo C, con una temperatura media anual mayor de 18°C y con una temperatura del mes más frío menor de 18°C; un índice de Lang (cociente que resulta de dividir la precipitación total anual en mm, entre la temperatura media anual en grados C), entre 43.2 y 55.3; es este

clima, el intermedio en cuanto a humedad; el régimen de lluvia en el verano (por lo menos diez veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad más caliente del año que en el más seco); un porcentaje de lluvia invernal entre 5 y 10.2 de la total anual; verano fresco, largo y con la temperatura media del mes más caliente entre 6.5 y 22°C; la oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es extremoso y varía entre 7 y 14°C; el mes más caliente es antes de junio.

Este tipo de clima se localiza en la porción Nordeste del área de estudio y en el se ubican las siguientes poblaciones: Cuquío, Teponahuasco, La Esperanza, San Juan del Monte, El Mirador y dos parcelas experimentales: El Mezquite y Rancho Nuevo.

(A)C(w<sub>1</sub>)(w)a(e). Con idénticas características que el anterior, con la excepción de que éste es el más seco de los templados subhúmedos, con lluvias en verano y un índice de Lang (PP/T) menor de 43.2; el verano es cálido y la temperatura media mensual del mes más caliente mayor de 22°C; el porcentaje de lluvia invernal es mayor de 10.2. Este tipo de clima ocupa la mayor parte del área y en ella se localizan poblaciones importantes como: Ixtlahuacán del Río, Tacotlán, Mascuala, Trejos, San Antonio de los Vázquez, San Nicolás de los Abundis y en general el resto de las parcelas experimentales.

BS<sub>1</sub>hw(w)(e)g. Seco; es el menos seco de los BS; semicálido con los inviernos frescos; temperatura media anual entre 18 y 22°C y la del mes más frío menor de 18°C; régimen de lluvias en verano, con las mismas características que el primer tipo de clima, pero el porcentaje de lluvia invernal es menor de cinco de la total anual; la oscilación de la temperatura es también extremoso y el mes más cálido es antes de junio. Este tipo

de clima, como se mencionó, se localiza en las inmediaciones del área y sirvió como referencia, para hacer el análisis de la variación climática de la región.

b. *Humedad*. Con respecto a la distribución de la precipitación a lo largo del año, ésta es desigual: de mayo a octubre se registra del 91 al 96% del total de la lluvia y a este período se le considera como la época húmeda; los meses restantes reciben sólo del 9 al 4% de la lluvia total anual y constituyen la época de sequía.

La distribución de la lluvia en el año, sucede de la manera siguiente: en los meses de febrero y marzo la cantidad de lluvia es poca o casi nula; en abril, las lluvias son bastante, pero, con respecto a los meses siguientes, la precipitación aún es baja; las lluvias se hacen patentes en mayo, y la cantidad de lluvia aumenta de manera progresiva y es en julio, cuando se presentan las máximas que son de 189.8 milímetros en las partes más altas y de 203.5 milímetros en las más bajas; de agosto a septiembre disminuye la precipitación, pero los valores siguen siendo altos; en octubre desciende de modo brusco y empieza la época de sequía, que se prolonga desde noviembre hasta marzo. Es en febrero y marzo, donde alcanza los valores más bajos.

El análisis de los datos climáticos, revela que la cantidad de agua disminuye, dentro de ciertos límites, de Este a Oeste y de Norte a Sur. Se observó que la región más alta (Cuquío) era la que tenía mayor precipitación anual, no así las otras, cuya variación con respecto a la altura fue notable.

Las lluvias se presentan en menos de cien días al año y es en la parte baja donde se registra la mayor cantidad de días con granizo.

La evaporación más enérgica se presenta en los meses de febrero, marzo

y abril. La evaporación potencial anual varía de 2,011.4 a 2,256.4 milímetros. No se pudo relacionar la variación de la evaporación potencial ni con la altura, ni con la ubicación geográfica de las estaciones.

El porcentaje de lluvia invernal desciende con la altura.

c. *Temperatura*. La temperatura se distribuye en el curso del año, de la siguiente manera: en diciembre y enero, se registran los valores más bajos ( $17^{\circ}\text{C}$ – $14^{\circ}\text{C}$ ); de febrero a marzo sube gradualmente; en abril, mayo y junio sube bruscamente y los valores más altos corresponden a estos meses que son los más cálidos ( $19^{\circ}\text{C}$ – $23.8^{\circ}\text{C}$ ); en los meses restantes la temperatura desciende lentamente.

Enero es el mes más frío, con una temperatura mínima de  $14.2^{\circ}\text{C}$  en las partes más altas, los valores de las otras zonas se mantienen más o menos constantes ( $15.9^{\circ}\text{C}$ – $16.5^{\circ}\text{C}$ ).

Los meses de bajas temperaturas (noviembre) diciembre-enero (febrero), coinciden en algunas zonas con un período de heladas.

Los meses más calientes son mayo y junio. Sin embargo, el segundo supera con valores numéricos al primero (mayo,  $22.9^{\circ}\text{C}$ ; junio  $23.8^{\circ}\text{C}$ ). En la zona de estudio, la altura tiene poca influencia en la variación de las temperaturas.

La oscilación anual de las temperaturas medias mensuales, varía de 7 a  $7.6^{\circ}\text{C}$ , por lo que se consideran como «extremosas».

Existen diversos criterios para estimar la duración de la época seca. El más conocido de ellos es el denominado «Climograma». Sin embargo, éste el igual que otros es más o menos arbitrario.

Para este trabajo se adoptó el método de Bagnouls y Gausson (fide Rzedowski 1978: 46–56), de acuerdo con el

cual se califica a un mes como húmedo cuando la precipitación recibida en milímetros es superior al doble de la temperatura media expresada en grados Centígrados. Tal procedimiento, aunque claramente empírico y convencional, tiene la ventaja de una fácil representación gráfica conocida con el nombre de «Diagrama Ombrotérmico», y que permite inmediatas apreciaciones comparativas e incluso la posibilidad de «cuantificar» la aridez.

5. *Agricultura*. a. *Consideraciones generales*. El sistema de cultivo que caracteriza a la agricultura de la región meridional del municipio de Ixtlahuacán del Río, parece ser lo que De Martonne (1932) denomina «extensivo» y significa que el uso de los campos es más o menos permanente, que se ara y en algunos casos se adiciona abono de origen animal o químico. Según Vizcaya (1953), son varios los factores que caracterizan el tipo de agricultura de la República Mexicana. De acuerdo con ellos y con observaciones personales, se puede considerar que la agricultura de ésta área no está muy desarrollada, ya que con frecuencia existe monocultivo de maíz, no hay rotación de cultivos, las prácticas agrícolas no son adecuadas, los implementos agrícolas son anticuados y escasos, está poco generalizado el uso de variedades mejoradas, no existe un control adecuado de plagas, enfermedades, malas hierbas, etcétera.

Los cultivos son en su mayoría de temporal, con ciclo de vida de primavera-otoño, época en la que hay condiciones de precipitación y temperatura adecuadas para las plantas cultivadas. Las fechas de siembra y cosecha son más o menos fijas y están en función de la precipitación y su distribución. Son muy pocos los cultivos que se desarrollan favorecidos por el riego.

Entre las principales plantas que se

cultivan están: maíz (*Zea mays*), sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], avena (*Avena sativa*), garbanzo (*Cicer arietinum* L.) y algunas hortalizas.

En los alrededores de las casas se lleva a cabo una agricultura de tipo doméstico a base de: chile (*Capsicum* spp.), tomate (*Physalis* sp.), jitomate (*Solanum lycopersicon* L.), cebolla (*Allium cepa* L.) y lechuga (*Lactuca sativa* L.), entre otros.

En algunos lugares se observaron dispersos, árboles frutales, pero se reducen a áreas cercanas a las habitaciones; no se pudieron obtener datos exactos a éste respecto.

En lo que se refiere a la tenencia de la tierra, es de dos tipos: la propiedad privada, con predios de alrededor de cinco hectáreas cada uno y, la propiedad ejidal de una a cinco hectáreas por ejidatario.

b. *Prácticas agrícolas*. Las prácticas agrícolas que se acostumbran llevar a cabo en la zona de estudio son las siguientes:

1. *Barbecho*. Se remueve al suelo para hacerlo que pierda su compactación y facilitar con ello el crecimiento de las raíces, de manera indirecta matar algunas plagas del suelo, enterrar los restos de la cosecha anterior y sobre todo, hacer que la tierra capture más agua y se conserve húmeda durante la sequía. Avila (1963), anota la importancia del barbechado, pues la capa arada modifica su estructura, el porcentaje de agregados y capacidad de retención de humedad.

2. *Fertilización*. Por lo común se realiza de manera conjunta con el barbechado al adicionar al suelo abonos orgánicos y compuestos químicos y que a pesar de las pequeñas cantidades en que se agregan, influyen en la condición física del suelo (Bear 1965) y de cualquier manera, significan una fuente de

nutrimentos.

3. *Surcado*. Práctica común para el cultivo del maíz y otros.

4. *Labores de limpia*. Esta actividad tiene por objeto, eliminar la maleza, disminuir el ataque de las plagas del suelo y dar más tierra a los tallos de las plantas cultivadas para que queden sostenidas en el lomo del surco. Consiste de tres etapas llamadas escardas o, primera, segunda y tercera labor.

5. *Rastreo*. Se realiza cuando el suelo presenta grandes agregados, así como cuando existe en la superficie cultivada, maleza desarraigada de las labores anteriores o restos de ellas y se quieren enterrar. Esta práctica se lleva a cabo también, para establecer homogeneidad y limpieza general de la superficie cultivada.

6. *Riego*. Práctica común y necesaria para los alfalfares y cultivos de hortalizas que se localizan al Nordeste del área de estudio. Tiene como objeto proporcionar humedad en la época de sequía.

c. *Cultivos de la región*. Los cultivos que se implantan en esta región en menor escala son: alfalfa, hortalizas y que como ya se mencionó son de tipo doméstico o para consumo local; trigo, sorgo (llamado también «maíz milo») y garbanzo. Del maíz, base de este estudio, se pueden mencionar las siguientes particularidades:

En pocos casos se acostumbra sembrarlo mezclado con frijol o calabaza. El manejo del cultivo del maíz es como sigue: de enero a marzo, se barbecha el suelo a una profundidad de 20 a 25 centímetros y después se vuelve a barbechar en sentido contrario. Cuando hay grandes agregados de tierra, se usa la rastra que penetra a unos 10 centímetros; al ser desplazada ésta, se adiciona materia orgánica en forma de estiércol o fertilizantes químicos en pequeñas cantidades. En marzo y abril se procede

a surcar el terreno para su siembra posterior. La cantidad de semilla utilizada es de 12 a 22 kilogramos por hectárea y se colocan de dos a tres semillas en puntos equidistantes de 60 a 70 centímetros entre sí. Se forman hileras de 80 a 90 centímetros de separación: el número de individuos es de 50,000 más o menos.

Si se considera que la siembra se realiza en abril (o principios de mayo), la secuencia en el desarrollo es como sigue: las nuevas plantas afloran a los 15 a 20 días después de haberse efectuado la siembra. Cuando alcanzan un tamaño de 10 a 15 centímetros, se hace un surcado entre las hileras de individuos, a esta labor se le conoce como «primera escarda». Se sucede la «segunda escarda» a unos 20 o 25 días después de la primera, en el mes de mayo o junio, cuando las plantas tienen un tamaño promedio de 30 a 50 centímetros. La «tercera escarda» se hace cuando los individuos han alcanzado un metro más o menos; luego ya no hay más intervenciones sobre el suelo y así se continúan las siguientes fases del desarrollo del maíz. En julio y agosto se encuentran aún en estado vegetativo y aunque algunos individuos ya empezaron su floración, ésta no se manifiesta completamente hasta septiembre, en este mes comienza también la fructificación. Es en octubre cuando las infrutescencias se encuentran ya maduras, a fines de este mes o en noviembre se recoge la cosecha.

En los meses de diciembre y enero, es frecuente observar plantas de maíz ya secas, que se hallan de pie o «amonadas». Se considera éste, como un período de reposo para el terreno.

El espacio que existe entre las plantas de maíz está ocupado por las malas hierbas, cuya abundancia es influida por el surcado, el barbechado, el abonado y

el rastreo. Tales prácticas, aunque mejoran las condiciones físicas y químicas del suelo para el cultivo, también contribuyen al aumento de la maleza al introducir semillas o partes vegetativas de las mismas, las cuales al ser favorecidas por la humedad, germinan o se reproducen de manera vegetativa por bulbos, rizomas, etcétera. Las labores de limpia traen como consecuencia la remoción de la tierra y la maleza es desarraigada o cortada, pero otras semillas germinan y se ven aflorar nuevos individuos.

Estas labores de limpia cortan el ciclo de vida de las plantas arvenses que germinan antes y sólo logran completarlo las que germinan después de la última labor. Son ellas las que compiten con el maíz y además dejan caer sus semillas al terreno. De no practicarse las labores de limpia, el maíz quedaría eliminado o sometido como se observó en algunas localidades en las que el maíz raquíto, se perdía entre la abundante maleza. Carballo (1966), menciona la necesidad de mantener el cultivo libre de malas hierbas durante los primeros 30 días de su desarrollo y cuando las plantas tengan menos de 75 cm de altura, las malas hierbas que crecen después de este período, no afectan el rendimiento.

El ciclo del maíz es de 6–8 meses y termina casi al mismo tiempo que el de las plantas arvenses que lo acompañan y durante el período de descanso queda a la vista una cubierta herbácea, densa y seca, de altura variable, pero que cu-

bre todo el terreno.

Las plagas y las enfermedades son más o menos comunes a las que existen dentro y fuera del estado de Jalisco (cf. la zona del Bajío). Destacan por su importancia: «el gusano cogollero» (*Spodoptera frugiperda* y *S. exigua*), «el gusano soldado» (*Pseudaletia unipuncta*). Otros menos frecuentes, pero igualmente agresivos son: «gusanos quemadores» o «gusanos peludos» (*Estigmene acrea*), «gusanos trozadores» (*Agrotis ipsilon* y *Peridroma saucia*), «gallina ciega» (*Phyllophaga* spp.) y «las doradillas» (*Diabrotica undecimpunctata* y *D. virgifera*).

Cuando la mazorca se encuentra en su etapa de maduración, es atacada por el «gusano elotero» (*Heliothis zea*). Entre otras plagas destacan por su hábitos chupadores «las arañas rojas» (*Tetranychus* spp. y *Olygonychus mexicanus*) y «los trips» (*Frankliniella* spp. y *Hertcothrips phaseoli*), éste último aparece cuando se cultivan mezclas de maíz y frijol.

### Composición y relaciones florísticas de la vegetación arvense

1. *Composición florística.* Las especies encontradas en los cultivos suman un total de 154, todas ellas fanerógamas, que pertenecen a 35 familias, de las que a continuación se presenta las que estuvieron mejor representadas en cuanto al número de especies, se incluye además, su correspondiente porcentaje.

No.	Familia	Número de especies	porcentaje
1	Compositae	40	25.97
2	Gramineae	20	12.99
3	Leguminosae	13	8.44
4	Cyperaceae	8	5.2

5	Solanaceae	6	3.9
6	Rubiceae	5	3.25
7	Amaranthaceae	4	2.6
8	Labiatae	4	2.6
9	Scrophulariaceae	4	2.6
10	26 familias más	3 especies, o menos, cada una	32.45
TOTAL	35 familias	154 especies	100

Las Compuestas y las Gramíneas son las familias que reúnen el mayor número de especies y juntas constituyen el 38.96% del total.

El número de dicotiledóneas (122) predominó al de monocotiledóneas que sumaron 32.

Los géneros mejor representados en cuanto a la cantidad de especies fueron: *Cyperus* con seis, *Tagetes* con cuatro, *Paspalum*, *Solanum* y *Salvia* con tres, el resto de los géneros estuvieron constituidos por dos o menos especies cada uno.

2. *Relaciones de la vegetación arvense con la natural de la región estudiada.* Es bastante notable que muchas especies miembros de comunidades naturales, penetren o se hallen en el medio arvense o viceversa. Tales comunidades naturales están, por lo general, constituidas por vegetación secundaria indicadora de disturbio como el pastoreo, tala, fuego, etcétera.

Del total de especies encontradas, se pudo observar, con base al trabajo de Rzedowski y McVaugh (1966), que muchas de ellas se consideran en otros lugares como representantes típicas de algunos tipos de vegetación. La siguiente relación nos da una idea de ello:

De los bosques de pino-encino: *Blechnum gracilis*, *Castilleja tenuiflora*, *Commelina coelestis*, *Cosmos crithmifolius*,

*C. exiguus*, *Cyperus hermaphroditus*, *Desmodium occidentale*, *Donnellsmithia juncea*, *Eriosema diffusum*, *Habenaria clypeata*, *Jaegeria hirta*, *Lobelia laxiflora*, *Loeselia mexicana*, *Polygala gracillima*, *Verbena carolina*.

Del bosque tropical decido: *Dorstenia drakeana*, *Phyllanthus acuminatus*.

Del matorral subtropical: *Bouchea prismatica* var. *brevirostra*, *Zinnia americana*.

De la vegetación sabanoide («Sabana» según Miranda 1958): *Cassia leptadenia*, *Euphorbia hirta*, *Paspalum notatum*.

Del zacatonal: *Aristida schiedeana*, *Asclepias linaria*, *Eryngium heterophyllum*, *Loeselia coerulea*, *Melampodium sericeum*, *Pinaropappus roseus*, *Schkuhria pinnata* var. *virgata*.

Del matorral crassicaule: *Dyssodia cancellata*.

De la vegetación acuática y semiacuática: *Ammania auriculata*, *Aster exilis*, *Cyperus esculentus*, *Eleocharis dombeyana*, *Juncus microcephalus*, *Jussiaea repens* var. *peplodes*, *Polygonum punctatum*.

Y por último, un grupo bastante amplio de especies que sin mostrar preferencias, se desarrollan en dos o más comunidades: *Aeschynomene amorphoides*, *Bouteloua filiformis*, *Bouvardia tenuifolia*, *Cuphea llavea*,

*Cyperus sesleroides*, *Dyssodia papposa*, *Elytraria imbricata*, *Evolvulus alsinoides*, *Gomphrena decumbens*, *Helianthemum glomeratum*, *Heterosperma pinnatum*, *Hilaria cenchroides*, *Lycurus phleoides*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Microchloa kunthii*, *Oplismenus burmannii*, *Pectis prostrata*, *Piqueria trinervia*, *Setaria geniculata*, *Stevia elongata*, *Stevia serrata*, *Zinnia angustifolia*, *Zinnia peruviana*, *Zornia reticulata*.

3. *Relación de la vegetación arvense con el medio ruderal.* Una gran parte de las especies citadas en este estudio como arvenses, se observaron y en otros trabajos se mencionan como «ruderales», sobre todo a las orillas de las carreteras y caminos, vías de ferrocarril, en los alrededores de las habitaciones, basureros, banquetas, canales de riego o efluentes, terrenos baldíos, entre los que se incluyen campos de cultivo abandonados y jardines descuidados.

Algunas especies forman manchones más o menos densos y frecuentes en el medio ruderal como: *Argemone ochroleuca*, *Cenchrus echinatus*, *Cynodon dactylon*, *Digitaria adscendens*, *Marina sp.*, *Oxalis corniculata*, *Petunia parviflora*, *Rumex crispus*, *Sida rhombifolia*, *Sorghum halepense*, *Tithonia tubaeformis*.

Sin embargo, es más común observar a dichas especies dentro de los campos de cultivo en donde, por lo general, se desarrollan con mayor vigor.

4. *Relaciones taxonómicas de la vegetación arvense.* En lo que se refiere a las relaciones taxonómicas de la vegetación arvense de la región estudiada, se puede hacer un breve análisis comparando los resultados con los obtenidos por Rzedowski (1954), en su estudio de la Vegetación del Pedregal de San Angel; de Rodríguez (1967), en su trabajo sobre el Valle de Toluca; de Villegas

(1971), en su investigación en la Cuenca de México y el de Carvajal y Guzmán (1979) para el municipio de Cihuatlán, Jalisco. Se encontró que el total de familias presentes como malas hierbas fue de 67, distribuidas de la manera siguiente:

Rzedowski (1954)	24 familias
Rodríguez (1967)	28 familias
Villegas (1971)	42 familias
Carvajal y Guzmán (1979)	34 familias
Carvajal (1981)	35 familias

El número de familias comunes en los cinco estudios fue de nueve. Del análisis al nivel de familia se notó para las investigaciones de la Vertiente del Pacífico (Carvajal y Guzmán, 1979; Carvajal, 1981), una ausencia completa de miembros de la familia Geraniaceae, Primulaceae, Caryophyllaceae, Plantaginaceae y Liliaceae, consideradas éstas como representantes típicas de lugares templados o fríos. En cambio en los trabajos del Centro de la República Mexicana, se hace notar la falta de familias como Capparidaceae y Aizoaceae, juzgadas como propias de lugares cálido-húmedos. Al no tenerse otras referencias, se estima que las familias que se citan a continuación, son las adiciones que este trabajo hace a la flora arvense de México: Polemoniaceae, Cistaceae, Juncaceae, Orchydaceae, Gentianaceae, Guttiferae, Polygalaceae.

En el caso de las orquidáceas, que podría parecer un caso excepcional, el Dr. Rogers McVaugh (1980, comunicación personal), señaló que en áreas adyacentes a la Región de Los Grandes Lagos en Estados Unidos de Norteamé-

rica, es frecuente encontrar una orquídea del género *Epipactis*, comportándose como arvense. Por otro lado, el Dr. Hugh H. Iltis (1980, comunicación personal), colectó en campos cultivados con maíz, en la Sierra de Manantlán, Jalisco, otra orquídea: *Spiranthes michuacana* (La Llave & Lex.) Hemsl. la que es muy abundante en esa región.

Al nivel de género, se citan en las cinco investigaciones un total de 264, como se ve a continuación:

Rzedowski (1954)	67 géneros
Rodríguez (1967)	57 géneros
Villegas (1971)	154 géneros
Carvajal y Guzmán (1979)	83 géneros
Carvajal (1981)	110 géneros

El número de géneros comunes en por lo menos 4 de los 5 trabajos es de 22, representados algunos de ellos hasta con seis especies, pero la gran mayoría son monoespecíficos. Los siguientes se reportan como nuevos para la flora arvense de México: *Abutilon*, *Aeschynomene*, *Ammania*, *Apium*, *Bletia*, *Bonplandia*, *Bouchea*, *Centaurium*, *Crusea*, *Desmodium*, *Donnellsmithia*, *Eleocharis*, *Elytraria*, *Eriosema*, *Evolvulus*, *Habenaria*, *Helianthemum*, *Heterosperma*, *Hypericum*, *Hyptis*, *Jaegeria*, *Juncus*, *Jussiaea*, *Lechea*, *Lindernia*, *Loeselia*, *Lycurus*, *Marina*, *Matelea*, *Microchloa*, *Milleria*, *Mimulus*, *Nican-dra*, *Oplismenus*, *Pectis*, *Phyllanthus*, *Polygala*, *Spermacoce*, *Stevia*, *Zinnia* y *Zornia*.

Como se mencionó, varios de estos géneros fueron recolectados en una o dos ocasiones y no se volvieron a encontrar más, por lo que se cree que su pre-

sencia es accidental y su desaparición se deba a la poca capacidad de adaptación a las características de los campos cultivados.

5. *Comunidad de plantas arvenses en el maíz.* Las especies dominantes en los cultivos de maíz, se distribuyeron, durante el año, de un modo aproximado al siguiente:

La siembra del maíz se inicia a mediados de abril; con la humedad residual del año anterior germina la semilla. Con las primeras lluvias, a fines de mayo, se reafirma su desarrollo y es, en estos momentos, cuando se hace notable la presencia de las primeras plántulas de arvenses. A mediados de junio, se puede identificar a *Amaranthus hybridus* («quelite»), *Oxalis corniculata* («agritos»), *Solanum nigrum* («yerbamo-ra»), *Galinsoga parviflora* («mantequilla»), *Simsia amplexicaulis* («zacate de puerco»), *Melampodium perfoliatum* («ojo de perico»), *Cosmos bipinnalis* («mirasol»), *Dyssodia papposa* («pastora»), *Tithonia tubaeformis* («tacote») y algunos pastos del género *Paspalum*, *Digitaria* y *Cenchrus*.

En los meses de julio y agosto, cuando el maíz alcanza de 1.5 a 2 metros de altura, las plantas arvenses se encuentran a diferentes niveles del suelo. Muchas de ellas se encuentran aún en estado vegetativo. Destacan en esta época, *Tithonia tubaeformis*, *Simsia amplexicaulis* y *Melampodium perfoliatum*, las cuales han alcanzado e incluso superado, la altura del maíz. *Ipomoea purpurea* var. *diversifolia* e *Ipomoea* sp. («mañanitas», «tempranillas») y *Sicyos angulatus* («chayotillo»), trepan por los tallos de la gramínea y alcanzan su misma altura. Aunque *Sicyos* es la competidora más agresiva, es la menos frecuente. En el bajo piso se observan: *Cassia rotundifolia* («Mariposilla»), *Aeschynomene amorphoides*, *Gomp-*

*hrena decumbens* y *Mollugo verticillata*.

En los meses de Septiembre y Octubre, se encuentran en plena floración: *Bidens pilosa* («aceitilla»), *Simsia amplexicaulis*, *Tithonia tubaeformis*, *Galinoga parviflora*, *Conyza sophiifolia*, *Salvia tiliaefolia* («salvia cimarrona»), *Melampodium perfoliatum*, *Heterotheca inuloides* («arnica») y *Amaranthus hybridus*. La abundancia de algunas de ellas confiere a las parcelas colores distintivos, blanco en el caso de *Bidens* y amarillo en el de *Tithonia* y *Simsia*. Otras como *Milleria quinqueflora*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Donnellsmithia juncea*, *Hypericum silenoides*, *Sida rhombifolia*, *Bonplandia geminiflora* y *Lopezia racemosa*, cumplen también con esta parte de su ciclo, son las menos abundantes y se les encuentra dispersas en unas cuantas localidades.

