

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS**

**POSGRADO INTERINSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGRICOLAS Y FORESTALES**



***PRODUCTIVIDAD Y ECOFISIOLOGIA DEL PITAYO DE
QUERETARO (Stenocereus queretaroensis (Weber) Buxbaum)***

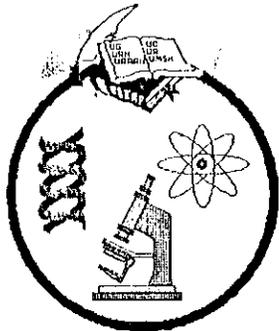
ENRIQUE PIMIENTA BARRIOS

DISERTACION

**PRESENTADA COMO REQUISITO
PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE :**

DOCTOR EN CIENCIAS AGRICOLAS Y FORESTALES

**LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JALISCO
DICIEMBRE 1999**



POSGRADO INTERINSTITUCIONAL EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES

PICAF



UAA



UAAAN



UdeC



UdeG



UMSNH



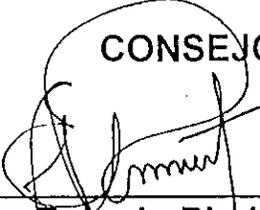
UAN

Esta tesis fue realizada bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

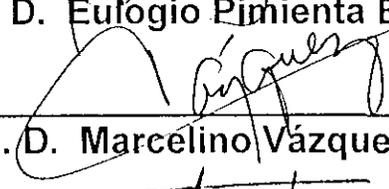
**DOCTOR
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES**

CONSEJO PARTICULAR

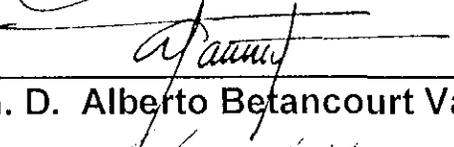
TUTOR:


Ph. D. Eulogio Pimienta Barrios

ASESOR:


Ph. D. Marcelino Vázquez García