En esta época el maíz ya fructificó y antes que alcance la madurez fisiológica, en algunos lugares se corta la planta y se «amona». En seguida, se da un paso de rastra para impedir la evaporación excesiva y esta práctica elimina a la mayoría de las plantas arvenses. Sin embargo, muchas de ellas ya completaron su ciclo y lograron dispersar de algún modo sus frutos o semillas. Con la humedad y como aún persisten las condiciones favorables en el ambiente, varias de las semillas germinan, pero su duración es corta debido al frío de noviembre y a las heladas que empiezan a manifestarse en diciembre. En esta época se observan dispersas *Argemone ochroleuca* («chicalote»), *Asclepias linaria* («romerillo») y *Bouchea prismatica* var. *brevirostra*.

Durante los meses de enero, febrero y marzo los campos se encuentran en reposo. Se observa en algunos de ellos a *Verbena ciliata* («alfombrilla»), *Pectis prostrata* («limoncillo») y *Euphorbia*

*hirta* («golondrina») al ras del suelo; en otros a *Oxalis corniculata*, *Cynodon dactylon* («pata de gallo», «grama»), *Hilaria cenchroides* y *Chenopodium ambrosioides* («epazote»). A excepción de *Cynodon* las demás son escasas. En el mes de febrero son frecuentes las tolvaneras debidas a los fuertes vientos, esto sin duda, contribuye a hacer más efectiva la dispersión de las diásporas.

Durante la época de lluvias y a causa de la presencia de suelos arcillosos, es frecuente que se formen en algunas áreas, encharcamientos dentro de los cultivos que propician el desarrollo de especies con grandes necesidades de humedad como *Cyperus esculentus* («coquillos»), *C. densicaespitosus*, *C. sesleroides* («pañuelillos»), *Tagetes pringlei*, *Polygonum punctatum* («moco de guajolote»), *Cleome chapalaensis* H. H. Iltis, *Juncus marginatus*, *J. microcephalus*, *Jussiaea* spp. y *Ammania auriculata*.

### Grupos ecológicos

Dentro del conjunto de las especies estudiadas, se reconocieron varios grupos ecológicos, que se definieron en función de la relación de las especies con diversos factores del medio ambiente de la zona agrícola, tales como el pH del suelo y su contenido de materia orgánica, humedad, altitud, etcétera.

Para establecer estas relaciones se tomaron en consideración datos como: presencia, abundancia-dominancia, constancia y vigor. De acuerdo con Huguet (1929), si una especie se muestra en densas sociedades, significa que está de acuerdo con el medio o con algún factor de éste y que las especies con requerimientos similares se reúnen por afinidad. El índice de abundancia-dominancia de Braun Blanquet (1979), se tomó como el más importante y aun-

que en algunos casos este índice no fue alto, las especies resultaron ser indicadoras de algún factor ambiental. A partir de datos bibliográficos se logró hacer también, la adición de las especies a cada uno de los grupos ecológicos.

La ausencia de especies en ciertas localidades o áreas se tomó en cuenta, y se consideró que tal fenómeno podría deberse a una exclusión por competencia o que las condiciones ambientales no les eran favorables.

También se tuvo en consideración lo que Clemens (1938), expone acerca de las plantas o las comunidades que reflejan o son indicadoras de una influencia de los factores ambientales y que en hábitats inestables, las condiciones locales, sobre todo el suelo, son muy importantes por su efecto sobre las plantas.

Algunas plantas arvenses se encontraron ampliamente distribuidas en la zona agrícola, otras se hallaron en ciertas áreas, bajo determinadas condiciones y otras más, fueron escasas, desarrollándose bajo condiciones que no resultaron definibles con claridad y con una distribución irregular.

De este modo se integraron cinco grupos ecológicos: Ubicuista, Nitratófilo, de Planicie y Laderas inferiores, de Suelos Húmedos y de Especies Esporádicas y de Ecología Indefinida, los que se tratan a continuación:

1. *Grupo ubicuista*. Se incluyen en este grupo quince especies con amplia distribución en toda la zona agrícola de la región meridional de Ixtlahuacán del Río, en donde viven bajo condiciones ambientales muy diversas. No obstante de que todas estas especies participan de ciertas características en común, siendo la principal su ubicuidad, existen entre ellas algunas diferencias como son su grado de abundancia-dominancia y de constancia. A fin de ubicarlas en este

grupo, se consideraron la presencia de las especies en por lo menos 8 de las 12 localidades estudiadas y cuyos grados de abundancia-dominancia variaron de  $\times$  a 4 con predominio de  $\times$ ; tales especies son: *Amaranthus hybridus*, *Asclepias curassavica*, *Bidens pilosa*, *Castilleja tenuiflora*, *Cosmos bipinnatus*, *Cynodon dactylon*, *Galinsoga parviflora*, *Lopezia racemosa*, *Melampodium perfoliatum*, *Oxalis corniculata*, *Richardia scabra*, *Simsia amplexicaule*, *Solanum nigrum*, *Tithonia tubaeformis*, *Verbena ciliata*.

De su distribución, constancia y dominancia, puede deducirse su capacidad para desarrollarse en todas las condiciones ambientales existentes y se cree que este conjunto de especies es el más típico del grupo ubicuista, pues lo componen taxones que se han reportados en otros estudios. En nuestra área se desarrollan en suelos cuyo pH varía de 5.9 a 8.0. En el primer caso, *Amaranthus hybridus*, *Castilleja tenuiflora* y *Verbena ciliata*, no estuvieron presentes, en el segundo, *Cosmos bipinnatus*, *Melampodium perfoliatum*, *Simsia amplexicaulis* y *Tithonia tubaeformis*, tuvieron valores iguales o superiores a 2; el resto se mantuvo constante en los dos niveles con valor de 1.

En relación a la materia orgánica, ésta varió de escasa en algunos sitios (0.34%), a abundante en otros (6.52%). En las zonas donde la materia orgánica alcanzó altos niveles, se observó con especial abundancia a *Cosmos bipinnatus* que mantuvo constante en 1 su grado de abundancia-dominancia. En el extremo opuesto, se observó a *Bidens pilosa*, *Galinsoga parviflora*, *Melampodium perfoliatum*, *Simsia amplexicaulis* y *Tithonia tubaeformis*. Por último, *Cynodon dactylon* no mostró preferencia alguna sobre la escasez o abundancia de la materia orgánica.

Se notó, además, que el 87% de los representantes de este grupo son terófitos (Th), considerada esta forma biológica de amplia distribución debido a su gran facilidad en la diseminación, además de cumplir su ciclo vital desde la germinación hasta la maduración del fruto, dentro de un solo período de vegetación y cuyas semillas sobreviven a la estación desfavorable, protegidas por el sustrato. El 13% restante, fueron de plantas caméfitas (Ch), cuyas yemas de renovación, se encuentran por encima de la superficie del suelo.

En lo que respecta a los tipos de diásporas, se anotan las siguientes deducciones:

1. Predominan con un 40% las conocidas como esclerocoras (Sc);
2. En orden de importancia, le siguen las desmocoras con un 20%;
3. Las pogonocoras con un 13%;
4. Las pterocoras, balocoras y sarcocoras con un 9% cada una de ellas.

En general, el grado de presencia fue de V (según el índice citado por Braun-Blanquet 1979).

2. *Grupo nitratófilo*. Se reunieron en este grupo 31 especies que habitan preferentemente en sitios con abundancia de materia orgánica y de nitrógeno. Está representado por trece familias de las cuales, la más numerosa es la de las Compuestas, con seis géneros. No obstante las características que las unen, se consideró que otros factores también influían en su presencia, por ejemplo: el pH de los suelos, por lo que se procedió a dividirlas en tres categorías, que se tratan a continuación:

Categoría A. *Acidófilas*. Se incluyen en esta categoría, las especies encontradas en por lo menos cuatro de las siete localidades en las que el pH del suelo fue menor de 6.7. El grado de abundancia-dominancia de estos taxones fue de  $\times$  a 2, con predominio de  $\times$ .

Tales especies suman un total de 25 y son: *Aristida schiedeana*, *Bonplandia geminiflora*, *Castilleja arvensis*, *Desmodium occidentale*, *Eriosema diffusum*, *Gnaphalium leptophyllum*, *Gomphrena nitida*, *Habenaria clypeata*, *Helianthemum glomeratum*, *Heterotheca inuloides*, *Hilaria cenchroides*, *Ipomoea* sp. I, *Jaegeria hirta*, *Lechea tripetala*, *Lindernia anagallidea*, *Lycurus phleoides*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Nicandra physaloides*, *Oxalis* sp. I, *Paspalum notatum*, *Salvia* sp. I, *Schkuhria pinnata* var. *guatemalensis*, *Setaria geniculata* y *Zinnia angustifolia*.

La gran mayoría de estos elementos son considerados como representantes típicos de los bosques de pino y encino, como puede ser el caso de *Jaegeria*, *Zinnia*, *Paspalum*, *Desmodium*, *Eriosema*, *Salvia*, *Helianthemum* y *Lechea*. La característica de los suelos de este tipo de vegetación es con tendencia hacia lo ácido, y la presencia de estas plantas en esas localidades pueda ser tomada como relictos del tipo de vegetación que existió en otras épocas.

El número de especies varió con respecto a las localidades. La mayoría de ellas con tendencia a encontrarse a actitudes superiores a los 1,650 m, con excepción de *Desmodium occidentale* y *Castilleja arvensis* que se encontraron en dos localidades o más, abajo de esa altitud. La cantidad de materia orgánica parece afectar la presencia de algunas especies; por ejemplo: en Rancho Nuevo y Trejos en donde alcanza valores entre 2.39 y 2.74%, se presentaron con especial abundancia *Aristida schiedeana* (Ab-dom.  $\times$  a 1), *Macroptilium gibbosifolium* y *Salvia* sp. II; el resto de las especies se desarrolla en donde existe un 1.20% de materia orgánica o menos. Se observó, también, que cuando la concentración de nitrógeno nítrico era

superior a 25 ppm, algunas especies empezaban a escasear o no se presentaban, tales como *Heterotheca inuloides*, *Jaegeria hirta*, *Desmodium occidentale*, *Eriosema diffusum*, *Ipomoea* sp. I, *Helianthemum glomeratum* y *Oxalis* sp. Otras en cambio, se vieron estimuladas y se presentaron con mayor abundancia como *Schkuhria pinnata* var. *guatemalensis* e *Hilaria cenchroides*.

En lo que respecta a su forma biológica, la hemicriptófitas (H) y terófitas (Th), predominaron a las geófitas (G). Las caméfitas (CH), más bien fueron raras y se encontró sólo una especie (*Lechea tripetala*) con esa característica. No obstante hubo unas que siendo terófitas se comportaron también como hemicriptófitas, de estas, sólo dos fueron observadas: *Gnaphalium leptophyllum* y *Setaria geniculata*.

El cuanto al tipo de diásporas: abundaron en un 63% las que poseen diásporas pequeñas que pueden ser fácilmente transportadas por el viento y se conocen como esclerocoras (Sc); le siguen las desmocoras (De), caracterizadas por tener ganchos o picos para ser diseminadas por los animales o el hombre. Estuvieron escasamente representadas las balocoras, pterocoras y barocoras.

En general, el grado de presencia para las especies de este grupo fue de II, pero varió en entre los parámetros I y III.

**Categoría B. Neutrófilas.** Dos localidades, La Loma e Ixtlahuacán del Río, reunieron la característica de que el pH de los suelos se encontrara entre 6.8 y 7.2. El total de especies encontradas fue de cuatro: *Asclepias linaria*, *Crotalaria rotundifolia*, *Dalea cliffortiana* e *Ipomoea purpurea* var. *diversifolia*.

El índice de abundancia para estas especies fue de  $\times$  a 1, con predominio de  $\times$ . De las cuatro especies, una de ellas (*Dalea cliffortiana*) se encontró que la

altitud no era un factor que determinara su presencia, pues se le encontró entre los 1,100 y 1,950 m. Las especies restantes tuvieron un límite más restringido de 1,100 a 1,780 m. Todas ellas terófitas (Th), es decir, anuales que se desarrollan en suelos con un 2.90% de materia orgánica o más. En cuanto al nitrógeno nítrico, éste varió de 18.7 a 88.3 ppm; el nitrógeno amoniacal, de 6.1 a 7.9 ppm. Parece ser que ni el fósforo ni el potasio fueron agentes que limitaran su presencia.

En lo que respecta al tipo de diásporas, las cuatro especies los poseen diferentes y fueron, a saber: esclerocoras (Sc), pterocoras (Pt), pogonocoras (Po) y barocoras (Ba). El grado de presencia fue de I a II, con predominio de II.

**Categoría C. Basófilas.** Las localidades denominadas: San Antonio de los Vázquez y Rancho Viejo; fueron áreas en donde el pH fue mayor de 7.3. Dos especies fueron las que se consideraron las más típicas de este grupo: *Dyssodia cancellata* y *Gomphrena decumbens*.

Sus índices de abundancia-dominancia fueron de  $\times$  a 1, con predominio de  $\times$ . De ellas, *Gomphrena* estuvo representada por 1. Aunque su distribución en la zona estudiada fue más o menos amplia, se observó que ninguna sobrepasó los 1,850 m de altitud. Su vigor relativo fue excepcionalmente bueno cuando las proporciones en fósforo y potasio también fueron altas. Ambas terófitas (Th), con la única diferencia de que *Gomphrena* se comportó también como caméfitas (Ch). El grado de presencia fue de II a III.

Los resultados obtenidos en la separación de este grupo, concuerdan con los datos proporcionados por Gándara (1936) y Rivera y Bretón (1940), en los trabajos hechos para el Valle de México.

No obstante la dificultad para llevar

a cabo esta separación en el grupo, se tuvo en cuenta las observaciones hechas por Olsen (1921), en el sentido de que «ni la cantidad total de nitratos presente en un momento determinado, ni la cantidad total de nitrógeno, son índice del suministro total de nitrógeno a las plantas; sino que lo es en cambio, la capacidad de nitrificación del suelo». Sin embargo, Braun-Blanquet (1936, 1952) y Tüxen (1937), por su parte manifiestan que «deben de considerarse los compuestos móviles de nitrógeno con respecto a un pH, pues se ha observado que estos compuestos aumentan, cuando el pH así lo hace». Los resultados obtenidos en este trabajo parecen diferir un poco con esa observación.

3. *Grupo de planicie y laderas inferiores*. Se incluyeron en este grupo, las especies que fueron encontradas habitando las tierras de los valles o planicies, lomeríos y laderas hasta actitudes de 1,950 m o menos. Suman un total de 24.

No obstante lo definido de su hábitat, se decidió dividir las en dos categorías, dependientes éstas del grado de presencia.

Categoría A. Se anotaron en esta categoría aquellas especies cuyo grado de presencia fue de III; es decir, todas aquellas que se encontraron presentes de un 42 a un 58% del total de las parcelas y son, a saber: *Amaranthus spinosus*, *Crotalaria pumila*, *Cuphea llavea*, *Cyperus hermaphroditus*, *Dicliptera peduncularis*, *Elytraria imbricata*, *Euphorbia hirta*, *Gnaphalium purpureum*, *Heterosperma pinnatum*, *Marina* sp., *Panicum hirticaule*, *Salvia tiliaefolia*, *Solanum rostratum* y *Verbena carolina*.

En general estas especies tienden a desarrollarse en suelos cuya textura es

identificada como «migajón arenoso». El pH varía de 6.5 a 8.0, por lo que se considera que éste no es un factor que limite su desarrollo. Sin embargo, cabe hacer la observación de que cuando el pH es alto, fue escasa la presencia de *Panicum hirticaule*, *Amaranthus spinosus* y *solanum rostratum*. La materia orgánica tiene a su vez, parámetros amplios de variación: de 0.34 a 6.52%; todas las especies a excepción de *Salvia tiliaefolia*, *Euphorbia hirta* y *Gnaphalium purpureum*, se presentaron cuando la materia orgánica es alta. *Marina* sp. y *Cuphea llavea* mostraron un vigor normal cuando el porcentaje de materia orgánica fue más bien bajo, así como el contenido de fósforo (0.8 ppm), nitrógeno nítrico (4.2 ppm) y nitrógeno amoniacal (6.0 ppm).

Las terófitas (Th), fue la forma biológica que predominó a las geófitas (G) y hemicriptófitas (H). Estas últimas tuvieron un único representante: *Cyperus hermaphroditus* y *Cuphea llavea*, respectivamente.

En lo que concierne al tipo de diásporas, se notó lo siguiente: Abundaron las esclerócoras (Sc), es decir, las semillas que son tan pequeñas que se dejan llevar por el viento, con un 56%; le siguieron las desmócoras (De); i.e., las semillas que poseen picos o ganchos para adherirse a los pelos de los animales o a la ropa de las personas, el porcentaje de éstas fue de 13. Por último, estuvieron las pterocoras (Pt), poganocoras (Po) y balocoras (Bl), con un 6%.

Categoría B. Comprende a las especies de planicie y laderas con una constancia de 16.7 a 33.3%. Su grado de abundancia-dominancia fue de  $\times$  a 1, con predominio de  $\times$ , y son: *Apium leptophyllum*, *Bouchea prismatica* var. *brevirostra*, *Erigeron ervendbergii*, *Microchloa kunthii*, *Millieria quinque-*

flora, *Mollugo verticillata*, *Polygala gracillima*, *Sonchus asper* y *Spermacoce verticillata*.

Las condiciones ambientales en que viven, son las mismas que se citan para la Categoría A, en cuanto a suelos. No obstante, *Milleria quinqueflora* parece tener amplia preferencia por suelos con tendencia alcalina. *Polygala gracillima*, parece tener un habitat adecuado cuando la materia orgánica es escasa, así como el fósforo, el nitrógeno nítrico y el nitrógeno amoniacal.

Los tipos de diásporas son similares también a la Categoría A, con la única diferencia de que aquí se presenta una especie (*Milleria quinqueflora*), con el tipo barócora (Ba), es decir, con un fruto (aquenio) carente por completo de apéndices y de gran tamaño, pero cubierto por una capa cerosa, que permite su diseminación por medio de las corrientes de agua.

4. Grupo de suelos húmedos o inundados. En este grupo se reunieron aquellas especies que viven preferentemente en suelos húmedos, suman un total de 24 fueron: *Ammania auriculata*, *Aster exilis*, *Cleome chapalaensis*, *Cyperus esculentus*, *C. sesleroides*, *C. melanostachyus*, *C. surinamensis*, *Eleocharis nodulosa*, *Juncus marginatus*, *Juncus microcephalus*, *Jussiaea repens* var. *peploides*, *Jussiaea* sp., *Mimulus glabratus*, *Oplismenus burmannii*, *Panicum paludivagum*, *Paspalum humboldtianum*, *P. conjugalum*, *Petunia parviflora*, *Polygonum punctatum*, *Rumex crispus*, *Scleria liebmannii*, *Sorghum halepense* y *Tagetes pringlei*.

En términos generales, todos los taxa citados anteriormente se han reportado de otras localidades con características más o menos similares en cuanto al contenido de humedad. Predominan las familias Gramineae y

Cyperaceae.

Se desarrollan en suelos con texturas de «migajón arcilloso arenoso» a «arcilloso-arenoso». El contenido de materia orgánica es bajo (0.96 a 1.71%), así como el contenido de fósforo y potasio. El grado de abundancia-dominancia fue de ×.

En lo que respecta a la forma biológica, predominan las terófitas (Th) con un 38%, las hemicriptófitas (H) con un 29%; las caméfitas (Ch) y las geófitas (G) con un 8%. Por último, una especie: *Aster exilis* que se comporta como hemicriptófito y terófito (H-Th) con un porcentaje igual a 4.

En lo que concierne a las diásporas, una especie (*Aster exilis*) fue del tipo poganócora (Po); otra (*Tagetes pringlei*), desmócora (De); otra más (*Rumex crispus*) pterocora (Pt); el resto de las especies estuvo representado por el tipo esclerocoras (Sc).

5. Grupo de especies esporádicas y de ecología indefinida. Este último grupo está representado por aquellas especies que se presentaron en forma escasa o irregular y que por lo tanto, no dan idea del hábitat que prefieren. Suman un total de 61 y son: *Abutilon ellipticum*, *Aechynomene amorphoides*, *Aphanostephus ramosissimus*, *Argemone ochroleuca*, *Bletia gracilis*, *Bouteloua filiformis*, *Bouvardia ternifolia*, *Cassia rotundifolia*, *C. leptadenia*, *Cenchrus echinatus*, *Centaurium* sp., *Chenopodium ambrosioides*, *Chloris gayana*, *Commelina coelestis*, *Conyza sophiifolia*, *C. gnaphalioides*, *Cosmos exiguus*, *C. crithmifolius*, *Crusea megalocarpa*, *C. wrightii*, *Cuphea aequipetala*, *Cyperus densicaespitosus*, *Dalea citriodora*, *Desmodium* sp., *Digitaria adscendens*, *Donnellsmithia juncea*, *Drymaria cordata*, *Dyssodia papposa*, *Eleusine indica*, *Eragrostis glomerata*, *Eryngium*

*heterophyllum*, *Eupatorium pulchellum*, *Euphorbia* sp., *Evolvulus alsinoides*, *Hypericum silenoides*, *Hyptis rhomboidea*, *Lobelia fenestralis*, *L. laxiflora*, *Loeselia coerulea*, *L. mexicana*, *Matelea nummularia*, *Melampodium sericeum* var. *sericeum*, *M. sericeum* var. *exappendiculatum*, *Pectis prostrata*, *P. uniaristata*, *Phyllanthus acuminatus*, *Physalis* sp., *Pinaropappus roseus*, *Piqueria trinervia*, *Sicyos angulatus*, *Sida rhombifolia*, *Solanum andrieuxii*, *Sonchus oleraceus*, *Stevia serrata*, *S. elongata*, *Tagetes subulata*, *T. lucida*, *Tragoceros americanos*, *Zinnia peruviana* y *Zornia reticulata*.

Se encuentran algunas de estas especies en menos del 42% de las localidades estudiadas, variando en amplios rangos de altitud, pH del suelo, porcentaje en el contenido de materia orgánica, así como en las cantidades de nitrógeno nítrico y amoniacal, fósforo y potasio. Muchas de estas especies fueron encontradas en una sola ocasión y a veces representadas por sólo un individuo.

Su grado de abundancia fue de  $\times$  a 1, con predominio de  $\times$ . Las condiciones en que vive cada uno de estos taxa, son diferentes a los otros, por lo que no fue posible establecer relaciones con algún factor ambiental, además tanto la información obtenida del herbario, como bibliográfica, no fue de gran ayuda al respecto.

Es este grupo el que requiere una mayor atención en estudios posteriores, a fin de ubicar a las especies en los grupos citados en esta investigación o en otros que se definan.

### Características autoecológicas de las plantas cultivadas

1. *Fenología*. Según Martínez (*vide* Villegas 1971), para poder llevar a cabo un

combate o control más eficaz y económico se hace necesario el conocimiento de la fenología de las plantas arvenses.

Los factores que influyen en la fenología de las plantas arvenses son las condiciones climáticas; King (1966), le atribuye a la temperatura un papel muy importante, mientras que Daubenmire (1959) y Kornás (1964), consideran como decisiva la intervención a las parcelas por parte del agricultor mediante sus prácticas agrícolas. Para Robbins et al. (1955), la rotación de los cultivos entorpece el desarrollo de las plantas arvenses. No obstante, este grupo vegetal se ha especializado de tal manera, que algunos de sus miembros presentan diversos estadios de su ciclo de vida en diferentes épocas o durante todo el año. En el caso de Ixtlahuacán del Río, es en el verano cuando las plantas arvenses se manifiestan con mayor abundancia.

En el maíz, las labores de barbecho y limpia crean condiciones que cortan el ciclo de las plantas arvenses existentes y facilitan la germinación de otras. A partir de junio o julio, después de llevada a cabo la última labor, es cuando se inicia el ciclo definitivo que termina en noviembre, diciembre o bien, se extiende más allá de estos límites (enero o febrero).

De acuerdo con la semejanza en sus fases fenológicas que presentaron las arvenses estudiadas, se procedió a separarlas en los grupos propuestos por Villegas (op. cit.): Anuales de invierno; anuales de verano; o de las dos épocas que también pueden comportarse como bienales y por último el conjunto de las perennes.

El primer grupo (i.e. anuales de invierno), incluye especies que inician su ciclo de vida de agosto o septiembre del primer año y terminan en abril, mayo o junio del siguiente. Como representantes de este grupo tenemos a:

*Argemone ochroleuca*, *Euphorbia hirta*, *Heterotheca inuloides* y *Verbena ciliata*, que fueron observadas en estado vegetativo de agosto a marzo, en floración de octubre a abril y fructificando de diciembre a mayo.

Al segundo conjunto, o sea, al de las anuales de verano, pertenecen la gran mayoría de las especies halladas en el maíz de temporal. Su ciclo de vida se lleva a cabo entre abril y diciembre o en menos tiempo. De abril a mayo aparecen las plántulas cuya fase vegetativa se prolonga hasta septiembre; la floración se hace patente desde el mes de Junio y es plena a mediados de septiembre a octubre; la fructificación se manifiesta desde julio, pero es predominante de fines de octubre a noviembre y termina el ciclo casi siempre en diciembre, mes en que empiezan a dispersar algunos frutos y semillas. Entre otras especies se mencionan las siguientes: *Amaranthus hybridus*, *Bidens pilosa*, *Bouchea prúmatica* var. *brevirostra*, *Bouteloua filiformis*, *Bouvardia terniflora*, *Cassia leptadenia*, *Castilleja arvensis*, *Comelina coelestis*, *Cosmos bipinnatus*, *Crotalaria pumila*, *Cuphea aequipetala*, *Dalea cliffortiana*, *Dicliptera peduncularis*, *Donnellsmithia juncea*, *Dyssoidia papposa*, *Galinsoga parviflora*, *Gomphrena decumbens*, *Ipomoea purpurea* var. *diversifolia*, *Lobelia laxiflora*, *Loeselia mexicana*, *Lopezia racemosa*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Melampodium perfoliatum*, *Mollugo verticillata*, *Paspalum* sp., *Polygonum punctatum*, *Richardia scabra*, *Salvia tiliaefolia*, *Sida rhombifolia*, *Simsia amplexicaulis* y *Solanum andrenxü*.

Al tercer grupo lo integran especies que pueden comportarse como anuales de verano, como anuales de invierno o como anuales de verano e invierno y, además, puede desenvolverse como bienales, tal es el caso de *Sonchus olera-*

*ceus*, *Conyza gnaphalioides* y *Rumex crispus*, que presentan un ciclo de abril a noviembre y otro de noviembre a mayo (según Muenscher 1955). Sin embargo, en los cultivos de maíz no se manifestaron como bienales, sino como anuales de verano.

En el grupo cuarto, se hallan especies perennes, las cuales presentan un ciclo de vida semejante al de las de verano, o sea, de marzo a diciembre aproximadamente, cuando se desenvuelven en cultivos anuales de verano. Se observan en estado vegetativo desde enero, febrero y marzo hasta septiembre, floreciendo desde marzo o abril hasta octubre o principios de noviembre y fructificando desde mayo o junio hasta noviembre o diciembre. Entre las especies más características se pueden citar a *Cyperus esculentus*, *Helianthemum glomeratum*, *Eriosema diffusum*, *Spermacoce verticillata*, *Matelea nummularia* y *Oxalis* sp., entre otras. No obstante, en condiciones adecuadas de humedad, temperatura y menor número de prácticas agrícolas, se observan durante todo el año en floración y fructificación; entre las especies favorecidas por estas condiciones se mencionan *Cynodon dactylon*, *Oxalis corniculata* y *Sorghum halepense*.

2. *Forma biológica.* Las formas biológicas que se adoptan en este trabajo, se determinaron siguiendo el criterio de Raunkiaer (1934), así como su sistema de clasificación.

De acuerdo con las observaciones de campo y con los atos que se dan para otras partes del mundo, se considera que las plantas arvenses en lo particular, tienen que salvar dos períodos críticos: la temporada en que las condiciones climáticas son desfavorables y aquellas en que se prepara el terreno para el cultivo, sobre todo cuando se ara. En el

invierno seco y frío se hacen las labores de preparación del terreno y se realiza la siembra en la primavera cálida y seca sobre todo en el primer y segundo mes, y se realizan labores de limpia en los cultivos, esto trae consigo una remoción del suelo.

Se sabe que un gran porcentaje de malas hierbas de los campos cultivados son terófitas (Th), es decir, anuales. Este dato es también aplicable a la Región Meridional de Ixtlahuacán del Río, para la cual el número de especies fue de 84 y viven en terrenos donde se cultivan plantas con un ciclo de vida de sólo unos meses (i.e. cultivos de verano). Sin embargo, el número de hemicriptófitas (H) y geófitas (G), fue bastante elevado, sobre todo en los lugares cercanos a los límites de los cultivos o en las orillas y los senderos, ambas formas constituyen el 35% (54 especies de un total que sumaron 154).

El espectro biológico de la vegetación arvense de la Región Meridional de Ixtlahuacán del Río, presenta los valores que se dan en el cuadro 2.

Al comparar los valores del espectro del área estudiada con el mundial normal y el obtenido de la vegetación arvense de la parte meridional de la Cuenca de México, se observa que el número de hemicriptófitas (H) es aproximadamente el doble de el valor normal. Las geófitas (G), resultaron con un valor intermedio a los otros datos registrados. La diferencia más notable se aprecia en las terófitas (Th), fanerófitas (Ph) y caméfitas (Ch), donde las primeras son casi siete veces más abundantes, en cambio las segundas sí están apenas representadas y las terceras son similares en número al del espectro normal mundial. No obstante, al igual que en la Cuenca de México, se encontraron especies que se comportan como terófitas y como hemicriptófitas y viceversa (Th-

H/H-Th), así como terófitas que pueden adoptar la forma de caméfitas (Th-Ch), los valores para las especies con tales características son bajos en el caso de las primeras y casi iguales en el caso de las segundas.

King (1966), considera a las plantas terófitas como formas adaptadas a acompañar a los cultivos anuales, además de que están también lo están a factores climáticos adversos. Las que componen la flora arvense estudiada son casi todas erguidas, hay unas cuantas postradas y sólo tres trepadoras.

3. *Forma de dispersión.* El fenómeno de la dispersión se efectúa con la intervención de agentes físicos y biológicos entre los que se incluye al hombre (Ridley 1930; Pijl 1966).

Las diásporas de la gran mayoría de las arvenses son pequeñas y muchas de ellas tienen formas y estructuras que representan adaptaciones para ser dispersadas por algún agente. Por ejemplo, en la familia Compositae, que es la más abundante en cuanto al número de taxones, hay individuos con diásporas que presentan púas o escamas (*Cosmos bipinnatus*, *Bidens pilosa*, *Heterotheca inuloides* y *Simsia amplexicaulis*), o pelos (*Aster exilis*, *Conyza gnaphalioides*, *Dyssodia papposa*, *Gnaphalium leptophyllum*, *Pinaropappus roseus*, *Sonchus oleraceus* y *Tithonia tubaeformis*).

Para este trabajo se siguió la clave de Dansereau (1957), para clasificar las diásporas según las características que este autor considera y que son las siguientes:

1. Si la diáspora se desarticula de la planta madre antes o después de ser depositada en el lugar en que se va a desarrollar.
2. Si la diáspora comprende exclusivamente o no, la parte reproductora.

3. Estructuras y otros caracteres que se especifican para cada tipo de diáspora.

Se identificaron los siguientes tipos de diásporas: Pterocoras, Pogonocoras, Desmocoras, Sarcocoras, Esclerocoras, Barocoras y Ballocoras, cuyas abreviaturas que los representan y su significado se dan a continuación:

Pt (Pterocoras) Diásporas con apéndices membranosos semejantes a alas o en forma de bolsa.

Po (Pogonocora) Diáspora con apéndices largos, con pelos plumoso o no (vilano).

De (Desmocora) Diáspora con apéndices cortos, regidos, espinosos o glandulares.

Sa (Sarcócora) Diásporas sin apéndices, con capas externas carnosas o jugosas.

Sc (Esclerócoras) Diásporas bastante ligeras que es llevada por el viento.

Ba (Barócora) Diáspora pesada que el viento no levanta.

Bll (Balocora) La diáspora es eliminada de la planta madre por algún mecanismo de expulsión.

### Agradecimientos

Los autores manifiestan sus agradecimiento más sincero a todas aquellas personas e investigadores que les proporcionaron sin restricciones su tiempo, sus conocimientos, su experiencia, su literatura y sus inestimables consejos para mejorar este documento desde que lo inició, allá por 1977, el primero de ellos. En particular a los doctores Luz María Villarreal de Puga, Jerzy Rzedowski, Graciela Calderón, Marina Villegas de Gante, Concepción Rodríguez Jiménez, Rogers McVaugh, Hugh H. Iltis, John S. Williams, Paul D. Sørensen, Robert T. Clausen, Tatiana I.

Egorova e Irina A. Grudzinskaya y a los maestros: Roberto González Tamayo, Lilian Villarino Miranda y Mercedes Guadalupe Limón Sánchez. A los colegas Enrique Sánchez Martín y José Rivera Camacho y a los campesinos que, aparte de acompañarnos, guiarnos en el campo a las localidades en estudio y permitirnos trabajar en sus parcelas, aportaron información valiosa y nos brindaron una fracción de su vasta experiencia agronómica. A Viacheslav Shalisko, por la traducción del resumen al ruso, una lengua maravillosa en su arquitectura y eufonía. Por último, pero en realidad en primer lugar, Servando Carvajal dedica este trabajo a sus sobrinos: Omar y Darío y a la memoria de sus padres: María de la Luz y José de Jesús.

### Literatura citada

- Ahlgren, H. A. & C. Klingman.** 1954. *Principles of weed control*. John Wiley and Sons. inc. 347 pp.
- Alanís, G. J.** 1974. Estudio florístico-ecológico de las malezas en la región citrícola de Nuevo León, México. *Publ. Biol. Dir. Gen. Inv. Cient. Univ. Auton. Nuevo León*, 1:41–64.
- Avila H., M.** 1963. *Recuperación de suelos erosionados de Chapingo, México, con plantaciones forestales*. Tesis Profesional. Esc. Nac. Agric., Colegio de Postgraduados. 113 pp.
- Braun-Blanquet, J.** 1936. Über die Trockenrasengesellschaften des Festucion vallesiaceae in den Ostalpen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46, Comm. S. I. G. M. A. 49.
- Braun-Blanquet, J.** avec la collaboration de Roussine, N. et de Negre, R. 1952. *Les groupements Végétaux de la France Méditerranéenne*.
- Braun-Blanquet, J.** 1979. *Fitosociolo-*

- gía. Bases para el estudio de las comunidades vegetales.* H. Blume, ediciones. Madrid España. 820 pp.
- Braun-Blanquet, J.** 1959. *Some reflections on the ecology of weeds. The Biology of weeds.* Ed. Harper. L. J. Black Weil Scient. Publ. Oxford, England. 235 pp.
- Cain S., A. & G. M. de Oliveira Castro.** 1959. *Manual of Vegetation Analysis.* Harper & Broths. New York. 325 pp.
- Calderón de Rzedowski, G.** 1964. Adiciones a la flora fanerogámica del Valle de México, I. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. México.* **13**: 23–33.
- Calderón de Rzedowski, G.** 1974. Adiciones a la flora fanerogámica del Valle de México, II. *Bol. Soc. Bot. México.* **33**: 47–67.
- Carballo C., A.** 1966. *El cultivo del maíz en el Bajío y zonas similares.* Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) Secretaría de Agricultura y Ganadería (SAG), Circular CIAB, **8**:3–20.
- Carvajal, S.** 1978a. Notas sobre la vegetación arvense en Ixtlahuacán del Río, Jalisco. VII Congr. Mexic. Bot., México D.F.
- Carvajal, S.** 1978b. *Algunas consideraciones en el estudio de las malas hierbas.* 12 pp. (ined.).
- Carvajal, S.** 1979. *Noteworthy weeds from Zapopan, Jalisco.* 7 pp. (ined.).
- Carvajal, S.** 1980. Notas sobre la flora fanerogámica de Nueva Galicia, I. *Phytologia*, **46**(3): 145–153.
- Carvajal, S.** 1981a. Notas sobre la flora fanerogámica de Nueva Galicia, II. *Phytologia*, **49**(3): 185–196.
- Carvajal, S.** 1981b. Florística y ecología de las plantas arvenses del maíz de temporal en Ixtlahuacán del Río, Jalisco. Tesis Profesional, Escuela de Agricultura, Universidad de Guadaluajara. Pp. [i–iii], iv–xii [xiii]; 1–118. 65 ref., 12 fig., 9 cuadros.
- Carvajal, S. & R. Guzmán M.** 1979. *Influencia de los suelos para el desarrollo y equilibrio de una comunidad de plantas arvenses, en el municipio de Cihuatlán, Jalisco.* XII Congr. Nal. Cienc. Suelo. Morelia, Michoacán, México.
- Clausen, R. T.** 1959. *Sedum of the Trans-mexican Volcanic Belt. An exposition of Taxonomic methods.* Cornell University Press. pp. 18–32.
- Clemens, F. E.** 1973. *Plant succession and indicator.* Hafner Press. A division of MacMillan Publishing Co. New York, N. Y. 10022. 453 pp. (Facsimile reprint of the original edition of 1928).
- Dansereau, P.** 1957. *Biogeography. An ecological perspective.* The Ronald Press Co., New York. 394 pp.
- Daubenmire, R. F.** 1959. *Plants and environment. A textbook of plant autoecology.* Second Edition. John Wiley & Sons, Inc. New York. 421 pp.
- Dávila G., J. I.** 1942. *Toponimias Nahuas.* Publ. Inst. Panamericano Geogr. Hist., núm. 63, 251 pp.
- De la O Carreño, A.** 1956. Las Provincias geohidrológicas de México (*Segunda parte*). *Bol. Inst. Geol. México*, núm. 58, 200 pp. ilustr.
- De la Martonne, E.** 1932. *Traité de Geographie Physique.* Tome Troisième Biogeographie. Cinquieme Edition. Librairie Armand Colin, Paris. 457 pp.
- Díaz, S.** 1946. Geografía Física del Estado de Jalisco. *Publ. Espec. de la Univ. de Guad. México.* 112 pp.
- Dirección de Estudios del Territorio Nacional (DETENAL).** 1973. *Carta Edafológica «Cuquío» F-13-D-56,* Mapa a color, Escala 1:50,000; 87×63 cm. Con recuadros.
- Dirección de Estudios del Territo-**

- rio Nacional** (DETENAL). 1975. *Carta Topográfica, Geológica, y de Usos del Suelo. «Cuquío» F-13-D-56*, Mapa a color, Escala 1:50,000; 87×63 cm. Con recuadros.
- Dirección de Estudios del Territorio Nacional** (DETENAL). 1975. *Carta Topográfica «Guadalajara» Fl3-12*. Mapa a color, Escala 1:250,000; 87×63 cm. Con recuadros.
- Dudal, R.** 1968. *Definitions of soil units for the soil map of the world*. World Soil Resources, Office Land and Water Development. Division FAO. Roma.
- Escamilla B., A.** 1960. *Estudio de la población y fluctuaciones las principales malas hierbas del Campo Agrícola Experimental Apodaca, N. L.* Tesis Profesional. Instituto de Estudios Superiores, Monterrey, N. L. México. 44 pp.
- Estrada F., E.** 1969. Tres conos volcánicos al nordeste del Guadalajara. *Rev. Casa Cult. Jal. México.* **2**: 40–49.
- Estrada F., E. & L. M. Villarreal de Puga.** 1975. Vegetación actual de la Región Central de Jalisco. *Bol. Inform. Inst. Bot. Univ. Guadalajara, México,* **2**(2): 2–24.
- Flores D., A.** 1969. *Características morfológicas y mineralógicas de los suelos con «tepetate», de la Cuenca de México.* IV Congr. Nal. Cienc. del Suelo. Monterrey, México.
- Flores D., A.** 1972. Los suelos de la República Mexicana. En: *El Escenario Geográfico.* *Inst. Nal. Antrop. Hist., Depto. Prehist.* **2**: 8–108.
- Gámez O., P. J.** 1978. *Estudio geohidrológico de los Valles de Atemajac, Tesistán, Ameca, Ahualulco y San Marcos, Jalisco.* Tesis Profesional. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura. México, D. F.
- Gámez O., P. J.** 1979. *Informe del análisis petrográfico de muestras procedentes de Ixtlahuacán del Río, Jalisco.* 9 pp. (ined.).
- García, E.** 1979. *Sistema de clasificación climática de Koeppen, modificado por la autora.* Ed. Inst. Geogr. y Estad. Univ. Nal. Auton. México.
- Gates, C. F.** 1949. *Field manual of plant ecology.* MacGrow Hill Book, Inc. 158 pp.
- Georgia, A. E.** 1942. *Manual of weeds.* MacMillan Co., 558 pp., 386 figures.
- Goldwing, H.** 1959. *The history of weed in Britain.* In: *The Biology of weeds.* Ed. Harper, L. J. Black Well Scient. Publ. Oxford., England, p 1–10.
- Gutiérrez V., M. T.** 1959. *Geografía física de Jalisco.* Tesis Profesional. 133 pp. Fac. Filos. Letras, U.N.A.M. México, D.F.
- Harlan, R. J. & J. M. DeWet.** 1965. Some Thoughts about weeds. *Econ. Bot.* **19**(1): 16–24.
- Huguet del Villar, E.** 1929. *Geobotánica.* Edit. Labor. Barcelona 339 pp.
- King, H. J.** 1959. *Some world aspects of the ecology and control of weeds.* Ninth Intern. Bot. Congr. Montreal, Canada. 6 pp.
- King, L., J.** 1966. *Weeds of the World. Ecology and control.* Leonard Hillis Books, London. 526 pp.
- Kornaš, J.** 1964. *Remarks on the dynamics and classification of plants communities.* *Zeszyty Neukowe Wyszzej, Szkoły Rolniczej we Wroclawiu.* **17**(51): 63–72. (En polaco).
- Martínez B., J.** (1978). *Efecto de la intensidad de laboreo, en un terreno agrícola y los cambios en la composición botánica de una comunidad de arvenses.* VII Congr. Mexic. Bot.

- 8 pp. México, D. F.
- McVaugh, R.** 1972. Botanical Exploration in Nueva Galicia, Mexico, from 1790 to the present time. *Contr. Univ. Michigan Herb.* **9**(3): 205–357.
- Miranda, F.** 1958. Estudios acerca de la vegetación. En: Beltrán E. (ed.), Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento, Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México, D. F. **2**: 215–271.
- Muenschner W., C.** 1955. *Weeds*. Second Edition. The MacMillian Co., New York. 560 pp.
- Olsen, C.** 1921. Studier over Jordbundens Brintionkoncentrations og dens Betydning for Vegetationen, saerlig for Plantefoderlig i Naturen. *Meddel. Cariberg. Laborat.*
- Pijl, L. van der.** 1966. Principles of dispersal of higher plants. Verlag. Berlin. 153 pp.
- Raunkiaer, C.** 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford at the clarendon Press. Pp. 2– 104.
- Ridley H., N.** 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co., Ltd. Ashford, Kent. 744 pp.
- Robbins W., W., A. S. Crafts y R. N. Raynor.** 1955. *Destrucción de Malas hierbas*. Unión Tipográfica Editorial Hispano-Americana (UTEHA), México. 531 pp.
- Rodríguez J., C.** 1967. *Estudio ecológico de las malas hierbas del Valle de Toluca, México*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 84 pp.
- Rzedowski, J.** 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. México* **8**: 59–129.
- Rzedowski, J.** 1959. *Salsola kali* var. *tenuifolia*, una peligrosa maleza exótica que está extendiéndose hacia el centro de México. *Bol. Soc. Bot. México.* **24**: 53–59.
- Rzedowski, J.** 1967 ['1965']. Algunas fanerógamas nuevas para la flora de México, con notas relativas al género *Ledenbergia* (Phytolaccaceae). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. México*, **14**: 24–34.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Edit. Limusa-Wiley, México. 432 pp.
- Rzedowski, J.** 1979. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Edit. C.E.C.S.A., México. 278. pp.
- Rzedowski, J. & R. McVaugh.** 1966. La Vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Michigan Herb.* **9**(1): 1–123. 28 figs. in text. Map.
- Salisbury, E.** 1961. *Weeds and alliens*. Collins, Clear-type Press. London & Glasgow, 384 pp.
- Tüxen, R.** 1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. D. florsoz. Arbeitsgem. Niedersachsen 3.
- Viscaya, I.** 1958. Agricultura de Nuevo León. Instituto de Estudios sociales de Monterrey, A.C. 43 pp.
- Villegas D., M.** 1971. Estudio florístico ecológico de las plantas arvenses de la parte meridional de la Cuenca de México. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. México.* **18**: 17–89.

Recibido el 30 de enero de 2004  
Aceptado el 22 de junio de 2004

Cuadro 1. Datos de las parcelas estudiadas\*

Localidad	altitud en m.s.n.m.**	Latitud norte	Longitud oeste
1. Rancho «Las Flores»	2020	20°58'30"	103°15'57"
2. «Rancho Nuevo»	1950	20°58'57"	103°08'03"
3. «El Jagüey»	1850	20°56'00"	103°12'00"
4. «El Consuelo»	1800	20°54'07"	103°09'43"
5. «Palos Altos»	1780	20°52'00"	103°10'00"
6. «La Loma»	1700	20°47'35"	103°05'20"
7. San Antonio de los Vázquez	1700	20°49'05"	103°08'42"
8. Trejos	1650	20°47'30"	103°12'30"
9. Ixtlahuacán del Río	1650	20°52'00"	103°14'48"
10. Mascuala	1580	20°46'00"	103°16'50"
11. «El Ancón»	1300	20°48'57"	103°17'27"
12. «Rancho Viejo»	1100	20°59'27"	103°24'07"

\*Las localidades se ordenaron por altitud, latitud, longitud y otras características. Este mismo orden se utilizó en la confección del cuadro florístico (véase cuadro XX).

\*\*Altitud promedio.

Cuadro 2. Resumen de datos florísticos de las plantas arvenses arregladas por grupos ecológicos

1. Grupo Ubicuista	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	FB	TD	GF
<i>Bidens pilosa</i> L.	x	2	x	1	1	x	x	1	2	3	1	x	Th	De	V
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	x		1	x	2	x	1	x	1		x	2	Th	De	V
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	x	1	x	2	x	1	x	x	3	x	x	2	Th	Pt	V
<i>Melampodium perfoliatum</i> (Cav.) Kunth	x	1	2	1	x	x	4	4	3	1	x	2	Th	Ba	V
<i>Simsia amplexicaulis</i> (Cav.) Pers.	x	1	1	3	2	1	1	x	1	2	2	2	Th	De	V

<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass.	1	×	1	1	2	4	3	×	4	3	3	2	Th	Po	V
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	×	×	1	×	×	×	1	2	1	×	1	×	Ch	Sc	V
<i>Amaranthus hybridus</i> L.		×	×	1	×	1	×	×	×	1	×	×	Th	Sc	V
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.		1	×	×	2	×	1	×	2	×	×	×	Th	Sc	V
<i>Asclepias curassavica</i> L.	×	×	×	1	×	×	×	×	×	1	1	1	Th	Po	V
<i>Verbena ciliata</i> Benth.		×	1	×	×	×	×	×	1	×	×	×	Th	Sc	V
<i>Richardia scabra</i> L.			×	1	1	1	1	×	×	×		×	Ch	Sc	IV
<i>Lopezia racemosa</i> Cav.	×	×	×	1	×		×	×			×		Th	Sc	IV
<i>Oxalis corniculata</i> L.		×	×	1	2	2	2	×	×				H	Bll	IV
<i>Solanum nigrum</i> L.	×		×		×			1	×	×	×	×	Th	Sa	IV

2. Grupo Nitratófilo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	FB	TD	GF
<i>Gnaphalium leptophyllum</i> DC.		×	×	×									H	Po	IV
<i>Heterotheca inuloides</i> Cav.	×		×	×		×							Th-H	De	II
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.		×	×	×	×	×							Th	Sc	III
<i>Schkuhria pinnata</i> var. <i>guatemalensis</i> (Rydb.) McVaugh			×	1	×			2			×		Th	Pt	III
<i>Zinnia angustifolia</i> Kunth	×		×		×			×					H	De	II
<i>Aristida schiedeana</i> Trin. & Rupr.		×	×	×				1	×			×	H	De	III
<i>Hilaria cenchroides</i> Kunth			×	×				×				×	H	Sc	II
<i>Lycurus phleoides</i> Kunth	×	×		1						×			H	Sc	II
<i>Paspalum notatum</i> Flügge	×			×		×		×					H	Sc	II
<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.	×	×			×					×			Th-H	Sc	II
<i>Desmodium occidentale</i> (Morton) Standl.	×			×					×		×		H	Sc	II
<i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G. Don	×			×	×			×					H	Sc	II

<i>Macroptilium gibbosifolium</i> (Ort.) A. Delgado	x	x			x				x		x				G	Sc	III
<i>Nicandra physalodes</i> (L.) Gaertn.	x			x					x	x					Th	Sc	II
<i>Gomphrena nitida</i> Roth.		x		x						x					Th	Sc	II
<i>Salvia</i> sp. II		x	x						x						Th	Sc	II
<i>Castilleja arvensis</i> Benth.		x		x	1	x					x		x		Th	Sc	III
<i>Lindernia anagallidea</i> (Michx.) Pennell	x	x													Th	Sc	I
<i>Ipomoea</i> sp.	x		x	1	x										H	Ba	II
<i>Bonplandia geminiflora</i> Cav.	x	x				x									Th	Sc	II
<i>Helianthemum glomeratum</i> Lag.	x		x	x	x		x								Th	Sc	III
<i>Lechea tripetala</i> DC.		x		x											Ch	Sc	I
<i>Habenaria clypeata</i> Lindl.	x	x	x	x											G	Sc	II
<i>Oxalis</i> sp.	x		x	x											G	Bll	II
<i>Crotalaria rotundifolia</i> G. F. Gmel.						x		x	x						Th	Sc	II
<i>Dalea cliffortiana</i> Willd.		x		x	x			x					x		Th	Pt	III
<i>Asclepias linaria</i> Cav.						x			x						Th	Po	I
<i>Ipomea purpurea</i> var. <i>diversifolia</i> (Lindl.) O'Donnell				x	x				1				x		Th	Ba	II
<i>Dyssodia cancelata</i> (Cass.) A. Gray				x			x				x		x		Th	Po	I
<i>Gomphrena decumbens</i> Jacq.			x		x	x	1	x			x		1		Th-Ch	Sc	III

3. Grupo de laderas y planicies inferiores	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	FB	TD	GF
<i>Gnaphalium purpureum</i> L.				x		x		x		x	x		Th	Po	III
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.		x				x			x		x	x	Th	De	III
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.		x		x					x		x	x	Th	De	III
<i>Panicum hirticaule</i> Presl.		x							x	x		x	Th	Sc	III
<i>Crotalaria pumila</i> Ort.			x	x	1				x	x	x	x	Th	Pt	III

<i>Marina</i> sp.			x	x	1			x	x			x	Th	Pt	III
<i>Cyperus hermaphroditus</i> (Jacq.) Standl.			x		1		x		x		x	x	G	Sc	III
<i>Solanum rostratum</i> Dun.				x	1				2		x	x	Th	Sc	III
<i>Amaranthus spinosus</i> L.			x			x			x		x	x	Th	Sc	III
<i>Salvia tiliifolia</i> Vahl	x	x	x			1				x	x	x	Th	Sc	III
<i>Euphorbia hirta</i> L.				x	x			x			x	x	Th	Sc	III
<i>Cuphea llavea</i> Lex.				x			x		x	x		x	H	Sc	III
<i>Verbena carolina</i> L.					x				x	x	x	x	Th	Sc	III
<i>Dicliptera peduncularis</i> Ness							x		x	1	x	x	Th	Bll	III
<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.					x			1	x		x	x	H	Sc	III
<i>Erigeron ervendbergii</i> A. Gray					x				x	x	x		H	Po	II
<i>Milleria quinqueflora</i> L.		x									x	1	Th	Ba	II
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill											x		Th	Po	I
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.										x	x	x	H	Sc	II
<i>Spermacoce verticillata</i> L.										x	x	x	Th	Sc	II
<i>Apium leptophyllum</i> (Pers.) F. Muell.					x						x	x	Th	Sc	II
<i>Mollugo verticillata</i> L.											x	x	H	Sc	II
<i>Polygala gracillima</i> S. Watson				x							x		Th	Sc	I
<i>Bouchea prismatica</i> var. <i>brevirostra</i> Grenz.								x	x				Th	Pt	II

4. Grupo de suelos húmedos o inundados	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	FB	TD	GF
<i>Aster exilis</i> Ell.			x	x	x				x		x		H-Th	Po	III
<i>Tagetes pringlei</i> S. Watson				x	x			x					Th	De	II
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) Beauv.						x			x				Ch	Sc	I
<i>Setaria geminata</i> var. <i>paludivaga</i> (Hitchc. & Chase) R. D. Webster											x	x	Th	Sc	I

<i>Paspalum conjugatum</i> Bergius										x		x	Th	Sc	I		
<i>Paspalum humboldtianum</i> Flüge										x	x		x	Th	Sc	II	
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.												1	1	H	Sc	I	
<i>Cyperus esculentus</i> L.					x					x	1	x	x	G	Sc	III	
<i>Cyperus melanostachyus</i> (Kunth) Clarke					x								x	x	H	Sc	II
<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.					x				x		x			H	Sc	II	
<i>Cyperus sesleroides</i> Kunth				x	x	x	1				x		1	G	Sc	II	
<i>Eleocharis nodulosa</i> (Roth) Schult.				x		x		x				x		H	Sc	II	
<i>Scleria liebmannii</i> Steud.									x					Th	Sc	I	
<i>Petunia parviflora</i> Juss.					x				x					Ch	Sc	I	
<i>Mimulus glabratus</i> Kunth				x	x	x				x	x			Th	Sc	III	
<i>Ammania auriculata</i> Willd.	x			x		x					x			Th	Sc	II	
<i>Jussiaea repens</i> var. <i>peploides</i> (Kunth) Griseb.		x		x	x						x			H	Sc	II	
<i>Jussiaea</i> sp.							x	x			x	x	x	Th	Sc	III	
<i>Juncus marginatus</i> Rostk.	x									x				H	Sc	I	
<i>Juncus microcephalus</i> Kunth					x						x			H	Sc	I	
<i>Polygonum punctatum</i> Ell.					x	x					x	x	x	Th	Sc	III	
<i>Rumex crispus</i> L.											x		x	H	Pt	I	
<i>Cleome pringlei</i> H. H. Iltis													x	Th	Sc	I	

5. Grupo de especies esporádicas y de ecología indefinida	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	FB	TD	GF
<i>Aphanostephus ramosissimus</i> DC.			x		x			x		x			Th	De	II
<i>Conyza gnaphalioides</i> Kunth		x			1	x		x					Th	Po	II
<i>Conyza sophiipholia</i> Kunth								x		1			Th	Po	I
<i>Cosmos crithmifolius</i> Kunth					x				x		x		Th	De	II
<i>Cosmos exiguus</i> A. Gray						x	x						Th	De	I

<i>Dyssodia papposa</i> ( Vent.) Hitchc.			x			x						x	Th	Po	II
<i>Eupatorium pulchellum</i> Kunth			x										H	Po	I
<i>Melampodium sericeum</i> Lag. var. <i>sericeum</i>			x		x		x	x					Th	Sc	II
<i>Melampodium sericeum</i> var. <i>e-xappendiculatum</i> Rob.						1							Th	Sc	I
<i>Pectis prostrata</i> Cav.					x							x	Ch	De	I
<i>Pectis uniaristata</i> DC.					x	x							Th	De	I
<i>Pinaropappus roseus</i> (Less.) Less. var. <i>roseus</i>								x	x				H	Po	I
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.						x				1			H	Sc	I
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	x						x					x	Th	Po	II
<i>Stevia elongata</i> Kunth												x	Th	Sc	I
<i>Stevia serrata</i> Cav.			x	1		x						x	Th	Sc	III
<i>Tagetes lucida</i> Cav.												x	H	De	I
<i>Tagetes subulata</i> Llave et Lex.			x	x	x								H	De	II
<i>Zinnia americana</i> (Mill.) Oloronde & A. M. Torres	x												H	Pt	I
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.												x	Th	De	I
<i>Bouteloua filiformis</i> (Fourn.) Griffiths					x					1		x	H	Sc	II
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	x		x		1	x						x	H	De	III
<i>Chloris gayana</i> Kunth.								x	x				H	Sc	I
<i>Digitaria adscendens</i> (Kunth) Hern.		x			3	x							Th	Sc	II
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.			x	x	x							x			
<i>Eragrostis glomerata</i> (Walt.) L.H. Dewey		x			x		x			x		x	H	Sc	III
<i>Aeschynomene amorphoides</i> (S. Watson) Rose ex B. L. Rob.		x	x		x								H	Sc	III
<i>Cassia leptadenia</i> Greenm.												x	Th	Sc	III
<i>Cassia rotundifolia</i> Pers.		x	x			x	x						H	Sc	II
<i>Dalea citriodora</i> Willd.				1	x	x	x					x	Th	Pt	III

<i>Desmodium</i> sp.			x		x											H	Sc	III
<i>Zornia reticulata</i> Sm.			x	x			x			x						H	Sc	II
<i>Cyperus densicaespitosus</i> (Rob.) Hassk.			x		x											H	Sc	I
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schlecht.								x				x				H	Pt	I
<i>Crucea megalocarpa</i> (A. Gray) S. Watson				x	x											Th	Sc	I
<i>Crusea wrightii</i> A. Gray				x	x					x						Th	Sc	II
<i>Physalis</i> sp.		x	x		x					x						Th	Sa	II
<i>Solanum andrieuxii</i> Dun.		x	x			x				x	x					Th	Sa	III
<i>Hyptis rhomboidea</i> Mart. y Gal.			x													Th	Sc	I
<i>Matelea nummularia</i> (Dcne.) Woods.				x												H	Po	I
<i>Evolvulus alsinoides</i> L.									x	x						H	Sc	I
<i>Euphorbia</i> sp.			x	x		x										Th-Ch	Sc	II
<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl.										x						Th	Sc	I
<i>Cuphea aequipetala</i> Cav.				x	x											H	Sc	I
<i>Loeselia coerulea</i> (Cav.) G. Don.				x	x											H	Sc	I
<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) T. S. Brand.				x				x								Ch	Sc	I
<i>Donnellsmithia juncea</i> (Humb. & Bonpl. ex Spreng.) Mathias & Constance										x						G	Sc	I
<i>Eryngium heterophyllum</i> Engelm.					x		x									Ch	De	I
<i>Lobelia fenestralis</i> Cav.		x	x		x					x			x			Th	Sc	III
<i>Lobelia laxiflora</i> H.B.K.	x	x			x	x										Th	Sc	III
<i>Abutilon ellipticum</i> Schlecht.				x												Th	Sc	I
<i>Sida rhombifolia</i> L.			x		x											H	Sc	I
<i>Bletia gracilis</i> Lodd.			x		x											G	Sc	I
<i>Drymaria cordata</i> Willd.							x	x								Th	Sc	I
<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.								x	x							Th	Sc	I

<i>Commelina coelestis</i> Willd.				x	x		x							G	Sc	I
<i>Sicyos angulatus</i> L.									x					Th	Sc	I
<i>Centaurium</i> sp.										x				Th	Sc	I
<i>Hypericum silenoides</i> Juss.						2	x							H	Sc	I
<i>Argemone ochroleuca</i> Sweet					x					x				Th	Sc	I

Relación de símbolos utilizados en el cuadro anterior

**Abundancia**

- x — Presente en forma dispersa o muy dispersa.
- 1 — Abundante, pero con cobertura muy baja.
- 2 — Muy numerosa, o cobertura de por lo menos 1/20 de la superficie.
- 3 — Cualquier número de individuos que cubran de 1/4 a 1/2 de la superficie.
- 4 — Cualquier número de individuos que cubran de 1/2 a 3/4 de la superficie.
- 5 — Más de los 3/4 de la superficie cubierta.

**Forma Biológica**

- Th — Terófito (anual)
- H — Hemicriptófito
- G — Geófito
- Th-H — Terófito - Hemicriptófito
- Ch — Caméfito

Th-Ch — Terófito-Caméfito

**Tipos de Diásporas**

- Pt (pterócora) — diáspora con apéndices semejantes a alas o en forma de bolsa.
- Po (pogonócora) — diáspora con apéndices largos como pelos o plumosos.
- De (desmócora) — diáspora con apéndices cortos, rígidos, espinosos o glandulares.
- Sa (sarcócora) — diáspora sin apéndices, con capas externas carnosas o jugosas.
- Sc (esclerócora) — diáspora bastante ligera que es llevada por el viento.
- Ba (barócora) — diáspora pesada que el viento no levanta.
- Bll (balócora) — la diáspora es eliminada de la planta madre por algún mecanismo de expulsión.

## Ecofisiología de la ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L., Anacardiaceae)

Eulogio Pimienta Barrios y Blanca C. Ramírez Hernández

Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.

**Resumen:** La ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) es un árbol leñoso deciduo miembro de la familia Anacardiaceae. Se considera a este árbol como una especie forestal valiosa para la rehabilitación ecológica y la reforestación, así como especie frutal en las áreas tropicales y subtropicales de México. El éxito de esta especie se puede atribuir sobre todo, a su fácil propagación y a la capacidad para desarrollarse de manera satisfactoria en suelos rocosos y con baja fertilidad. En este trabajo, que se llevó a cabo en una plantación cultivada, se presentan aspectos ecofisiológicos de *S. purpurea*. Se registraron niveles altos de fotosíntesis durante el verano, declinando al finalizar esta estación, y coincidiendo con la época del año en que este taxón inicia el proceso de senescencia. *Spondias purpurea* puede ser considerada como un recurso valioso para las áreas tropicales y subtropicales de México por la razón de que, además de su valor como especie frutal y forestal, tiene la capacidad de fijar importantes cantidades de CO<sub>2</sub> a través del proceso fotosintético durante la estación húmeda en ambientes limitantes.

**Abstract:** Mexican plum (*Spondias purpurea* L.) is a deciduous fruit tree that belongs to the family Anacardiaceae. It is a valuable forest tree, because it can be used in ecological restoration and reforestation projects, as well as a fruit crop in the tropical and subtropical areas of Mexico. The success of this tree is mainly due to the relative ease in propagation, and also its capacity to adapt and grow satisfactorily in rocky infertile environments. In this work we studied the ecophysiology of photosynthesis of *S. purpurea* in a cultivated population. We found that *S. purpurea* showed highest rates of photosynthesis during the summer months, declining at the end of the summer, coinciding with the time of the year that the leaves of *S. purpurea* begin to show senescence. This species can be considered a valuable resource for the tropical and subtropical areas of Mexico because, in addition to its valuable role as a forest and fruit tree, its capacity to sequester important quantities of carbon through photosynthesis during the wet season in unfavorable environments.

### Introducción

La ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) pertenece a la familia Anacardiaceae; es nativa de los bosques caducifolios de ambientes tropicales y subtropi-

cales de México y América Central (Pennington y Sarukhan 1999; Macía y Barfod 2000). Los árboles cultivados se desarrollan en suelos rocosos con pendientes y de baja fertilidad (Castro 1977), y son clasificados como regosol, con pH ligera-

mente alcalino (Galván 1988; Rzedowski 1978). El uso de los frutos de *Spondias* en México se remonta a las culturas prehispánicas (De Acosta 1985; Benitez 1986), cuando éstos eran recolectados en la selva caducifolia y subcaducifolia (Turner y Miksicek 1984; De Acosta op. cit.; Benitez op. cit.; Rzedowski op. cit.). En la parte central del occidente de México la ciruela mexicana fue uno de los productos más importantes de finales del siglo XIX (Aldana 1986). En épocas recientes, la demanda por los frutos de *S. purpurea* se ha incrementado para su consumo en fresco, así como procesado para la elaboración de bebidas, mermeladas y mieles, entre otros productos (Cuevas 1994). En la actualidad, tanto las poblaciones silvestres como las cultivadas de *S. purpurea* son comunes en el bosque deciduo a lo largo de la costa Oeste de México, de Sonora a Chiapas (Pennington y Sarukhan op. cit.). Asimismo, se cultivan otras especies relacionadas en diversas partes del mundo en regiones tropicales y subtropicales (Campbell 1996; Pennington y Sarukhan op. cit.; Macia y Barfod op. cit.). Hoy día, la ciruela mexicana es una de las especies consideradas por la Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), para usarse en la reforestación de tierras degradadas a causa de que medra con facilidad en suelos infértiles y rocosos, y genera además, una ganancia económica, por la razón de que produce frutos comestibles en la estación de primavera, época en que pocos frutos frescos se ofertan en el mercado (Pennington y Sarukhan op. cit.; Vazquez-Yanez et al. 1999; Macia y Barfod op. cit.). Sin embargo, el éxito del establecimiento y manejo de *S. purpurea* en proyectos de recuperación de suelos está limitado debido a la carencia de conocimiento de aspectos ecofisiológicos de la

especie (Vazquez-Yanez et al. op. cit.). El conocimiento de los efectos de los factores ambientales en la fotosíntesis de árboles de *S. purpurea* quizá ayuden a mejorar el manejo de este taxón como especie frutal y/o forestal, así como para el conocimiento ecológico de aspectos relacionados con el ciclo de carbono y agua en estos ecosistemas (Bassow y Bazzaz 1998).

A causa de que la información sobre aspectos ecofisiológicos en *Spondias purpurea* L. es escasa, (Vázquez-Yanez et al., 1999) el principal objetivo de esta investigación es relacionar los efectos de las variaciones microclimáticas diarias de luz y temperatura durante el verano, con la asimilación de CO<sub>2</sub> en árboles maduros de *S. purpurea*.

## Materiales y métodos

*1. Descripción del sitio de estudio.* Este trabajo se llevó a cabo en una plantación que se ubicada en el Municipio de Ixtlahuacán del Río, en la zona conocida como «la Barranca de Huentitán», que se considera como una de las más importantes en la producción de ciruela en Jalisco. Tiene una extensión de alrededor de 60 hectáreas. Los individuos crecen en suelos rocosos con pendiente mediana, y baja fertilidad (Castro 1977), y éstos se clasifican como regosoles, con un pH ligeramente alcalino (Rzedowski 1978 y Galván 1988). El clima se clasifica como subtropical subhúmedo (Medina García et al. 1998).

*2. Crecimiento vegetativo.* El registro del crecimiento vegetativo y de los principales eventos fenológicos (crecimiento axial de las ramas, el desarrollo y abscisión foliar, y de la flor y fruto) se determinó cada mes en veinte plantas maduras de alrededor de veinticinco años. El

crecimiento vegetativo se registró en dos ramas por planta.

3. *Demografía reproductiva.* Cada quince días se registraron los eventos reproductivos, como son el número y porcentaje de flores que inician la diferenciación y alcanzan la madurez fisiológica, así como el número de frutos que llegan al estadio de maduración. Además, se registró el número de flores y frutos que presentaron abscisión durante el desarrollo.

4. *Datos Microclimáticos.* El flujo fotosintético de fotones [FFF, longitud de onda de 400 a 700 nanómetros (nm)], se registró por mes, casi cada hora desde la salida, hasta la puesta del sol con un sensor cuántico LI-190S (Li-Cor, Lincoln NE). Las mediciones se hicieron en campo abierto y en diferentes posiciones de la copa del árbol (en la parte basal, media y alta de la copa) en cada punto cardinal. Estos datos se presentan como promedios. Para la determinación del contenido de humedad del suelo, cada mes se colectaron diez muestras de la rizósfera (a una profundidad de 15 cm), las cuales se secaron a 80°C hasta que el peso no cambió (casi siempre a las 72 horas), los datos se expresan en porcentaje de humedad (Torres 1984). La temperatura ambiental y los datos de la precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica proporcionados por la Comisión Nacional del Agua (CNA).

Para el estudio de los efectos del FFF en la anatomía foliar, la incidencia de éste se registró en diferentes posiciones de la copa del árbol y en diferentes puntos cardinales en veinte árboles maduros. Estas determinaciones se realizaron en agosto de 1997. Los ambientes de luz se clasificaron como: (1) sombra (0 a 700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); (2) sombra parcial (701 a 1400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); y, (3) exposición total

al sol (1401 a 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

5. *Anatomía foliar.* Se colectaron hojas maduras de diferentes partes del individuo y de inmediato se fijaron en formol: ácido acético: etanol (10:5:85) (FAA). Luego se deshidrataron en series de alcohol terbutílico, para después incluirse en parafina (Jensen 1962). Se hicieron cortes de 10  $\mu\text{m}$  de grosor y se tiñeron con safranina y verde rápido; asimismo, se hicieron mediciones del grosor de la cutícula, el parénquima de empalizada y el esponjoso. La densidad estomatal se determinó con impresiones de la epidermis en un portaobjetos, usando barniz de uñas transparente. Las observaciones anatómicas se realizaron mediante un microscopio compuesto (Carl Zeiss).

6. *Intercambio de gases.* Las mediciones de intercambio de gases se efectuaron a mediados del verano (en 1997), en veinte plantas maduras de *Spondias purpurea* de alrededor de veinticinco años. La asimilación neta  $\text{CO}_2$  y el  $\text{CO}_2$  intercelular se registraron cada hora desde la salida, hasta la puesta del sol (de las 7 a 19 horas), con un equipo de fotosíntesis Li-Cor 6200 equipado con una cámara de 0.25 L. El intercambio de gases se registró en hojas elegidas al azar de diferentes ubicaciones, y se agrupó en cuatro rangos de FFF (0 a 500, 501 a 1000, 1001 a 1500 y 1501 a 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Al mismo tiempo de las mediciones de intercambio de gases, se colectaron hojas de diferentes puntos de PPF para su posterior análisis de almidón y clorofila. Se sometieron de inmediato a congelación en gas carbónico (hielo seco) para su conservación. Para el análisis de almidón las hojas se colocaron en una estufa de secado a 80°C hasta obtener un peso constante (tres días), luego se trituraron en una moladora de café hasta obtener un polvo fino, después se le adicionó 1 mL (por

volumen) 12 metanol : 5 cloroformo : 3 agua (M:C:A), se agitó en un vortex y se agregaron 4 mL de agua destilada. El extracto que se obtuvo se centrifugó a 2000 g durante 5 minutos, se extrajo dos veces el precipitado con 10 mL de M:C:A y luego dos veces con 10 mL de agua destilada. Después de la centrifugación, la fracción insoluble se colocó en baño de maría por 2 horas en 2 mL de agua destilada; se adicionaron 4 mL de 50 mM acetato de sodio (pH 4.5) conteniendo 50 unidades de amiloglucosidasa para hidrolizar el almidón antes de la determinación de glucosa (Haissing y Dickson 1979).

7. *Contenido foliar de clorofila.* Para la determinación de clorofila, se usaron 2 gramos de tejido fresco de hojas maduras. Estas fueron maceradas en un mortero frío con 8 mL de acetona (80%). El extracto se centrifugó a 12,000 g por 10 minutos, y se colectó el sobrenatante. Al precipitado se le adicionaron 80% de acetona y se centrifugó como en el caso anterior. Los sobrenatantes fueron combinados y se emplearon para realizar el análisis de clorofila (Bruinsma 1961).

## Resultados y discusión

En la localidad en estudio, las temperaturas extremas varían de  $-2$  a  $19^{\circ}\text{C}$  durante la noche y de  $34$  a  $42^{\circ}\text{C}$  durante el día. La precipitación anual que se registró durante el periodo de observación fue de 1,003 milímetros. El contenido de humedad en el suelo varió de 5% en febrero a 35% en julio. El crecimiento vegetativo de las ramas de *Spondias purpurea* se presenta durante la primavera y el verano, es decir de abril a septiembre, y la abscisión foliar se registró de finales del mes de septiembre a diciembre, que es cuando las hojas ya han caído en su totalidad. La floración comienza en el mes de enero, y es caracte-

rística la asincronía reproductiva. En contraste para algunas especies de los géneros *Schefflera* (Araliaceae), *Magnolia* (Magnoliaceae) y *Drimys* (Winteraceae), diversos autores (Hartshorn 1983; Lawton 1983; Rojas et al. 1992) coinciden en ubicar la floración durante los meses de lluvias, ya que algunos insectos como abejas, escarabajos, mariposas y avispas son posibles agentes polinizadores. El asentamiento del fruto ocurre a los quince días de iniciado su desarrollo registrándose una permanencia del 40%; el número promedio de ellos por árbol es de 25 a 700, según el tamaño de la planta, siendo la media de 240 por árbol. El fruto alcanza su madurez alrededor de los 64 días. Esta etapa en las plantas cultivadas se presenta en el mes de mayo y los primeros 15 días de junio, en las silvestres la maduración se retrasa hasta la segunda quincena de mayo y principios de junio.

Existe una gran diversidad en los reportes acerca de la fenología de las poblaciones silvestres y cultivadas en las regiones en que se desarrolla *Spondias purpurea* (Cuadro 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. Además, reviste gran importancia en programas de conservación de recursos genéticos, manejo forestal y planificación de áreas silvestres (Mooney et al. 1980, Huxley 1983).

Se considera la sincronía reproductiva como una desventaja en plantas anuales que están sujetas a la cosecha mecanizadas, pero ésta puede ser ventajosa en especies frutales que forman parte de la agricultura de subsistencia, en la comercialización que se lleva a cabo en áreas cercanas a los centros de producción, en el que la presencia de consumidores es alea-

toria, como ocurre en la venta de frutos en los acotamientos de las carreteras.

En ambientes secos tropicales, la asincronía de las fases vegetativa y reproductiva están asociadas con la calidad del suelo y el patrón de lluvias. Para la mayoría de los árboles deciduos la fase reproductiva ocurre en la estación húmeda (Holbrook *et al.*, 1995). Sin embargo, para *Spondias purpurea*. El surgimiento de yemas florales y el desarrollo de las flores ocurre en la estación seca del año, lo cual sugiere que otros factores ambientales, como la temperatura actúan como señales ambientales para alterar el patrón de desarrollo de las plantas. (Frankie *et al.* 1974). Este comportamiento es similar en especies arbóreas que prosperan en regiones tropicales secas, en las que el desarrollo de flores y frutos coinciden con la estación seca y en las que el crecimiento vegetativo se inicia cuando el de flores, esto es, el reproductivo ya concluyó (Jansen 1967). En *S. purpurea* ni el crecimiento de las ramas o el desarrollo de las hojas coincide con el crecimiento reproductivo, como sucede en la mayoría de las especies frutales convencionales (Ryugo 1988).

El promedio de extensión de las ramas en *S. purpurea* fue de  $0.26 \text{ cm día}^{-1}$ , lo cual es común en especies de rápido crecimiento, las cuales se encuentran en ambientes con altos recursos disponibles. Algunas especies vegetales son más plásticas para algunos caracteres, como las características fotosintéticas (Grime y Hunt 1975; Lambers *et al.* 1998). Por otro lado, las plantas con lento crecimiento son comunes en regiones con deficiencia de nutrientes, y presentan menor plasticidad morfológica y fisiológica (Grime y Hunt *op. cit.*), y por lo general requieren bajas cantidades de nutrientes para mantener un óptimo crecimiento (Loechle 1988; Robinson, 1991). *Spondias purpurea* puede ser considerada como una

planta de rápido crecimiento, aunque se desarrolla en ambientes rocosos, con pendientes y suelos infértiles.

La toma de nutrimentos minerales del suelo puede estar dada por la temperatura del suelo y por la estación de crecimiento (Shufu *et al.* 2001). *Spondias purpurea* se desarrolla en suelos en donde la temperatura puede superar los  $30^{\circ}\text{C}$  en un día de verano; asimismo, presenta el crecimiento vegetativo en el periodo de lluvia. Las plantas que crecen en suelos de baja fertilidad a menudo aumentan la toma de nutrimentos por medio de asociaciones con hongos micorrícicos (Chapin III 1980; Aerts y Chapin III 2000). Existen evidencias experimentales que indican que la simbiosis micorrícica influye en el crecimiento de las plantas por la promoción de absorción, principalmente de P (Merryweather y Fitter 1996; Schachtman *et al.* 1998; Estrada-Luna *et al.* 2000), lo cual parece ocurrir en *S. purpurea* ya que se encontraron raíces micorrizadas en el área de estudio (Pimienta y Ramírez 2003).

Las hojas de *Spondias purpurea* son bifaciales, con una superficie dorsal de parénquima de empalizada, y en la parte ventral el parénquima esponjoso. Las hojas son delgadas ( $137.0 \mu\text{m}$ ), con una densidad estomatal considerada como alta ( $505 \text{ mm}^{-2}$ ), comparada con otros árboles frutales deciduos de clima templado (Ryugo 1988; Larcher 1995), pero similar a los valores reportados para árboles tropicales (Bolhàr-Nordenkampf y Draxler 1993; Rôças *et al.* 1997). La anatomía foliar es característica de las especies con metabolismo  $\text{C}_3$  (Mauseth 1988; Salisbury y Ross 1992; Larcher *op. cit.*), que se apoya en el hecho de que la mayoría de los árboles que crecen en climas tropicales y subtropicales se consideran como especies con metabolismo  $\text{C}_3$  (Salisbury y Ross *op. cit.*; Lambers *et al.* 1998; Sage 2001). Por lo regular, las hojas delgadas se asocian con ambientes en donde la disponibilidad de luz se

considera como uno de los factores ambientales que más influyen en el crecimiento y desarrollo en bosques forestales (Chazdon et al. 1996; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996). Asimismo, las hojas delgadas reflejan una distribución baja de energía por parte de las fuentes fotosintéticas, tanto para las funciones de mantenimiento como para el desarrollo (Kozlowski et al. 1991; Ellsworth y Reich 1993; Strauss-Debenedetti y Bazzaz op. cit.; Barnes, 1998).

La mayoría de los árboles que se desarrollan en ambientes subtropicales, como es el caso de *Spondias purpurea*, producen hojas deciduas, las cuales se desprenden del árbol al finalizar el periodo de lluvias al final del verano y se considera como una estrategia para evitar la sequía durante el invierno y la primavera, periodo seco del año (Chazdon et al. 1996; Goldstein et al. 1996; Mulkey y Wright 1996). Muchas de las especies de plantas que se desarrollan en suelos infértiles producen hojas siempreverdes y de larga vida debido a que los nutrientes son insuficientes como para que las hojas soporten este cambio tan rápido (Chapin III 1980). Sin embargo, *S. purpurea* produce hojas deciduas de duración corta, aún cuando se desarrollan en suelos rocosos y de baja fertilidad; sin embargo, sus hojas muestran una actividad fotosintética relativamente alta, como ocurre en la mayoría de las especies deciduas que producen hojas de vida corta. Una actividad fotosintética alta permite una ganancia alta de carbono por unidad de biomasa invertida en las hojas (Tivy 1993; Chapin III et al. 2002).

Las mediciones *in situ* de la ganancia diaria de carbono proveen información acerca de cómo los factores ambientales afectan la asimilación neta de CO<sub>2</sub>; sin embargo, en algunos estudios se integra la asimilación neta de CO<sub>2</sub> diaria. La mayoría de los estudios de fotosíntesis,

particularmente en plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, reportan valores instantáneos de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (Nobel 1991). Sin embargo, mediciones directas de ganancia diaria de carbono para especies forestales de ambientes tropicales son escasas (Zotz y Winter 1996). En este trabajo registramos los valores diurnos de la asimilación neta de CO<sub>2</sub> para *Spondias purpurea* en un ambiente subtropical, el valor más alto de asimilación neta instantánea de CO<sub>2</sub> (27.1 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) se observó en el régimen de luz más alto (1501-2000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); este valor es un poco alto si lo comparamos con otras especies de árboles tropicales (Mulkey et al. 1996; Lüttge 1997).

Nuestras observaciones revelan que *Spondias purpurea* responde a niveles de FFF inferiores a 500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y el nivel de saturación se presenta a niveles de FFF cercanos a 1000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Fig. 1). Las hojas expuestas a niveles bajos de FFF (<500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) constituyen un alto porcentaje (77%) del total del follaje y presentan asimilaciones instantáneas inferiores a 10 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, sin embargo, el 77% de las hojas expuestas a niveles altos de FFF (1000-2000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), presentan tasas fotosintéticas arriba de este valor. El análisis de regresión revela una relación positiva entre asimilación neta de CO<sub>2</sub> y FFF (r<sup>2</sup> = 0.43, p = 0.01. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que la captura de energía por la planta entera depende no solo de la respuesta fotosintética de las hojas individuales, sino también de la integración de la asimilación de la captura efectiva y de los costos de producción y mantenimiento (Givinish 1988).

Los valores instantáneos de la asimilación neta de CO<sub>2</sub> para hojas totalmente expuestas variaron de 7 a 35 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Fig. 1), indicando que la disponibilidad de luz no implica altos niveles de asimilación neta de CO<sub>2</sub>. Estas variaciones observadas *Spondias purpurea* sugieren que, además de la luz, hay otros factores que limitan la

fotosíntesis en esta especie. Por ejemplo, la baja conductancia ocasionada por la sequía o altas temperaturas del aire por lo común limitan la fotosíntesis (Kozlowski et al. 1991; Cowan 1995; Corner 1995).

Los valores de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  incrementan con el aumento de FFF durante la mañana, luego la asimilación disminuye poco antes del mediodía (Fig. 2a, b). Esta reducción del mediodía es común en árboles que se desarrollan en bosques tropicales (Chazdon et al. 1996; Lüttge 1997), y en climas mediterráneos (Pathre et al. 1998). Esta puede deberse a diferentes causas, incluyendo las altas temperaturas (superiores a  $30^\circ\text{C}$ ) las cuales prevalecen de las 11 a las 17 horas, lo que ocasiona cierre de estomas (Sinclair y Allen 1982; Cowan 1995); asimismo, los periodos largos de valores altos de FFF, causan fotoinhibición lo que ocasiona daños al sistema fotosintético sobre todo el PSII (Pathre et al. 1998). Otra posible causa de la depresión de mediodía pudiera ser una inhibición de la actividad fotosintética provocada por saturación de carbohidratos. Nuestro trabajo reveló que el contenido máximo de almidón ocurre después que se presenta el valor máximo de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  (Fig. 2c). De hecho, la inhibición por saturación de almidón (Nakano et al. 1997) puede ayudar a explicar el decrecimiento en las tazas de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  al comenzar la tarde.

Las hojas de *Spondias purpurea* expuestas al sol y en condiciones de sombra, mostraron valores de asimilación neta instantánea de  $\text{CO}_2$  tanto altos como bajos, lo cual indica plasticidad a la disponibilidad de luz. Las hojas bajo condición de sombra (expuestas a  $< 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) llegaron a tener valores instantáneos superiores a  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en contraste con otras especies como *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels (Zotz y Winter 1996) y *Pinus sil-*

*vestris* L. (Hällgren et al. 1990) en las que los valores de asimilación bajo condiciones con baja disponibilidad de luz ( $< 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), variaron de 4.0 a  $8.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. Otra evidencia fisiológica de plasticidad en *S. purpurea* fue la reducción de la concentración del  $\text{CO}_2$  interno y del contenido de clorofila, lo cual se dio a la par que el incremento de la disponibilidad de luz. La reducción del contenido de clorofila asociada al incremento de FFF se ha observado en otras especies (Percy y Sims 1994; Lüttge 1997; Rôças et al. 1997).

Las hojas expuestas a la luz tienden a tener mucho mayor proporción de cosecha de luz. Las hojas de sombra presentan la tendencia ser más eficientes en la relación de pigmentos de clorofila para la cosecha de luz que de enzimas en el estroma, en comparación con las hojas que tienen un desarrollo bajo condiciones de luz plena (Percy y Sims 1994; Björkman y Demming-Adams 1995; Lambers et al. 1998). En *Acer saccharum* Marshall, un incremento en el contenido foliar de clorofila en las hojas expuestas a la sombra implica plasticidad en la inversión de N para la capacidad de cosechar luz (Ellsworth y Reich 1993; Mulkey y Wright 1996; Lambers et al. 1998), de hecho, Rodin y Bazilevich (1967) mencionan que el N, es el principal mineral que se acumula en la parte vegetativa en árboles deciduos. Por la razón de que las plantas quizá experimenten un incremento significativo en los niveles de FFF de minutos a horas, esta especie tiene la capacidad de intercambiar la máxima intercepción de luz para fotosíntesis y minimizar el daño potencial proveniente de la sobreexcitación del aparato fotosintético. En la naturaleza, las plantas muestran un mecanismo para responder a los excesos de luz, y cuando ocurre un incremento gradual en la luminosidad, lo cual ocurre en horas, las plantas responden con un decremento en el volumen del pigmento fotosintético ocasio-

nado por una fotooxidación (Long et al. 1994). Esta respuesta puede explicar el bajo contenido de clorofila observado en las hojas de luz comparadas con las de sombra.

*Spondias purpurea* también mostró plasticidad morfológica foliar desarrollada en las diferentes posiciones del follaje, de forma similar a *Ambrosia cordifolia* (A. Gray) W.W. Payne (Mott y Michaelson, 1991), y a *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg., que proliferan en ambientes tropicales (Rôças et al. 1997). Las hojas que se desarrollaron bajo un alto régimen de luz ( $1401-2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fueron más gruesas que las que lo hacen en la sombra ( $0-700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). El mayor grosor de las hojas expuesta a la luz se reflejó en un incremento en el número de capas del parénquima de empalizada de uno a dos, principalmente en el grosor del parénquima de empalizada, lo cual es consistente en hojas de sol y de sombra de otras especies (Kamaludini y Grace 1992; Salisbury y Ross 1992; Lambers et al. 1998); así como en árboles con una vida foliar corta en los que un alto porcentaje del parénquima de empalizada se asocia positivamente a la masa foliar por unidad de área (Mediavilla et al. 2001), de manera que las plantas expuestas a la luz tienen mayor crecimiento, biomasa y área foliar en comparación con las de sombra (James y Bell 2000). En *S. purpurea* el porcentaje de parénquima de empalizada fue de 40 y 43% para hojas expuestas a un ambiente bajo y medio de luz, pero las hojas expuestas a un ambiente de luz registraron el 61% de parénquima de empalizada, lo cual supera a lo que se ve en otras especies como *Pyrus bourgaeana* Decne., que tiene una vida foliar media de cuatro meses y medio y una proporción del parénquima de empalizada de 45% o incluso especies como *Quercus suber* L. que tienen una pro-

porción del 57% de este tejido y una vida foliar de casi año y medio (Mediavilla et al. 2001). El parénquima esponjoso y el grosor de la cutícula no se vieron afectados por la exposición a diferentes niveles de luz. Por lo común, el desarrollo del parénquima esponjoso no se afecta por los cambios en los niveles de luz; sin embargo, el grosor de la cutícula tiende a incrementarse con la luz (Lambers et al. 1998).

Las hojas de sombra tienen una frecuencia estomatal más baja que las hojas expuestas al sol (Salisbury y Ross 1992; Lambers et al. 1998; Zotz y Winter 1996), pero en general, la frecuencia estomatal no se ve afectada por este factor (James y Bell 2000). Nuestras observaciones no coinciden con esta afirmación, ya que las hojas de la ciruela mexicana expuestas a bajos niveles de luz mostraron los registros más altos en densidad estomatal ( $622 \text{ estomas/mm}^2$ ), en comparación con las hojas expuestas a un nivel intermedio de luz ( $518 \text{ estomas/mm}^2$ ), y a las hojas expuestas totalmente a la luz ( $576 \text{ estomas/mm}^2$ ). La frecuencia estomatal para *Spondias purpurea* es alta comparada con otros árboles deciduos templados (Ryugo 1988), pero similar a los valores registrados para árboles tropicales que se desarrollan en ambientes tropicales y subtropicales [e.g. *Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck; Bolhàr-Nordenkampf y Draxler 1993] y a los reportados para especies que se desarrollan en ambientes húmedos (Rôças et al. 1997).

La capacidad de ajustar la morfología y fisiología a los recursos disponibles, como es el caso de nutrimentos del suelo y la luz, son características comunes a en plantas con alto grado de plasticidad (Lambers et al. 1998; Aerts y Chapin III 2000; Ryser y Eek 2000; Arntz y Delph 2001). La capacidad de aclimatación a la luz en *Spondias purpurea* se expresó a los

niveles estructural y fisiológico, ya que el grosor de la hoja varió acorde a la disponibilidad de luz, lo mismo ocurrió con los valores instantáneos de asimilación de CO<sub>2</sub>, el contenido de clorofila y la conductancia estomatal, como ocurre en plantas tropicales que se desarrollan bajo las especies de estratos superiores (Chazdon et al. 1996).

Las plasticidad anatómica y fisiológica que se observa en *Spondias purpurea* es relevante e indica plasticidad ecológica (Rôças et al. 1997; Lambers et al. 1998; Rôças et al. 2001) y quizá esto ayude 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*. Otras especies del género *Spondias* también muestran alta plasticidad a diferentes niveles de humedad. Por ejemplo *S. tuberosa* Arruda, se desarrolla bastante bien en ambientes en los que la precipitación anual varía de 400 a 1,600 mm (Rôças et al. 1997; Epstein 1998). 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 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 en bosque con claros (Malavasi y Malavasi 2001). Uemura et al. (2000) señalan que las plantas que responden con éxito 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); por lo

tanto 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 (deforestados) o con un gradiente amplio de luz, a causa de que posee potencial fotosintético característico de las especies sucesionales pioneras (Marenco et al. 2001; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991), y por lo tanto es una especie que puede ser utilizada para reforestación acorde a los atributos requeridos por la CONABIO (Vázquez-Yanes 1998).

### Agradecimientos

Los autores agradecen a dos revisores anónimos sus sugerencias para mejorar el documento y a Servando Carvajal por la corrección del estilo.

### Literatura citada

- Aerts R. and 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.
- Aldana, R. M.** 1986. *El campo Jalisciense durante el porfiriato.* Instituto de Ciencias Sociales. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Mexico, 168 pp.
- 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.
- Barnes, B. V., D. R. Zak, S. R. Denton and S. H. Spurr.** 1998. *Forest Ecology*. 4<sup>th</sup> ed. Wiley & Sons, Inc. New York, N.Y. 774 pp.
- Bassow S., L and F. A. Bazzaz.** 1998.

- How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology* **79**(8): 2660–2675.
- Benitez, F.** 1986. *La ruta de Hernan Cortes*. Fondo de Cultura Económica. México D. F., 308 pp.
- Björkman, O. and B. Demming-Adams.** 1995. *Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants*. In *Ecophysiology of Photosynthesis*. Eds. E. D. Schulze and M. M. Caldwell. Springer Verlag, New York, pp 17–47.
- Bolhàr-Nordenkamp, H. R. and G. Draxler.** 1993. *Functional leaf anatomy*. In *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.
- Bruinsma, J.** 1961. A comment on the spectrophotometric determination of chlorophyll. *Biochem. Biophys. Acta* **52**: 579–582.
- Campbell, R., J.** 1996. *South American fruits deserving further attention*, p. 1–11. In: Janick, J (ed.). *Progress in New Crops*. ASHS Press, Arlington, Virginia.
- Castro, A. Z.** 1977. *Cultivo del ciruelo (Spondias spp.), en el municipio de San Cristobal de la Barranca, Jalisco*. Bachelor's thesis. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Mexico, 110 p.
- Chapin III, S. F.** 1980. *The mineral nutrition of wild plants*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233–260.
- Chapin, F. S. III., P. A. Matson and H. A. Mooney.** 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York. 436 p.
- Chazdon, R. L.** 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* **92**: 586–595
- Chazdon, L.R., R.W. Pearcy, D.W. Lee and N. Fletcher.** 1996. *Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments*. In *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S. Mulkey, R.L. Chazdon y A.P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp. 5–55.
- Cowan, I. R.** 1995. *As to the mode of action of the guard cells in dry air*. In *Ecophysiology of Photosynthesis*. Eds. E.D. Schulze y M. M. Caldwell. Springer Verlag, New York, pp 205–229.
- 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, Roma, Italia.
- De Acosta, J.** 1985. *Historia natural y moral de las Indias*. 2nd Edn. Fondo de Cultura Economica, Mexico D.F., 444 p.
- 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.
- Estrada-Luna, A. A., F. T. Davies y J. N. Egilia.** 2000. Mycorrhizal fungi enhancement of growth and gas exchange of micropopagated guava plant lets (*Psidium guajava* L.) during ex-vitro acclimatization and plant establishment. *Mycorrhiza* **10**: 1–8.
- 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. *J. Ecol.* **62**: 881–919.
- Galvan, R. R.** 1988. *Los municipios de Jalisco. Coleccion Enciclopedia de los Municipios de Mexico*. Secretaria de Gobernacion y Gobierno del Estado de Jalisco, Centro Nacional de Estudios Municipales de la Secretaria de Gobernacion, Mexico D.F., 837 pp.
- Gardiner E. S. and K. W. Krauss.** 2001. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology* **21**: 1103–1111.
- Givinish, T.** 1998. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**: 63–92.
- Grime, J. P. and R. Hunt.** 1975. Relative growth-rate its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* **69**: 393–422.
- Goldstein, G., F. Meinzer, L. Stenberg, P. Jackson, J. Cavalier and N. Holbrook.** 1996. *Evaluation aspects of water economy and photosynthetic performance with stable isotopes from water and organic matter*, p. 244–267. In: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. S. Mulkey, R.L. Chazdon; A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall, New York.
- Haissig, B. E. and E. R. Dickson.** 1979. Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolysis. *Plant Physiol.* **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 Physiol. Biochem.* **28**: 137–445.
- Hartshorn, G. S.** 1983. *Drimys granadensis*, p. 236. In D. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hernando B. J.E. and J. León.** 1994. *Neglected Crops: 1492 From a Different Perspective*. Plant Production and Protection Series No. 26, FAO-ONU, Roma, Italia.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck and H. A. Mooney.** 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonal Dry Tropical Forest*. Eds. S. Bullock, A. Mooney and E. Medina. Cambridge University Press, New York, pp 243–276.
- Huxley, P. A.** 1983. *Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems*, p. 503–525. In P. A. Huxley (ed.). *Plant research and agroforestry*. International Center for Research in Agroforestry, Nairobi, Kenya.
- James S. A. and D. T. Bell.** 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of *Eucalyptus globules* spp. *globules* provenances. *Tree Physiology* **20**: 1007– 1018.
- Jensen, W. H.** 1962. *Botanical histochemistry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 408 pp.
- Jansen, H. D.** 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620–637.
- Kamaluddini, M., and J. Grace.** 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals Bot. (London) (N.S.)* **69**: 47–52.
- Körner, Ch.** 1995. *Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the Globe*. In *Ecophysiology of Photosynthesis*. Eds. E. D. Schulze and M. M. Caldwell. Springer Verlag, New York, pp 463–490.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer, and S. G. Pallardy.** 1991. *The physiology*

- gical ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, California, 657 pp.
- Lambers, H., S. F. Chapin III and T. L. Pons.** 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, New York, 540pp.
- Larcher, W.** 1995. Physiological Plant Ecology. Third Edition. Springer-Verlag, Heilderberg, Germany. 506 pp.
- Lawton, R.** 1983. *Didymopanax pittieri*, pp. 233. En D. Janzen (ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Chicago.
- Loechle, C.** 1988. Tree life history strategies. The role of defenses. Can. J. Forest Research **18**: 209–227.
- Long, P. S., S. Humphries, and P. G. Falkowski.** 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molec. Biol.* **45**: 633–672.
- Lüttge, U.** 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer Verlag, New York, 384 pp.
- Macia J.M. and A. S. Barfod.** 2000. Economic botany of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in Ecuador. *Economic Botany* **54**(4): 449–458.
- Malavasi U.C. and M.M. Malavasi.** 2001. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobum 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.
- Marenco R.A., J.D. de C. Goncalves and 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.
- Mauseth J., D.** 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummins Publishing Company. Menlo Park, California. 560 p.
- Mediavilla S., A. Escudero and H. Heilmeier.** 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.
- Merryweather, J. and A. Fitter.** 1996. Phosphorous nutrition of an obligately mycorrhizal plant treated with the fungicide benomyl in the field. *New Phytol.* **132**: 307–311.
- 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.
- Mott, K. A. and O. Michaelson.** 1991. Amphistomy as an adaptation to light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* **78**: 76–79.
- Mulkey S., S., R. L. Chazdon and A. P. Smith.** 1996. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, 675 pp.
- Mulkey S. S. y S. J. Wright.** 1996. *Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants*. In Tropical Forest Plant Ecophysiology. Eds. S. Mulkey, R.L. Chazdon and A.P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp 187–216.
- Nakano, H., A. Makino and T. Mae.** 1997. The effect of elevated partial pressures of CO<sub>2</sub> on the relationship between photosynthetic capacity and

- N content in rice leaves. *Plant Physiol.* **115**: 191–198.
- Nobel P. S.** 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *New Phytol.* **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.* In *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants.* Eds. M. M. Caldwell and R. W. Pearcy. Academic Press, Heidelberg, Germany, pp 145–174.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhan.** 1998. *Arboles tropicales de México.* Segunda edición. Fondo de Cultura Económica – Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., 521 pp.
- Pimienta Barrios E. and B. C. Ramírez Hernández.** 2003. Phenology, Growth, and Response to light of Cieruela Mexicana (*Spondias purpurea* L. Anacardiaceae). *Economic Botany* **57**(4): 481–490.
- Robinson, D.** 1991. *Strategies for optimizing growth in response to nutrient supply.* In *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environmental.* Society for Experimental Biology, Seminar Series 43. Eds. J. R. Porter and D. W. Lawlor. Cambridge University Press, Cambridge, pp 177–205.
- 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.
- Rôças, G., 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. *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. London, 288 pp.
- Rojas, F., G. Torres, E. Arnáez & I. Moreira.** 1992. *Especies forestales tropicales.* Magnolia. Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 6pp.
- Ruenes M., R. y J. Jiménez O.** 2001. *Phenological characterization of Spondias purpurea L. (Anacardiaceae) cultivated in the home gardens of Hocabá, Yucatán.* The 21<sup>st</sup> Symposium in Plant Biology. University of California, Riverside “Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wild land Interface.
- 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. *Amer. J. Bot.* **87**: 402–411.
- Ryugo, K.** 1988. *Fruit culture.* Wiley, New York, 344 p.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México.* Limusa Noriega, Mexico, D. F., 432 pp.
- Sage, F. R.** 2001. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C<sub>4</sub> photosynthetic syndrome. *Plant Biology* **3**: 2002–2013.
- Salisbury, F. B. and C. W. Ross.** 1992. *Plant physiology.* Wadsworth, Belmont, California, 682 pp.
- Schachtman, D. P., R. J. Reid y S.**

- M. Ayling.** 1998. Phosphorous uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.* **116**: 447–453.
- Shufu D., C. F. Scagel, L. Cheng L.H. Fuchigami and P. T. Rayglewics.** 2001. Soil temperature and plant growth stage influence nitrogen uptake and amino acid concentration of apple during early spring growth. *Tree Physiology* **21**: 541–547.
- Sinclair, T. R. and L. H. Allen.** 1982. Carbon dioxide and water vapor exchange of leaves on field-grown citrus trees. *J. Experim. Bot.* **137**: 1166–1175.
- Strauss-Debenedetti S. and F. A. Bazzaz.** 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecología* **87**: 377–387.
- Tivy, J.** 1993. *Biogeography*. A study of Plants in the Ecosphere. Third Edn. Longman Scientific Technical. New York. 452 p.
- Torres, R. E.** 1984. *Manual de conservación de suelos agrícolas*. Diana, Mexico D. F., 180 p.
- Turner, B. L. and C. H. Miksicek.** 1984. Economic plant species associated with Prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany* **38**(2): 179–193.
- Uemura A., A. Ishida, T. Nakano, I. Tereshima, H. Tanabe and Y. Matsumoto.** 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* **20**: 945–951.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis M., M. I. Alcocer S., M. Gual D. y C. Sanchez D.** 1999. *Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. Reporte técnico del proyecto Jo84. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Zotz, G. and K. Winter.** 1996. *Diel patterns of CO<sub>2</sub> exchange in rainforest canopy plants*. En: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S. Mulkey S., R. L. Chazdon and A. P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp. 89–118.

Recibido el 9 de junio de 2004  
Aceptado el 27 de agosto de 2004

Cuadro 1. Patrones fenológicos de *Spondias purpurea* en diferentes localidades de México y Ecuador

Área	Presencia de follaje	Floración	Maduración de fruto	Autor
República mexicana	Estación húmeda	Enero a marzo	Mayo a septiembre	Pennington y Sarukhán 1998
San Cristóbal de la Barranca, Jalisco	Mayo a octubre	Febrero	Mayo-Junio	Castro 1977
Sinaloa	Junio a octubre	Febrero-marzo	Junio	Hernando y León, 1994
Puebla	Marzo a octu-	Diciembre-	Abril-mayo	Hernando y

	bre	enero		León 1994
República mexicana	Estación húmeda	Febrero a Mayo	Mayo a julio	Vázquez-Yanes et al. 1999
Yucatán	Estación húmeda	Febrero a Mayo	Marzo a mayo	Vázquez-Yanes et al. 1999
Chamela, Jalisco	Julio-octubre	Febrero	Mayo	Mandujano et al. 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	
Ixtlahuacán del Río, Jalisco	Final de Abril a finales de septiembre	Enero a principios de febrero	Mayo a Junio	Observaciones Personal

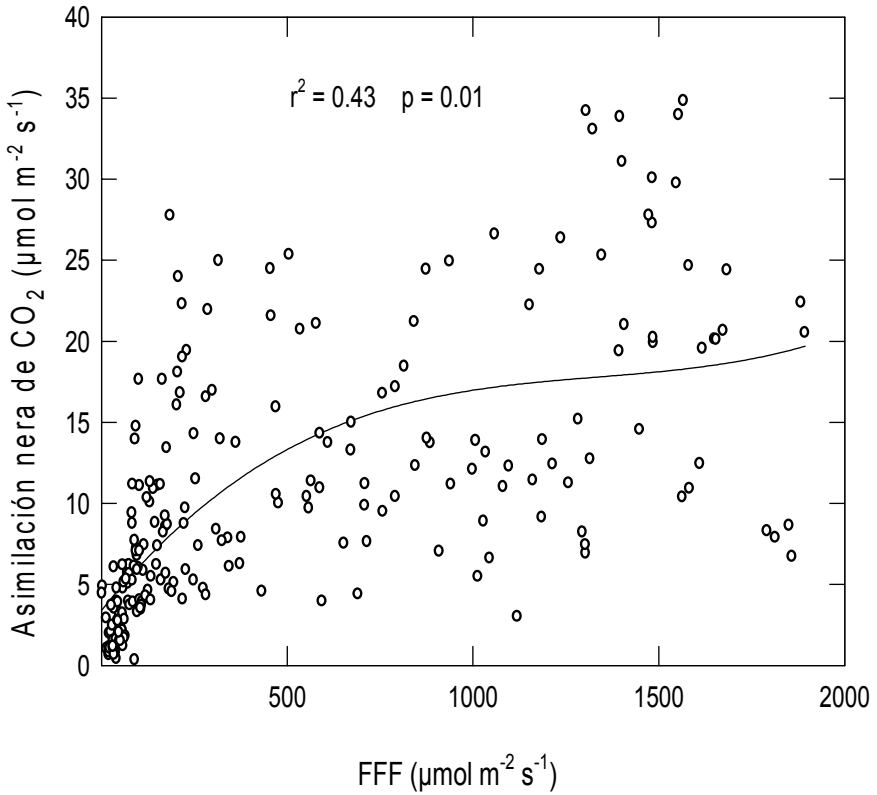


Figura 1. Diagrama de dispersión de los valores instantáneos de asimilación de CO<sub>2</sub> para ciruela mexicana y el flujo fotosintético de fotones (FFF).

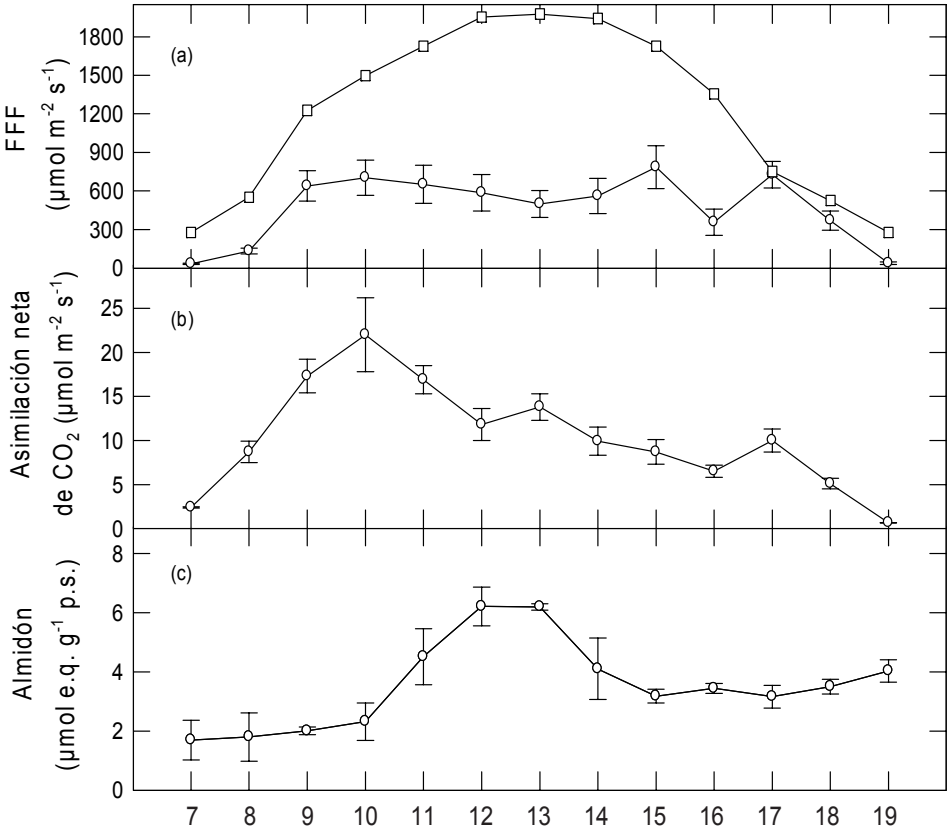


Figura 2. (a) Valor promedio del flujo fotosintético de fotones (FFF) en campo abierto (□) y en el dosel del árbol (O); (b) Valores instantáneos de la asimilación neta de CO<sub>2</sub>; (c) contenido foliar de almidón en ciruela mexicana. Los datos son valores promedio ± ee (n= 15 mediciones (a); 20 plantas (b); 20 plantas para almidón (c)).



## La contaminación acuática y la inmunidad de los peces

Manuel Iván Girón-Pérez<sup>1,2</sup> y Galina P. Zaitseva<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad Autónoma de Nayarit; Tepic, Nayarit. México.

<sup>2</sup>Universidad de Guadalajara, Departamento de Biología Celular y Molecular, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA). Las Agujas, Nextipac, Zapopan, km 15.5, Carretera Guadalajara a Nogales, Jalisco, 45101, México. Correo-e: zgalina@cucba.udg.mx

**Resumen:** En los últimos años se ha incrementado de manera significativa el nivel de contaminación acuática a causa del uso indiscriminado de sustancias tóxicas, sobre todo plaguicidas y metales pesados, en actividades agrícolas e industriales. Los organismos acuáticos, en especial los peces, ven afectados sus procesos fisiológicos, entre ellos la respuesta inmune, por estos contaminantes, por la razón de los finos mecanismos de activación y regulación de la misma. El hecho de que el sistema inmune sea uno de los primeros en reflejar alteraciones del organismo a causas de xenobióticos, lo hace idóneo como biomarcador de contaminación de mantos acuíferos, lo cual puede servir como alerta de un impacto potencial sobre la salud humana a través de la cadena trófica.

**Palabras clave:** Contaminación acuática, Inmunidad, Peces.

**Summary:** In the last few years water contamination has increased significantly due to the overuse of toxic chemicals, mainly pesticides and heavy metals, in agriculture as well as in industries. The physiologies of water organisms, especially fishes are sensitive to those contaminants, in particular their immune systems which could be affected because there is such a delicate balance between activation and regulation. The immune system is one of the first body systems which reflect body alterations due to xenobiotic agents and it is ideal for use as a biomarker of water contamination, and could be useful to alert of potential risks for human health through the food chain.

**Key words:** Water Pollution, Immunity, Fishes.

### Introducción

Las sustancias contaminantes que ingresan a las aguas en forma de efluentes, son de naturaleza física y química muy variable. Sólo una fracción de éstos presentan características tóxicas. Un compuesto es tóxico cuando al presentarse en determinadas concentraciones y durante ciertos tiempos de exposición, afecta o modifica algún proceso bioquí-

mico o fisiológico; puede incluso llegar a producir la muerte de organismos expuestos.

El origen de los tóxicos liberados en ambientes acuáticos puede ser muy variado. Por ejemplo, los hidrocarburos policíclicos aromáticos (PAHs) se originan de la combustión incompleta de derivados de petróleo. Los bifenilos policlorados (PCBs) son desechos de la industria eléctrica y de aditivos. Las

dioxinas, son subproductos de la industria del papel. Los metales pesados provienen de desechos municipales e industriales. Los plaguicidas, que son insecticidas y herbicidas, se usan en las prácticas agrícolas en últimos años de manera indiscriminada, por lo que representan la principal fuente de contaminación de mantos acuíferos (Bols et al. 2001).

El número de contaminantes de los que se tiene registro es muy grande; sin embargo, no se cuenta con información toxicológica en organismos acuáticos para la mayoría de estos compuestos. No obstante, en mamíferos hay numerosos reportes del efecto nocivo que poseen los plaguicidas y metales pesados sobre la salud. Así, se ha demostrado que afectan funciones del hígado, glándulas endocrinas (Smits et al. 2002), parámetros hematológicos y bioquímicos (Saxena et al. 2002; Vosyluné 1999; Dörükü et al. 2001; Jenkins et al. 2003) y funciones de órganos reproductores (Shina et al. 1999). Existen evidencias del incremento de mortalidad por aumento de intensidad de enfermedades infecciosas en peces de hábitat contaminado con xenobióticos (Khan et al. 1991); lo cual está relacionado con la disminución de la respuesta inmune en éstos organismos.

*El sistema inmune de peces.* El sistema inmune de los peces es, en términos generales, muy similar al de los vertebrados superiores, aunque presenta algunas diferencias importantes en los principales órganos linfoides:

1. El Timo, es un órgano par y homogéneo, responsable de la diferenciación y selección de los linfocitos T;
2. Riñón anterior, en cual aparecen un gran número de macrófagos y linfocitos B, tiene capacidad hematopoyética y por sus características funciona-

les y ultraestructurales se considera un análogo de la médula ósea en mamíferos;

3. El Bazo, a diferencia del de los mamíferos, en los peces no se encuentra una diferencia clara entre la pulpa blanca y roja de este órgano y al parecer sus funciones son muy similares a las del riñón anterior. Los peces carecen de médula ósea y ganglios linfáticos, aspectos que los diferencia de los mamíferos (Roiit et al. 2001).

Las células de los órganos linfoides involucradas en la respuesta inmune son los leucocitos, clasificados, al igual que en mamíferos, por criterios morfológicos en varios tipos: linfocitos, granulocitos polimorfonucleares y monocitos. Los linfocitos son células altamente diferenciadas y representan alrededor del 80% de los leucocitos circulantes. Al nivel de funciones, son los responsables de la respuesta inmune específica humoral y celular. Al igual que en mamíferos existen dos poblaciones funcionalmente diferentes, linfocitos T y B. En peces se han descrito tres poblaciones de granulocitos: *neutrófilos*, con núcleo multilobulado y de tamaño variable, representan del 6–8% de los leucocitos totales, su principal función es la fagocitosis; *esoinófilos*, son células redondas que presentan núcleo bilobulado y excéntrico, intervienen en procesos de regulación de inflamación y defensa mediante degranulación; *basófilos*, que contienen gránulos grandes de histamina y heparina, involucrados en el inicio de la inflamación; se conoce muy poco de ellos y se pueden confundir con los eosinófilos (Fernández et al. 2002).

Otro tipo de leucocitos presentes en los peces son los monocitos/ macrófagos. Estos son leucocitos grandes, su núcleo ocupa más de la mitad del volu-

men celular. Constituyen la principal célula fagocítica en los peces, además de tener una participación importante en la presentación antigénica y en cooperación celular (Turner 1994).

Los monocitos, granulocitos y células tipo NK (*natural killer*, citotóxicas no específicas) representan la respuesta inmune innata o inespecífica, la cual consiste en mecanismos filogenéticamente muy antiguos que pueden eliminar los patógenos del organismos o bloquear su entrada de manera inespecífica (Jaso-Fridman 2000). El otro tipo de respuesta inmune en peces es inducible y requiere la presencia de linfocitos que reconocen los agentes extraños de manera específica. Este tipo de respuesta puede ser celular, mediada sobre todo por linfocitos T, y humoral, mediada por anticuerpos exclusivamente tipo Ig M producidos por linfocitos B (Bernstein et al. 1998).

Los paradigmas de la inmunología moderna se basan en estudios efectuados en mamíferos, principalmente en ratón. Sin embargo, desde hace algunos años surgió un interés por estudiar la inmunología de peces por las siguientes razones:

1. interés filogenético, a causa de que los peces son el primer grupo de animales, en los cuales el sistema inmune se caracteriza por la presencia de inmunoglobulinas;
2. importancia económica, pues el conocer la respuesta inmune de los peces ayuda en la prevención y la terapia de las enfermedades infecciosas de estos organismos, lo cual repercute en la economía de las regiones donde la actividad principal es la acuicultura;
- 3) el sistema inmune de los peces se propone como bioindicador de contaminación, que refleja la causa del incremento de endo y ectoparasitosis

(Romano 1999; Zaitseva 1999).

Esto último puede servir como alerta de un impacto potencial sobre la salud humana y del ecosistema ya que las sustancias contaminantes se liberan con frecuencia a ambientes acuáticos y por una gran variedad de rutas, al final llegan a los animales terrestres y al hombre.

*Xenobióticos y respuesta inmune en peces.* La respuesta inmune de los peces es afectada por numerosos procesos que dependen de factores intrínsecos, es decir, del propio organismo y de factores extrínsecos —agentes patógenos o diferentes sustancias presentes en el medio externo. Dentro de los factores intrínsecos, que repercuten en la respuesta inmune, se pueden mencionar la variabilidad individual, la edad, el estado fisiológico, los niveles hormonales y la nutrición.

Los factores extrínsecos, que modulan la respuesta inmune de los peces, pueden ser físicos (temperatura y fotoperíodos) y químicos, compuestos tóxicos o contaminantes, representados por metales pesados, contaminantes inorgánicos y otros de origen orgánico (Ruiz et al. 2003).

Los efectos que pueden tener los contaminantes en la respuesta inmune pueden realizarse a través de la acción directa o indirecta, ya sea de los propios xenobióticos o de los productos obtenidos de su biotransformación sobre las células inmunocompetentes o modificando antígenos propios, provocando inmunotoxicidad, la cual es definida como una respuesta adversa del sistema inmune a sustancias químicas o drogas, que puede resultar en alteraciones como autoinmunidad, supresión inmune, alergia u otros estados de hipersensibilidad (Kačmár et al. 1999). Así, se observa

que los plaguicidas organofosforados inhiben enzimas serina hidrolasas o esterases en células del sistema inmune causando daño oxidativo y alteración de la transducción de señales intracelulares (Galloway et al. 2003). Los xenobióticos también alteran el sistema nervioso o endocrino, afectando de manera indirecta la respuesta inmune a través de activación del eje hipotalámico-pituitario-adrenal (HPA) y liberación de glucocorticoides. (Harris et al. 2000).

Los peces son modelo más realista para evaluar el efecto inmunotóxico de sustancias disueltas comúnmente en agua, por la razón de que la práctica de la acuicultura se realiza en ambientes con frecuencia contaminados. (Zelikoff 1994). Los organismos acuáticos expuestos a contaminantes pueden morir como resultado de la exposición o pueden tener un pobre crecimiento, lo que los hace no adecuados para el consumo humano y más susceptibles a enfermedades (Morgan et al. 2002).

Los xenobióticos afectan el sistema inmune de los peces a muy diversos niveles: desde las barreras físicas y el sistema inmune innato, hasta el sistema inmune específico. Por ejemplo, se observó que las branquias de peces muestran una secreción excesiva de *mucus* cuando hay exposición a mercurio y malatión (Lock et al. 1981; Richmonds et al. 1989).

En branquias se detectaron lesiones histológicas y ultraestructurales después de la exposición de peces a metales pesados, plaguicidas y solventes orgánicos. El impacto de las lesiones estructurales en las branquias, además de disminuir una barrera contra microorganismos, puede afectar procesos como: respiración, osmorregulación y equilibrio ácido-base (Bols 2001).

Se sabe que los metales pesados modulan diferentes mecanismos no

específicos como actividad fagocítica y lisozima sérica. Esta última se ha incrementado en peces expuestos por 30 días a cadmio, mercurio y zinc (Sánchez-Darbon et al. 1999). Los que están expuestos a galio mostraron disminución en actividad de lisozima plasmática, en concentración total de inmunoglobulinas y en actividad fagocítica (Betoulle et al. 2002).

Dado que la fagocitosis es un proceso complejo, que consta de varios pasos, los xenobióticos pueden alterar dicho proceso también a diferentes niveles. Así, se tiene que los metales como cadmio y níquel, aumentan la quimiotaxis de macrófagos y el mercurio y cadmio inhiben el estallido respiratorio (Sánchez-Darbon et al. 1999). Por otro lado, se vio que el manganeso, estimula dicho proceso en macrófagos de carpa expuestos a este metal (Cossaniri-Dunier 1988). Mientras que el níquel parece no tener efecto sobre este proceso en dichas células (Browser et al. 1994).

Los resultados de nuestro grupo de trabajo muestran disminución en la concentración de linfocitos del bazo, en el índice de linfoproliferación y en la actividad fagocítica de monocitos de tilapia expuesta *in vivo* a intoxicación aguda por acetato de plomo 0.5 y 0.7 mM en un período de 96 horas (figura 1). Lo anterior coincide con los datos que prueban la utilidad de los parámetros inmunológicos de peces como biomarcadores de contaminación acuática, siendo en nuestro estudio la concentración de esplenocitos el parámetro inmunológico más notable, fácil y económico de determinar. El plomo fue identificado en todos los tejidos, su concentración mas elevada fue determinada en vísceras y branquias. Encontramos una relación directa entre la cantidad de plomo presente en el agua y la bioacumulación de este metal en los

tejidos de la tilapia roja (*Oreochromis mossambicus*), así como con abatimiento de la respuesta inmune (Solís et al. 2002). A causa de la variabilidad genética entre los organismos de mismo género investigamos diferencias en la respuesta inmune entre las cinco especies de tilapia (*Oreochromis* spp.), y se encontró que la tilapia roja es más susceptible a los factores ambientales, por lo que la utilizamos en el estudio de intoxicación por plomo (Casas et al. 2002).

Algunos estudios muestran un efecto negativo de los plaguicidas sobre la respuesta inmune. Así se observó que el herbicida glifosato tiene un efecto negativo sobre la respuesta linfoproliferativa de células T y B de tilapia (*Oreochromis niloticus*), además, de reducir la respuesta inmune humoral (disminución de células formadoras de placas y de títulos de anticuerpos séricos) (El-Gendy 1998). Diferentes estudios han evaluado el efecto de lindano sobre parámetros inmunológicos de peces. Los resultados demuestran que dicho insecticida induce la activación de macrófagos, las concentraciones intracelulares de calcio e incrementa el estallido respiratorio, siendo estos mecanismos antimicrobianos importantes; lo que en exceso, sin embargo, podría generar sustancias tóxicas alterando células y tejidos. Además, en peces expuestos a este insecticida organoclorado se induce hipocelularidad en bazo y pronéfrs (Duchiron et al. 2002; Hart et al. 1997; Betulle et al. 2000). La exposición crónica de tilapia a concentración baja de dieldrin, diazinón y malatión induce la disminución de la actividad fagocítica y títulos de anticuerpos contra *Staphylococcus aureus* en peces inmunizados con dicha bacteria (Khalaf-Allah 1999).

Todos los datos mencionados indican que la contaminación del medio ambien-

te por diferentes sustancias, sea por el uso indiscriminado de las mismas o a través de desechos, puede afectar los procesos fisiológicos, entre ellos la respuesta inmune, esto debido a los finos procesos de activación y regulación de la misma, lo cual hace que el sistema inmune sea uno de los primeros en reflejar alteraciones del organismo a causas de xenobióticos. Además, la contaminación de los peces y otros especies acuáticas afecta a otros organismos, incluyendo al hombre, a lo largo de una cadena trófica. Dada la importancia de los estudios inmunotoxicológicos, nuestro grupo de trabajo esta desarrollando varios proyectos dentro de la línea de investigación «Inmunidad y Ambiente».

#### Literatura citada

- Bernstein, R., M. S. F. Schluter & J. J. Marchalonis.** 1998. *Immunity*. En: *The physiology of fish*. D.H. Evans. 2da ed. CRC. Press. LLC. USA. pp 215–242.
- Betouille, S., C. Duchiron & P. Deschaux.** 2000. Lindano increases in vitro respiratory burst activity and intracellular calcium levels in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) head kidney phagocytes. *Aquatic Toxicol.* **48**: 211–221.
- Betouille, S., J. C. Etienne, & G. Vernet.** 2002. Acute immunotoxicity of gallium to carp (*Cyprinus carpio* L.). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **68**: 817–823.
- Bols, N. C., J. L. Brubacher, R. C. Ganassin & L. E. J. Lee.** 2001. Ecotoxicology and innate immunity in fish. *Dep.*

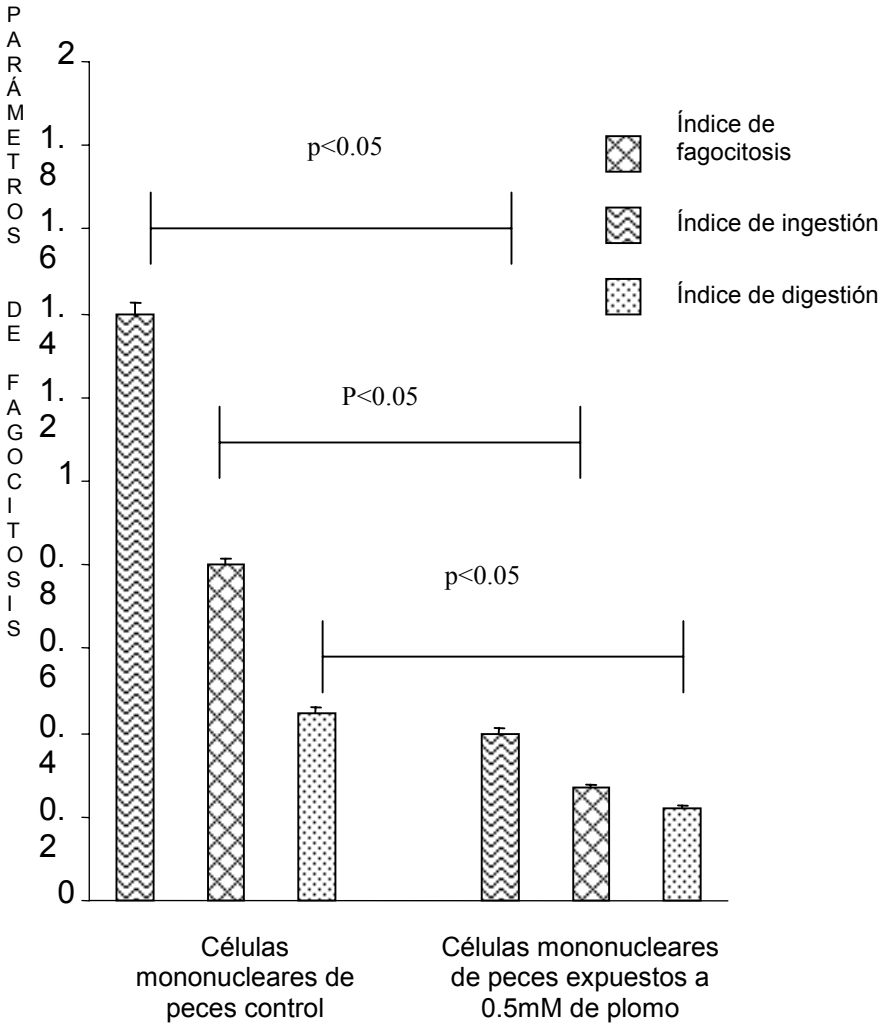
- Comp. Immunol.* **25**: 853–873.
- Browser, D.H., K. Frenkel & J.T. Zelikoff.** 1994. Effect of *in vitro* nickel exposure on the macrophage-mediated immune functions of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **52**: 367–373.
- Casas, S., A. Santerre, G. Zaitseva, y S. R. León.** 2002. Estudio comparativo de la respuesta inmune de cinco taxa de tiapia (*Oreochromis niloticus*, *O. aureus*, *O. mossambicus*, *O. niloticus* rocky mountain y *O. niloticus* stirling). *Avances en la investigación científica en el CUCBA. XIII Semana Nacional de Investigación Científica*. Pp. 55–56.
- Cossaniri-Dunier, M.** 1988. Effect of manganese ions on the immune response of carp, (*Cyprinus carpio*) against *Yersinia ruckeri*. *Dev. Comp. Immunol.* **12**: 573–579.
- Dörükü, M. & A. Girgin.** 2001. The effect of cypermethrin on some haematological parameters of *Cyprinus carpio*. *Aquaculture Int.* **9**: 183–187.
- Duchiron, C., S. Reynaud, & P. Deschaux.** 2002. Lindane-induced macrophages activating factor (MAF) production by peripheral blood leukocytes (PBL'S) of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): involvement of intracellular cAMP mobilization. *Aquatic Toxicol.* **56**: 81–91.
- El-Gendy, K.S., N. M. Aly & A. H. El-Sabae.** 1998. Effect of edifenphos and glyphosate on the immune response and protein biosynthesis of polti fish (*tilapia nilotica*). *J. Environ. Sci. Health. B.* **33**: 135–149.
- Fernández, A.B., I. de Blas e I. Ruiz.** 2002. El sistema inmune de los teleosteos (1); células y órganos. *Aquatic.* **16**: 1–15.
- Galloway, T. & R. Handy.** 2002. Immunotoxicity of organophosphorus pesticides. *Ecotoxicol.* **12**: 345–363.
- Harris, J. & D. Bird.** 2000. Modulations of the fish immune system by hormones. *Vet. Immunol. Immunopathol.* **77**: 163–176.
- Hart, L., S. Smith, B. Smith, J. Robertson & S. Holladay.** 1997. Exposure of tilapia fish to the pesticide lindano results in hypocellularity of the primary hematopoietic organ (pronephros) and the spleen without altering activity of phagocytic cells in these organs. *Toxicol.* **118**: 211–221.
- Jenkins, F., J. Smith, B. Rajanna, U. Shameem, K. Umadevi, V. Sandhya & R. Madhavi.** 2003. Effect of sublethal concentrations of endosulfan on hematological and serum biochemical parameters in the Carp *Cyprinus carpio*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **70**: 993–997.
- Kačmár, P., J. Pistl & I. Mikula.** 1999. Immunotoxicology and veterinary medicine. *Acta. Vet. Brno.* **68**: 57–79.
- Khalaf-Allah, S.** 1999. Effect of pesticide water pollution on some haematological, biochemical and immunological parameters in *Tilapia nilotica* fish. *Dtsch. Tierarztl Wochenschr.*

- 106: 67-71.
- Khan, R. A & J. Thulin.** 1991. Influence of pollution on parasites of aquatic animals. *Adv. Parasitol.* **30**: 201-238.
- Morgan, E. R., M. W. Brunson.** 2002. Toxicities of agricultural pesticides to selected aquatic organisms. *Southhern regional aquaculture center.* Publication 4600.
- Roiit I., J. Brostoff & D. Male.** 2001. *Immunology.* 5 ed. Ed. Mosby. 15.10-15.15 pp.
- Romano, L. A.** 1999. Bioindicadores de contaminación acuática en peces. *Aquatic.* 1999. N°7, 1-10 pp.
- Ruiz, I., A. B. Fernández e I. de Blas.** 2003. El sistema inmune de los teleósteos (IV): Principales factores que afectan la respuesta inmune. *Aquatic* **19**: 1-7.
- Sanchez-Dardon, J., I. Voccina, A. Hontela, S. Chlmonczyk, M. Dunier, H. Boermans, B. Blakely & M. Fournier.** 1999. Immunomodulation by heavy metals tested individually or in mixtures in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) exposed in vivo. *Environ. Toxicol. Chem.* **18**: 1492-1497.
- Saxena, K.K., & N. Seth.** 2002. Toxic effects of cypermethrin on certain hematologic aspect of fresh water fish *Channa punctatus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **69**: 364-369.
- Sinha, N., D. Narayan & K. Saxena.** 1997. Effect of endosulfan on the testis of grownig rats. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **58**: 79-86.
- Smits, J. E., K. J. Fernie, G. R. Bortolotti & T. A. Marchant.** 2002. Thyroid hormone supression and cell-mediated immunomodulation in American Krestrels (*Falco Sparverius*) exposed to PCBs. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **43**: 338-344.
- Solís, R. & G. Zaitseva.** 2002. Estudio del efecto del plomo *in vivo* en la respuesta inmune de la tilapia roja (*Oreochromis mossambicus*). *Avances en la investigación científica en el CUCBA.* XIII Semana Nacional de Investigación Científica. Pp. 255- 257.
- Vosyliné, M. S.** 1999. The effect of heavy metals on hematological indices of fish. *Acta. Zool. Lituanica. Hydrobiol.* **9**: 76-82.
- Zaitseva, G. & R. Solis-Zamora.** 1999. Parámetros inmunológicos de tilapia (*Sarotherodon* sp.) como bioindicador de contaminación por metales pesados en el lago de Chapala. *De VinCi* **1**: 51-53.
- Zelikoff, J. T.** 1994. *Fish immunotoxicology.* En: Dean, J. H., M. I. Luster, A. E. Munson & I. Kimber. Immunotoxicology and immunopharmacology. New York: Raven Press. Pp. 71-96.

Recibido el 16 de junio de 2004

Aceptado el 14 de octubre de

2004



**Fig.1.** Efecto de la intoxicación aguda por plomo sobre el índice de fagocitosis, índice de ingestión e índice de digestión en células mononucleares de tilapia (*O. niloticus*). Las barras representan el promedio de cada parámetro y el error estándar (n=10).

## Las especies silvestres de *Phaseolus* L. (Fabaceae) en la cuenca de los ríos Verde y Santiago y Nevado de Colima, del Occidente de México

Rogelio Lépiz Ildefonso<sup>1</sup>, Raymundo Ramírez Delgadillo<sup>2</sup>, José de Jesús Sánchez González<sup>1</sup>, José Ariel Ruiz Corral<sup>3</sup> y Daniel Debouck<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Instituto para el Manejo y Aprovechamiento de los Recursos Fitogenéticos, Departamento de Producción Agrícola, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, km 15.5 Carretera Guadalajara a Nogales, Zapopan, 45110, Jalisco. Correo-e: rlepiz@cucba.udg.mx

<sup>2</sup>Instituto de Botánica, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.

<sup>3</sup>Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro (CIRPAC), Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Correo-e: ruiz.ariel@inifap.gob.mx

<sup>4</sup>Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Recta Cali-Palmira, Valle del Cauca, Colombia. Correo-e: d.debouck@cgiar.org

**Resumen:** La región Occidente de México, aunque reconocida por su diversidad de especies silvestres del género *Phaseolus* L. (Fabaceae) y por ser posible centro de origen y domesticación del frijol común, ha sido explorada en forma parcial y no siempre de manera sistemática. Se informa de la existencia de 29 especies en la región, pero en el banco de germoplasma de INIFAP únicamente existen muestras de semilla de diez especies de frijol silvestre. Si se considera lo anterior y la creciente reducción de la variabilidad genética por causas antropocéntricas, se decidió hacer exploración y colección de especies de *Phaseolus* silvestre en algunas regiones con antecedentes de diversidad. Las expediciones durante el otoño invierno 2003-2004, se centraron en dos regiones: cuenca de los ríos Verde y Santiago y Nevado de Colima. En la cuenca de los ríos Verde y Santiago, se exploraron trece transectos o rutas transversales, iniciando en la parte alta de los Altos de Jalisco, para terminar en la región de la desembocadura del río en Santiago Ixcuintla, Nayarit; en el Nevado de Colima, se recorrió una ruta de ascenso por la ladera nororiental. Se realizó una primera visita entre octubre y noviembre para identificar las especies existentes y recolectar muestras de herbario y en la segunda ocasión, en enero y febrero, para coleccionar semillas. Cada uno de los sitios está georeferenciado y se cuenta con una base de datos. En la cuenca de los ríos Verde y Santiago se localizaron e identificaron once especies (*Phaseolus vulgaris*, *Ph. coccineus*, *Ph. lunatus*, *Ph. acutifolius* var. *acutifolius*, *Ph. acutifolius* var. *tenuifolius*, *Ph. maculatus* subsp. *ritensis*, *Ph. rotundatus*, *Ph. microcarpus*, *Ph. micranthus*, *Ph. leptostachyus*, *Ph. parvifolius*) y seis especies en el Nevado de Colima (*Ph. vulgaris*, *Ph. albescens*, *Ph. leptostachyus*, *Ph. coccineus*, *Ph. pedicellatus* y *Ph. nudosus*). En total, se encontraron catorce especies de frijol silvestre en las dos regiones exploradas y se coleccionaron 53 muestras de semilla. Las especies de mayor

distribución y con poblaciones de mayor tamaño, fueron *Ph. vulgaris*, *Ph. acutifolius* var. *acutifolius*, *Ph. lunatus* y *Ph. microcarpus*; entre éstas, *Ph. vulgaris* exhibe una variación fenotípica notable. El frijol *Ph. lunatus* aunque se encontró en alturas de 1,249 metros sobre el nivel del mar (msnm), muestra su mayor distribución en áreas bajas, cercanas al nivel del mar. La presencia de *Ph. coccineus* y *Ph. leptostachyus* también es importante, pues son taxones que se ubican en partes intermedias y altas, en bosques de encino y pino de baja densidad. Por su parte *Ph. pedicellatus* y *Ph. nudosus*, se localizaron en los sitios de más altura donde se puede encontrar frijol, i.e. entre los 2,396 y 2,445 msnm en el Nevado de Colima. Además, se observó mayor frecuencia de especies y dimensiones de las poblaciones en el lado sur de la cuenca de los ríos Verde y Santiago, así como la localización de las especies silvestres en sitios protegidos, de difícil acceso a las actividades agrícolas y ganaderas.

**Abstract:** While western Mexico is known for native species of *Phaseolus* L. (Fabaceae), and could be the original center of domestication for dried bean use, the area has not been completely nor systematically explored. Here 29 species are reported for the region, although the INIFAP seed bank holds specimens of only 10 native species. With this in mind and taking into account the reduced genetic variability due to anthropocentric activities, a study was begun to explore and collect *Phaseolus* in regions previously recognized for diversity in this genus. During the fall to winter season of 2003–2004, the Verde-Santiago river watershed and Nevado de Colima were visited. Thirteen transects or transverse routes were explored in the Verde-Santiago watershed which initiated in Los Altos de Jalisco and terminated in Santiago Ixcuintla, Nayarit where the Santiago river empties into the Pacific Ocean. In the Nevado de Colima an ascending route was followed along the northeastern slope. Field collections of plants specimens were made in October and November while seeds were collected in the second visits during January and February. A data base for each site includes satellite reference position. A total of eleven species were found in the Verde-Santiago watershed: *Phaseolus vulgaris*, *Ph. coccineus*, *Ph. lunatus*, *Ph. acutifolius* var. *acutifolius*, *Ph. microcarpus*, *Ph. micranthus*, *Ph. leptostachyus*, *Ph. parvifolius*. Only six species were encountered in the Nevado de Colima: *Phaseolus vulgaris*, *Ph. albescens*, *Ph. leptostachyus*, *Ph. coccineus*, *Ph. pedicellatus* and *Ph. nudosus*. There were 14 species altogether and 53 samples of seeds were collected. *Phaseolus vulgaris*, *Ph. acutifolius* var. *acutifolius*, *Ph. lunatus* and *Ph. microcarpus* had the largest populations and *Ph. vulgaris* had great phenotypic variability. The distribution of *Ph. lunatus* is usually near sea level but was also found at 1,249 m. *Phaseolus coccineus* and *Ph. leptostachyus* occur occasionally in areas of intermediate or high elevation with oak and pine forests. On the other hand, *Phaseolus pedicellatus* and *Ph. nudosus* grow in the highest sites, between 2,396 and 2,445 m in the Nevado de Colima. Additionally, the greatest frequency and size of *Phaseolus* communities were encountered on the south slopes of the Verde-Santiago watershed as well as in sites protected from agricultural and

grazing activities by difficult access.

### Antecedentes

México, por su posición geográfica en el Continente Americano, por su variada topografía y su diversidad climática, alberga una extraordinaria diversidad biológica. En este megacentro de diversidad, se han originado y domesticado varias especies que ahora son cultivos de gran importancia continental y mundial; uno de estos es el frijol (Ortega Pazcka et al. 2003). En nuestro país, en la segunda mitad del siglo pasado se aplicaron grandes esfuerzos en coleccionar, conservar y utilizar los recursos fitogenéticos; como resultado, la variabilidad genética de las formas cultivadas de frijol (*Phaseolus vulgaris*, *Ph. coccineus*, *Ph. lunatus*, *Ph. acutifolius* y *Ph. polyanthus*) está bien representada en los bancos de germoplasma, no así la de sus parientes silvestres, los que no exceden el 10% del total de las accesiones existentes (Cárdenas et al. 1996).

La región Occidente de México se reconoce por su diversidad de especies silvestres de *Phaseolus* (McVaugh 1987; Freytag and Debouk 2002) y por ser posible centro de origen y domesticación del frijol común (Gepts and Debouk, 1991). De acuerdo con la información del Catálogo del Banco de Germoplasma de *Phaseolus* del INIFAP, sólo existen en el banco genético de frijol muestras de semilla de diez especies silvestres del género *Phaseolus* de las 29 que se han reportado para la región occidente (Freytag and Debouk, 2002), y trece colecciones de *Phaseolus vulgaris* silvestre procedentes del estado de Jalisco (Cárdenas et al. 1996). Además, en años recientes se describieron dos especies nuevas: *Phaseolus albescens* del Nevado de Colima

(Ramírez-Delgado y Delgado-Salinas 1999) y *Ph. rotundatus* de la cuenca del Río Verde (Freytag and Debouk, 2002). Por otra parte, entre las formas silvestres del frijol común (*Ph. vulgaris*), existe una considerable variabilidad que se muestra en caracteres como la longitud y anchura de la vaina, el número de semillas por vaina, tamaño de semilla, tipos de faseolina, textura del hipocotilo, tamaño y forma de las bractéolas y diferencia de días a la madurez (Gepts and Debouk 1991; Lépiz et al. 2004).

En contraparte, en la región Occidente de México se está produciendo una creciente destrucción y fragmentación de los ecosistemas naturales, procesos que tienen como consecuencia la pérdida irreparable de la variabilidad genética. Ésta es la base del desarrollo de nuevos cultivares que podrían asegurar a futuro cantidades estables y suficientes de alimentos (Hawkes et al. 2000).

De acuerdo con lo anterior, profesores investigadores del Instituto para el Manejo y Aprovechamiento de los Recursos Fitogenéticos (IMAREFI) de la Universidad de Guadalajara, con el apoyo económico brindado por el Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos (SINAREFI) a través del Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS) de la Secretaría de Agricultura, Ganadería Desarrollo Rural, Pesca y alimentación (SAGARPA), decidieron unir esfuerzos en una primera etapa para explorar, localizar, coleccionar y preservar *ex situ* muestras de especies de *Phaseolus* silvestre, en las cuencas de los ríos Verde y Santiago y Nevado de Colima.

### Objetivo general

Contribuir al conocimiento y preservación del germoplasma silvestre del género *Phaseolus* en la región Occidente de México.

### Objetivos específicos

1. Explorar, localizar y coleccionar muestras de herbario y semilla de especies silvestres del género *Phaseolus*, en la cuenca de los ríos Verde y Santiago y Nevado de Colima.
2. Documentar y preservar *ex situ* el germoplasma de *Phaseolus* silvestre recolectado.

### Materiales y métodos

En una primera etapa, se decidió explorar dos regiones con antecedentes importantes en diversidad de especies de *Phaseolus* silvestre: la cuenca de los ríos Verde y Santiago y estribaciones del Nevado de Colima (McVaugh 1987; Freytag and Debouck 2002). En la primera región, se definieron 12 transectos o rutas transversales a la cuenca, iniciando en la parte más alta ubicada en los Altos de Jalisco (1700 msnm) y terminando en la desembocadura del Río Santiago (4 msnm). En las rutas transversales, la exploración se inició en la parte alta, se descendió hasta cruzar el río y de nueva cuenta se ascendió. Es decir, se exploraron rutas transversales de diferentes altitudes a lo largo de la cuenca y también sitios con diferentes altitudes en cada ruta o transecto. En pocos sitios fue imposible cruzar el río. Además, se exploró una ruta paralela a la cuenca, también con gradientes de altitud: los márgenes de la carretera libre internacional de Plan de Barrancas. Por otra parte, en el Nevado de

colima se exploró una ruta de ascenso por el lado nororiental, desde la base del nevado a los 1,780 msnm, hasta los 2,600 metros, siguiendo el camino al Parque Nacional del Nevado.

Los viajes de exploración se llevaron a cabo en los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2003. Se escogió este período del año por la razón de que las diferentes especies de frijol se encuentran en etapa vegetativa-reproductiva, permitiendo observar las hojas, flores y vainas, órganos que presentan características propias y distintivas de cada especie. Por igual, en la etapa de floración es más fácil localizar a las diversas especies de frijol silvestre que crecen entre la maleza, los arbustos y árboles.

La colección de muestras de herbario se realizó en la etapa de exploración, época en que se pudieron conseguir ejemplares con hojas y flores. Se prepararon exsiccatae sobre todo de aquellas especies poco conocidas o de especies recientemente descritas. Por lo que respecta a la colección de semilla, aunque se inició de manera incipiente en diciembre de 2003, el trabajo se intensificó en los meses de enero y febrero de 2004. El procedimiento consistió en regresar a los sitios ya identificados, donde una especie en particular durante la etapa de exploración mostró mayor población y recoger vainas de varias plantas cercanas, hasta completar en lo posible un número mayor a cien.

Cada uno de los sitios con presencia de alguna especie silvestre de *Phaseolus*, se georeferenció. También se recabó información básica del tipo de suelo y vegetación en cada uno de los sitios donde en la etapa de exploración se encontraron especies silvestres de frijol. Igualmente, se hicieron fotografías digitales de las especies creciendo *in situ* y de algunas de sus principales

características (Guarino and Friis-Hansen 1995; Hawkes et al. 2000). En el laboratorio durante los primeros meses de 2004 se complementó la información relativa a las características de los frutos y semilla.

## Resultados y discusión

Se exploraron la cuenca de los ríos Verde y Santiago y las faldas del Nevado de Colima y se recorrieron trece transectos en los ríos y uno en el Nevado de Colima. En las áreas exploradas se encontraron 69 sitios con presencia de una o más especies en donde se colectaron 53 muestras de semilla y se identificaron catorce especies de *Phaseolus* (Cuadros 1 y 2). Fue inesperado encontrar en la cuenca de los ríos a *Ph. maculatus* subsp. *ritensis* y a *Ph. micranthus* a causa de que no existían registros en la literatura publicada (McVaugh 1987; Freytag and Debouck 2002). Por otra parte, no se encontraron *Ph. pauciflorus* (en el área de Yahualica, Jalisco), *Ph. venosus* (de Nochistlán, Zacatecas), *Ph. jaliscanus* (cerro de tequila, Jalisco) y *Ph. campanulatus* (Ixtlán del río y Ahuacatlán, Nayarit). Estas especies y sitios, fueron documentados por Freytag y Debouck (2002).

En la parte más alta de la cuenca del Río Verde, en el transecto Jalostotitlán-Teocaltiche a una altura promedio de 1,700 msnm, no se encontraron especies de frijol. Si se consideran las condiciones del área y los informes en la literatura, se esperaría encontrar a *Phaseolus coccineus*, *Ph. vulgaris* y *Ph. venosus*. En esta ruta el terreno es de lomeríos y se observó pastoreo muy intenso; igualmente los taludes del río están poco desarrollados y son de fácil acceso para el ganado. Estos aspectos parecen explicar el resultado señalado en esta ruta; es

decir, tal vez el ganado ha diezmando las poblaciones existentes de *Phaseolus* y de allí la dificultad para encontrarlas.

En todas las demás rutas exploradas, se encontraron especies de frijol silvestre, habiendo diferencias marcadas entre ellas por el número y especies encontradas. Las rutas con mayor riqueza de especies, frecuencia y tamaño de poblaciones, son la carretera Tepatitlán – Yahualica (siete especies), la carretera Guadalajara – Zacatecas (cuatro especies), el camino Magdalena – Hostotipaquillo – La Yesca (cinco especies) y la ruta del Nevado de Colima con seis especies (Cuadro 1.)

Entre las especies de mayor presencia y distribución en las dos regiones exploradas, destacan *Phaseolus vulgaris* (29 sitios), *Ph. acutifolius* var. *acutifolius* (28 sitios), *Ph. lunatus* (10 sitios) y *Ph. microcarpus* (10 sitios). La presencia de *Ph. leptostachyus* y *Ph. coccineus*, también es importante con siete y cinco sitios respectivamente. Por otra parte, se encontraron especies con presencia en un solo sitio, como *Ph. albescens* y *Ph. nudosus* en el Nevado de Colima y *Ph. maculatus* subsp. *ritensis* en el Río Verde y *Ph. micranthus* en la ruta Amatitán – Santa Rosa – El Salvador. De acuerdo a Freytag and Debouck (2002) *Ph. maculatus* subsp. *ritensis* y *Ph. micranthus*, están fuera de su principal área de distribución, lo cual explica la poca frecuencia encontrada en el presente trabajo. En los casos de *Ph. albescens* y *Ph. rotundatus*, son taxones con distribución muy limitada, pues la literatura señala sólo otro sitio más en cada caso (Freytag and Debouck 2002).

En lo que respecta a la altitud y especies encontradas en la cuenca de los ríos Verde y Santiago, se puede señalar que las subespecies de *Phaseolus acutifolius* tienen en conjunto la mayor área de distribución, encontrándose desde los

1700 msnm en la parte alta, hasta los 673 msnm en la ruta Amatitán – Santa Rosa – El Salvador. En segundo lugar está *Ph. vulgaris*, encontrado desde los 1700 msnm en Nochistlán – Mexitacán, hasta los 889 m en la ruta Amatitán - Santa Rosa; es importante señalar que *Ph. vulgaris* se encontró a 2239 msnm en el Nevado de Colima. En esta especie se pudo apreciar gran variabilidad fenotípica en caracteres como color de flor, longitud y anchura de vainas, número de granos por vaina y en tamaño y color de semilla, como lo informan Gepts and Debouck (1991) y Lépiz et al. (2004). Otra de las especies con adaptación a diferentes alturas, es *Ph. microcarpus*, el cual se encontró desde los 1,612 msnm en la carretera Tepatitlán - Yahualica, hasta los 838 metros en la ruta de Plan de Barrancas. Por lo que toca a *Ph. lunatus* también de amplia distribución altitudinal, como se esperaba, se encontró en las partes más bajas y húmedas, desde los 1,249 msnm en la ruta Guadalajara – Zacatecas, hasta los 4 metros, i.e. casi al nivel del mar, en la desembocadura del Río Santiago.

*Phaseolus coccineus* y *Ph. leptostachyus*, se observaron con alguna frecuencia en las dos regiones exploradas, sobre todo en las partes intermedias y altas. *Ph. leptostachyus* está presente al inicio de las faldas de las montañas entre bosques abiertos de encino y pino (1,400 a 1,975 msnm) y *Ph. coccineus* en las partes de mayor altitud: de 1,975 a 2,094 metros en Tepatitlán - Yahualica y de 1,800 a 2,098 msnm en el Nevado de Colima, igualmente entre bosques de encino y pino de poca densidad. También es importante señalar que *Ph. pedicellatus* y *Ph. nudosus*, se localizan en los sitios de mayor altitud en donde se encontró frijol silvestre; en el Nevado de Colima, a 2,396 y 2,445 msnm, respectivamente. Estas dos especies de

frijol crecen en ambientes húmedos y de sombra, en el bosques de pino y encino.

En adición, a todo lo largo de la cuenca de los ríos Verde y Santiago con dirección aproximada de oriente a poniente, se pudo apreciar la mayor presencia de especies con poblaciones de grandes dimensiones en el lado sur del río. La parte sur de éste muestra, en general, un desarrollo vigoroso de la vegetación (maleza, arbustos y árboles) y en la estación de otoño invierno recibe menos insolación; estas dos condiciones, favorecen una mayor disponibilidad de humedad al final del ciclo del frijol y posiblemente este efecto explica la mayor frecuencia de especies de *Phaseolus* en el lado sur de la cuenca.

También se pudo observar que las poblaciones de las diferentes especies de frijol silvestre, se localizan en áreas donde no se practica agricultura y en sitios donde el ganado difícilmente puede llegar. Es decir, el frijol «sobrevive» en aquellos sitios de difícil acceso, como laderas inclinadas, escarpadas y/o pedregosas; en paredones, cortes de caminos o carreteras viejas; en cercos de piedra o alambre, trepando o entre arbustos espinosos, etcétera. Estas observaciones muestran que las poblaciones de frijol silvestre en la mayoría de los casos, están «refugiadas» en sitios de difícil acceso, en donde las actividades de orden antropocéntrico tienen poco interés. Igualmente, son un indicador de la reducción que han sufrido las poblaciones silvestres en las áreas abiertas al cultivo y a la ganadería.

#### Literatura citada

- Cárdenas R., F., Muruaga M., J.S. y J. Acosta G. 1996. Catalogo del Banco de Germoplasma de *Phaseolus* del INIFAP. México.

- Delgado Salinas, A., A. Bonet and P. Gepts.** 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. In: P. Gepts, ed., Genetic resources of *Phaseolus* beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Freytag, G. and D. Debouck.** 2002. Taxonomy, Distribution and Ecology of the Genus *Phaseolus* in North America, Mexico and Central America. BRIT. USA.
- Gepts, P. And D. Debouck.** 1991. Origen, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: Schoonhoven, A. Van and O. Voysest, eds. Common bean research for crop improvement. CAB. International.
- Guarino, L. and E. Friis-Hansen.** 1995. Collectin Plan Genetic Resources and Documenting. In: Guarino, L., V. Ramanatha and R. Reid, eds. Collecting plant Genetic Diversity. CAB. International.
- Hawkes, J. G., N. Maxted and B. V. Ford-Lloyd.** 2000. The exsitu conservation of plant genetics resources. Kluwer Academic Publishers.
- Lépiz Ildefonso, R., R. Ramírez Delgado, J. J. Sánchez González, J. A. Ruiz Corral y D. Debouck.** 2004. Variabilidad fenotípica en *Phaseolus vulgaris* L. silvestre en el Occidente de México. Memoria XX Congreso Nacional de Fitogenética. Toluca, Estado de México. 19–24 de septiembre de 2004.
- McVaugh, Rogers.** 1987. Flora Novogaliciana. A descriptive Account of the Vascular Plants of Western Mexico. Volumen 5. Leguminosae. The University of Michigan Press.
- Ramírez-Delgado, R. and A. Delgado Salinas.** 1999. A new species of *Phaseolus* (Fabaceae) from west-central Mexico. *Sida* 18(3):637–646.
- Ortega Paczka, R., M. A. Martínez Alfaro y J. J. Sánchez González.** 2003. Recursos Fitogenéticos Autóctonos. In: Ramírez, P., R. Ortega, A. López, F. Castillo, M. Livera, F. Rincón y F. Zavala (eds.). Recursos Fitogenéticos de México para la Alimentación y la Agricultura. Informe Nacional. SNICS, SOMEFI, México.

Cuadro 1. Rutas de exploración de *Phaseolus* y resultados.  
CUCBA, UdG, 2004

Rutas de exploración y alturas sobre el cruce del río	Sitios con frijol	Especies encontradas	Muestras de herbario	Colecciones de semilla
A. CUENCA RÍO VERDE - RÍO SANTIAGO				
Ruta 1. Jalostotitlán – Teocaltiche (Parte alta del Río Verde). 1,700 msnm	0	Ninguna	0	0
Ruta 2. Nochistlán - Mexitacán – Cañadas de Obregón. 1,600 msnm	3	<i>Ph. acutifolius</i> var. <i>tenuifolius</i> <i>Ph. leptostachyus</i> <i>Ph. vulgaris</i>	2	0

Ruta 3. Carretera Tepatitlán Yahualica. 1,505 msnm	10	<i>Ph. coccineus</i> <i>Ph. leptostachyus</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>tenuifolius</i> <i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. microcarpus</i> <i>Ph. rotundatos</i> <i>Ph. maculatus</i> subsp. <i>ritensis</i>	6	11
Ruta 4. Autopista Guadalajara - Zapotlanejo. 1,500 msnm	2	<i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. microcarpus</i> <i>Ph. parvifolius</i>	2	2
Ruta 5. Carretera Guadalajara - Zacatecas (Camachos). 1,015 msnm	7	<i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>tenuifolius</i> <i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. lunatus</i>	3	5
Ruta 6. Carretera Guadalajara - Colotlán (Barranca de San Cristóbal). 832 msnm	8	<i>Ph. leptostachyus</i> <i>Ph. parvifolius</i> <i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i>	4	8
Ruta 7. Amatitán - Santa Rosa - El Salvador. 673 msnm	7	<i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i> <i>Ph. micranthus</i> <i>Ph. vulgaris</i>	3	4
Ruta 8. Tequila - La Toma. Parte más baja. 1,046 msnm*	5	<i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i> <i>Ph. lunatus</i>	2	5
Ruta 9. Carretera Magdalena - Hostotipaquillo - La Yesca. Parte más baja: 858 msnm*	4	<i>Ph. microcarpus</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i> <i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. parvifolius</i> <i>Ph. lunatus</i>	2	4
Ruta 10. Ixtlán del Río - Magdalena (Plan de Barrancas). Parte más baja. 830 msnm*	6	<i>Ph. microcarpus</i> <i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i> <i>Ph. vulgaris</i>	4	3
Ruta 11. Carretera Jala (1037 msnm) - Santa Fe	2	<i>Ph. vulgaris</i>	0	2
Ruta 12. Carretera Tepic - Aguamilpa. 251 msnm	3	<i>Ph. lunatus</i>	1	0
Ruta 13. Área San Blas - Santiago Ixcuintla, Nayarit. 4	3	<i>Ph. lunatus</i>	0	1

msnm				
B. NEVADO DE COLIMA				
Ruta 14. Ciudad Guzmán – Nevado de Colima. De 1,780 a 2,600 msnm	9	<i>Ph. albescens</i> <i>Ph. leptostachyus</i> <i>Ph. vulgaris</i> <i>Ph. coccineus</i> <i>Ph. pedicellatus</i> <i>Ph. nudosus</i>	4	7
TOTAL	69	14 especies	36	52

\* Rutas donde no se cruzó el río. La altura corresponde a la parte más baja del transecto donde se encontró *Phaseolus*.

CUADRO 2. Total de especies de *Phaseolus* encontradas y sitios con presencia de cada una de ellas. CUCBA, UdG, 2004

Especie	Sitios con Presencia de <i>Phaseolus</i>	Número de colec- ciones de semilla
<i>Ph. vulgaris</i>	29	21
<i>Ph. acutifolius</i> var. <i>acutifolius</i>	28	11
<i>Ph. lunatus</i>	10	2
<i>Ph. microcarpus</i>	10	3
<i>Ph. leptostachyus</i>	7	1
<i>Ph. acutifolius</i> var. <i>tenuifolius</i>	6	3
<i>Ph. coccineus</i>	5	3
<i>Ph. parvifolius</i>	3	2
<i>Ph. rotundatus</i>	3	2
<i>Ph. pedicellatus</i>	2	1
<i>Ph. maculatus</i> subsp. <i>ritensis</i>	1	1
<i>Ph. micranthus</i>	1	1
<i>Ph. albescens</i>	1	1
<i>Ph. nudosus</i>	1	1
TOTAL	107	53

\*En algunos sitios se encontró más de una especie.



## Efectos del cambio de uso del suelo sobre la composición química de éste en un bosque nuboso de Ecuador

Jörg Hilpmann<sup>1,2</sup>, Mengistu Abiy<sup>1</sup> y Franz Makeschin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidad Técnica de Dresde, Alemania. Correo-e: jorge\_hilpmann@yahoo.es; mabiy@gmx.de; makesch@forst.tu-dresden.de

<sup>2</sup> intercambio académico en el Departamento de Producción forestal de Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

**Resumen:** La creciente transición de áreas boscosas a agricultura a escala mundial causa graves cambios en el flujo y abastecimientos de elementos en los suelos. El presente trabajo se realizó en un bosque nuboso del Sur de Ecuador a finales de 2001 para determinar los cambios en las características químicas y físicas de los suelos en pastizal, sucesión y bosque natural. Los resultados muestran un cambio pronunciado en la carga de los cationes intercambiables y el valor pH en los suelos de pastizal a causa de las quemaduras repetidas y la fertilización. También, se redujo el abastecimiento de carbón que está disponible a mediano plazo ( $C_{org(HWC)}$ , carbón soluble en agua caliente) mientras que el carbón total no mostró un cambio destacado entre los usos de suelo. Tampoco, se notó una modificación en la densidad del suelo después de haber aprovechado el pastizal, que se contraponen a los resultados encontrados en otros estudios en el mismo ecosistema.

Palabras claves: *cambio uso del suelo, bosque nuboso, abastecimiento de carbón, soluble carbón*

**Abstract:** Forest conversion into pasture causes strong changes in fluxes of elements and element storage in soils. In 2001, we examined physical and chemical changes in pasture, succession and forest soils of a cloud forest ecosystem. Our results showed an evident shift in base saturation and pH values in pasture soils due to cyclic grass-burning and animal excrements. In addition, hot soluble carbon stocks declined after long-term pasture management while total carbon stocks did not differ significantly between pasture and forest soils. Furthermore, we did not identify differences in soil density in the investigated sites as is reported commonly in other studies after forest conversion into pasture.

**Zusammenfassung:** Die zunehmende Überführung von Waldökosystemen auf globaler Ebene verändert erheblich Stoff- und Elementflüsse sowie die Menge gespeicherter Nährelemente im Boden. In der vorliegenden Studie wurden physikalische und chemische Eigenschaften von Böden eines Bergregenwald-ökosystems unter Weideland, anfänglicher Sukzession und Naturwald untersucht. Unsere Ergebnisse zeigen klare Unterschiede in den pH-Werten und Basensättigungen zwischen den Weideland- und Waldflächen auf. Langjährige Weidelandnutzung reduzierte die heißwasserlöslichen

Kohlenstoffvorräte beträchtlich, während die totalen Kohlenstoffvorräte keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Landnutzungen erkennen lassen. Letzteres ist verantwortlich dafür, daß sich die untersuchten Böden hinsichtlich Bodenverdichtung nicht signifikant unterscheiden.

## Introducción

Las áreas boscosas de los países en vía de desarrollo han disminuido globalmente de 1980 a 1995 a alrededor de 200 mil hectáreas, lo cual corresponde al 10% de su extensión total (FAO 2001). A causa de la creciente transformación de los bosques a zonas agrícolas y de pastoreo la cantidad de carbono global en la atmósfera aumenta de manera continua. Este proceso ha generado, a su vez, un gran interés por parte de los estudiosos de las ciencias del suelo, porque se presenta una disminución en el contenido de carbono en suelos, aparte de liberación de carbono almacenado en su biomasa. ¿Cómo cambian las características químicas de los suelos dependiendo de su manejo? ¿Puede el establecimiento de pastizales generar a largo plazo una producción o una disminución de carbono en el suelo? ¿Cómo cambia la calidad de la materia orgánica? Estos son algunas de las preguntas que se analizarán en este estudio.

Hasta ahora no existen conocimientos suficientes en la franja de bosques nubosos (conocido en México con nombre de "Bosque mesófilo de montaña"), en cuanto al cambio del ciclo de carbono en ese ecosistema; mientras que ya se cuentan con experimentos básicos en los bosques de las tierras bajas. La transición de bosques a zona agrícola a través de la quema del material libera ingentes cantidades de carbono, tanto de la biomasa como de los suelos. El pastoreo extensivo a largo plazo, puede rehabilitar la materia orgánica en los suelos tropicales (Neill et al. 1997a). En la actualidad

no se conoce si la extensión global conduzca a un almacenamiento superior o menor en los suelos. En la literatura se pudieron encontrar resultados ambivalentes en el contenido de carbono, desde incrementos (Brown & Lugo 1990, Neill et al. 1997b) hasta pérdidas (Veldkamp 1994, Rhoades et al. 2000). Por lo general, el abastecimiento de carbón en suelos disminuye más cuando el bosque se transforma en áreas de cultivo que en pastoreo (Brown & Lugo 1990, Rhoades et al. 2000).

## Metodología

El área de estudio se localiza en la Cuenca de Río San Francisco en la Cordillera Occidental de Ecuador en la Provincia Zamora-Chinchipec a una latitud de 3°58' S y una longitud de 79°04' E (Figura 1). La precipitación promedio anual es de 2,360 mm, y se presenta en los meses junio y julio la máxima precipitación (250–300 mm). La temperatura media anual oscila entre 15° y 17°C. De acuerdo a la clasificación de Köppen, el área de estudio se ubica en transición de tierra templada a tierra fría. Bajo la condición de la alta humedad y las pendientes expuestas, los derrumbes y deslizamientos determinan la dinámica natural de bosques nubosos en esta región (Stoyan 1999). Esta problemática se agudiza con los cambios en el uso del suelo como ha ocurrido desde hace cuarenta años en la región, que se inició con la construcción de la carretera Loja–Zamora. Desde el punto de vista geológico predominan los sedimentos mesozoicos a paleozoico con

pizarras arcillosas principalmente formadas de filitas (Phyllite). Esas láminas alternan con láminas encerrados de Quarzit y areniscas metamórficas. Según la FAO (1998) los suelos presentes en las laderas se clasifican como Cambisol, y en la cuenca aparecen el Cambisol Eutricto.

Para aclarar las preguntas mencionadas en el presente estudio, durante septiembre a diciembre en 2001, se seleccionaron y analizaron tres tipos de uso de suelo en siete diferentes lugares ubicado alrededor de los 2,000 metros sobre el nivel del mar: tres sitios de áreas de pastoreo con distinta cubierta vegetal, dos sucesiones y dos bosques primarios. En cada sitio se tomaron seis muestras mezcladas, separado en tres diferentes niveles de profundidad (0–10 cm, 10–20 cm y 20–30 cm). En esta investigación se determinaron para cada muestra los siguientes parámetros químicos: el nivel de acidez del suelo, la capacidad efectiva de intercambio catiónico, la saturación de cationes básicos, el contenido de carbono y nitrógeno, así como sus fracciones solubles en agua caliente (hot water soluble carbón). El último parámetro se utilizó para evaluar la materia orgánica que podría aprovechar la planta a mediano plazo.

Los resultados muestran que el cambio de uso de suelo y el manejo tradicional del pastizal conduce a un aumento del pH crecido de 0.5 a 1 unidades, tal vez a causa de las elevadas saturaciones de cationes básicos. Los sitios abandonados no se diferenciaron de los del bosque en cuanto a la acidez del suelo y la carga de cationes básicos, que indica la pérdida de cationes básicos bajo la alta precipitación pluvial y que fueron liberados por la quema de pastizal en tiempos pasados. La capacidad efectiva de intercambio catiónico es en los sitios de pastoreos cercana al 25% más baja que en los del bosque, y 54% más baja que en las de las

sucesiones. La capacidad efectiva de intercambio catiónico depende de la cantidad de materia orgánica ( $r_s \leq 0,73^{***} \dots 0,88^{***}$ ). En todas las profundidades los suelos bajo sucesión se mostraron niveles significativamente elevado de carbono en comparación con los otros usos de suelo. Sin embargo, en todos sitios las concentraciones de carbono fueron similares en los primeros 30 cm<sup>3</sup> (Figura 2a). De manera notable, en los sitios con bosque primario la mayoría del contenido de carbono (alrededor del 35%) está almacenado en la capa de materia orgánica (Figura 2a). En los pastizales en uso, el ganado depositó un contenido de nitrógeno sumamente alto comparado con los otros usos de suelo, sobre todo si se considera exclusivamente los contenido de nitrógeno en el suelo mineral (Figura 2b). Ambos valores decrecen con la profundidad de acuerdo con la literatura de suelos ácidos (Reiners et al. 1994, Rhoades et al. 2000, Abadin et al. 2002). Los contenidos de C y N de los suelos muestran similitudes con los resultados que Rhoades et al. 2000 y Rhoades & Coleman 1999 reportan por un bosque nuboso en el norte de Ecuador (Cuadro 1). Debido a la mineralización reducida en este ecosistema en comparación con el bosques de llanuras, los valores de C y N son hasta dos veces mayores (Cuadro 1). Este hecho manifiesta la importancia que tiene los bosques nubosos como fijadores de carbono. Una relación más cercana se encuentra entre los contenidos de C y N ( $r_s \leq 0,92^{***} \dots 0,99^{***}$ ).

La fracción  $C_{org(HWC)}$  se reduce con el manejo a largo plazo y las actividades de quema, es decir, el manejo tradicional afecta sustentablemente la cantidad de

<sup>1</sup> Incluyendo la capa de materia orgánica en los sitios con bosque primario (0–30 cm).

materia orgánica que se libera al mediano plazo (Figura 2c). En cambio, en estos resultados no se pudieron examinar las diferencias significativas en el contenido de carbono total ni en el contenido de nitrógeno si se incluye la capa orgánica (Figura 2a y 2b). A causa del manejo de los pastizales, la proporción de C/N es menor que en los sitios de sucesión y bosque primario. La proporción más baja, de casi doce, que corresponde a un suelo biológicamente activo, se encontró en el pastizal mixto.

### Conclusiones

Las actividades de quema y el manejo tradicional en los pastizales afecta notablemente la acidez del suelo, la saturación de bases, la capacidad efectiva de intercambio catiónico y en particular reduce la fracción C extraíble en agua caliente en el suelo mineral, la cuál se considera como materia orgánica disponible al mediano plazo, bajo las condiciones pluviales en el área. Después del abandono de los pastizales, las propiedades del suelo mencionadas convergen con aquellas típicas del suelo del bosque primario. Sin embargo, como no se conoce exactamente la historia de las áreas elegidas en cuanto al manejo durante los últimos 40 años quedan algunas dudas con respecto a cual causas determinan los efectos que se observaron.

### Recomendaciones

Como en la región estudiada las características del suelo varían de manera considerable en escala pequeña, se recomienda extender las investigaciones a otros sitios con diferentes condiciones topográficas y un rango más amplio de usos de la tierra en condiciones conocidas.

Además, se recomienda que se elijan áreas que fueran manejadas bajo las mismas condiciones. En vez de la quema, el uso de fertilizantes que liberen poco a poco cationes básicos podrían reemplazar los efectos positivos. Sin embargo, la practicabilidad parece hipotética por la situación económica limitada de los campesinos.

### Agradecimientos

Este estudio es parte de proyecto multidisciplinario (Forschergruppe 402): «Funcionalidad en un bosque nuboso en Ecuador: diversidad, procesos dinámicos y uso potencial bajo aspectos ecosistémicos,» financiado a través de DFG (Deutsche Forschungsgemeinschaft) y a quién agradezco sinceramente por su apoyo. Además, doy las gracias a todos colegas de Instituto de Suelos de la Universidad técnica de Dresde, quienes me brindaron amplio apoyo en la realización de esta investigación. En particular agradezco Dr. Mengistu Abiy por su asistencia en todas cuestiones tanto técnico como moral. A dos revisores anónimos que aportaron información para mejorar el presente documento y a Servando Carvajal, por revisar el manuscrito y hacer las correcciones de estilo. Igualmente, mil gracias al equipo de Estación Científica «San Francisco» (ECSF) de 2001 por permitirme sentir y conservar sólo recuerdos agradabilísimos de mi estancia en Ecuador.

### Bibliografía

**Abadin, J., L. Gonzalez-Prieto and L. Sarmiento.** 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andean Soil. *Biology and Biochemistry* **34**: 1739–1748

- Chantigny, M. H.** 2003. Dissolved and water-extractable organic matter in soils:  
A review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* **113**: 357–380
- Eden, M. J., P. A. Furley, D. F. M. McGregor, W. Milliken and J. A. Ratter.** 1991. Effect of forest clearance and burning on soil properties in northern Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* **38**: 283–290
- FAO.** 1998. World reference base for soil resources. Rom
- FAO.** 2001. The Global Forest Resource Assessment 2000. Summary Report, Rom ftp://ftp.fao.org/unfao/bodies/cofo/cofo15/X9835e.pdf
- Landgraf, D. and Makeschin, F.** 2005?. Hot- and cold-water extractable carbon in topsoils under fallow in Northeast Germany: A comparison of different soil preparation methods, en prep.
- Neill, C., C. C. Cerri and J. M. Melillo.** 1997a. Stocks and dynamics of soil carbon following deforestation for pasture in Rondônia, Brazil Aus: Lal, R (Hrsg.): soil processes and the carbon cycle New York, CRC Press, Pp. 9–28
- Neill, C., J. M. Melillo and P. A. Steudler.** 1997b. Soil carbon and nitrogen stocks following forest clearing for pasture in the Southwestern Brazilian Amazon. *Ecological Applications* **7**(4) 1216–1225
- Reiners, W.A., A. F. Bouwman and W. F. J. Parsons.** 1994. Tropical rain forest conversion to pasture - change in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**(2) 363–377
- Rhoades, C. C. and D. C. Coleman.** 1999. Nitrogen mineralization and nitrification following land conversion in montane Ecuador. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1347–1354
- Rhoades, C., G. E. Eckert and D. C. Coleman.** 2000. Soil carbon differences among forest, agriculture and secondary vegetation in Lower Montane Ecuador. *Ecological Applications* **10**(2): 497–505
- Stoyan, R.** 1999. Aktivität, Ursachen und Klassifikation der Rutschungen im Tal des Rio San Francisco (Südecuador). Universität Bayreuth, unveröffentlichte Diplom-Arbeit
- Veldkamp, E.** 1994. Organic carbon turnover in three tropical soils under pasture after Deforestation. *Soil Science Society of American Journal* **58**: 175–180
- Veldkamp, E.** 1994. Organic carbon turnover in three tropical soils under pasture after Deforestation. *Soil Science Society of American Journal* **58**: 175–180.

Recibido el 30 de julio de 2004

Aceptado el 15 de octubre de 2004

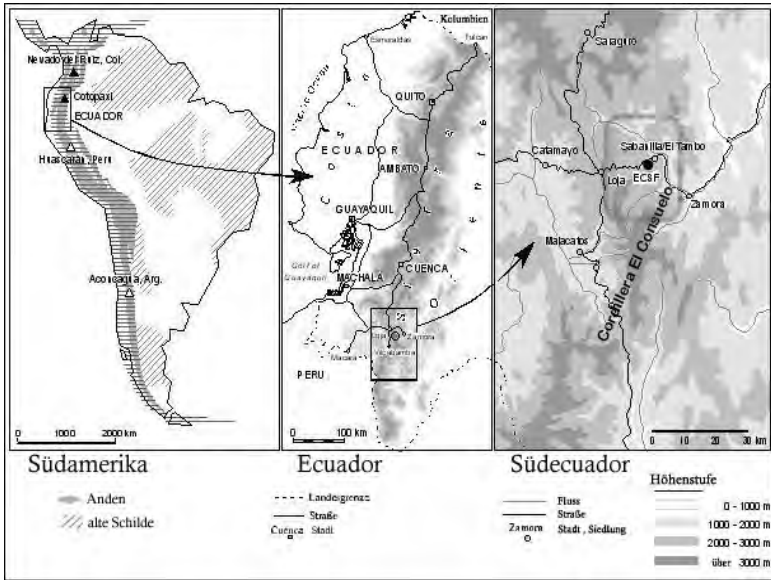


Figura 1. Ubicación de área de estudio

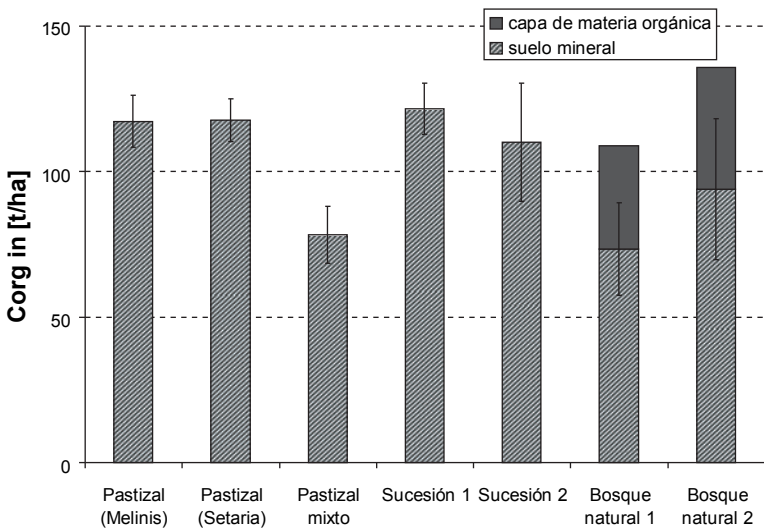


Figura 2a. Abastecimiento de carbono total hasta 30 cm profundidad del suelo (pastizales = *Melinis minutiflora* P. BEAUV., *Setaria spachellata* (STAMPF)

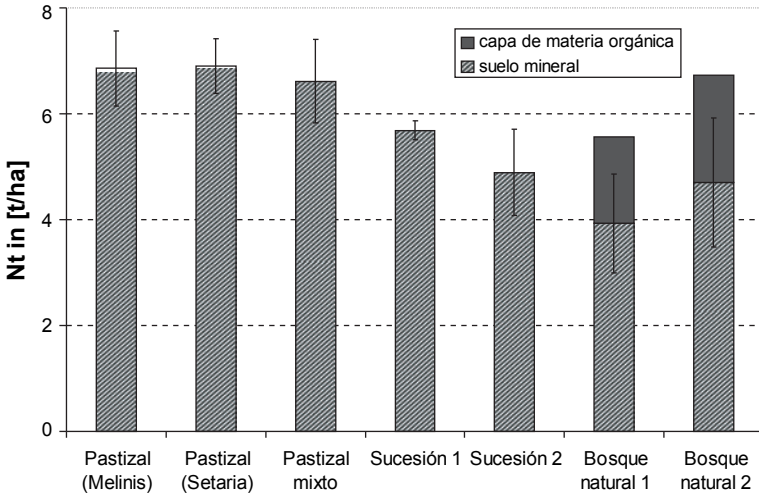


Figura 2b. Abastecimiento de nitrógeno total hasta 30 cm profundidad del suelo

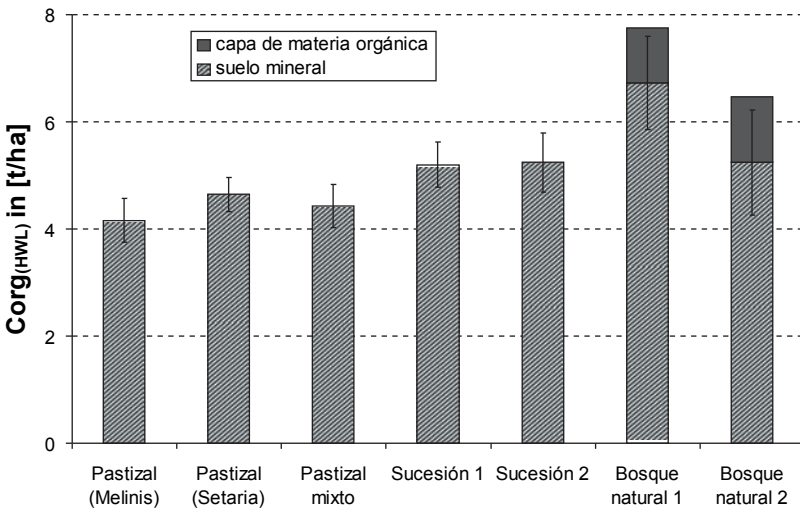


Figura 2c. Abastecimiento de carbono aprovechable al mediano plazo hasta 30 cm profundidad del suelo

Cuadro 1. Resultados encontrados para otros bosques tropicales con respecto a los contenidos de carbono y nitrógeno en suelos después de haber transformado a pastizales

	Autor	Uso del suelo	Tiempo de uso	$\rho$	Ct	Nt	Ct	Nt	
				Años	$\text{g/cm}^3$	$\text{g/kg}$	$\text{g/kg}$	t/ha	t/ha
				0-10 cm [15 cm]				0-30 cm [0-15 cm]	
Bosque nublado	este estudio	Bosque natural		0,71 (0,2)	48,7 (15,4)	2,4 (0,8)	115,0 (5,9)	5,7 (0,3)	
		Sucesión	5	0,60 (0,1)	99,5 (24,7)	4,8 (1,3)	115,9 (8,1)	5,3 (0,3)	
		Pastizal	30 - 50	0,86 (0,1)	63,3 (12,0)	4,2 (0,4)	104,4 (3,9)	6,8 (0,3)	
	RHOADES	2000	Bosque natural		[0,67 (0,0)]	[65,3 (6,0)]		95,6 [60,8]	[5,3]
		1999	Sucesión	5 - 10	[0,95 (0,1)]	[53,2 (7,0)]		[73,0]	[6,3]
			Pastizal (Setaria)	10 - 15	[0,84 (0,0)]	[56,2 (4,0)]		87,0 [61,9]	[5,6]
			Pastizal mixto	10 - 15	[0,87 (0,0)]	[53,6 (7,0)]		81,7 [68,7]	[6,1]
Bosques de tierra baja	VELDKAM P 1994	Bosque natural		0,58			97,3		
		Pastizal	25	0,82			70,5		
		Bosque natural		0,62			53,9		
		Pastizal	25	0,74			50,8		
	REINERS 1994	Bosque natural		<1	20,0 (1,0)				
		Yermo	5-10	<1	23,0 (2,0)				
		Pastizal	10 - 36	<1	30,0 (7,0)				
	NEILL 1997B	Bosque natural		0,88 (0,0)	29,2 (1,2)	2,4 (0,1)	62,0 (2,3)	5,0 (0,2)	
		Pastizal	41	1,36 (0,0)	18,3 (1,2)	1,3 (0,1)	46,9 (3,3)	3,7 (0,2)	
		Pastizal	20	1,31 (0,0)	16,4 (1,4)	1,1 (0,1)	38,8 (2,9)	3,0 (0,3)	
Pastizal		20	1,46 (0,0)	15,3 (1,8)	1,3 (0,2)	44,6 (0,3)	4,2 (0,3)		

*Notas del lector*

*Notas del lector*

*Notas del lector*

*Notas del lector*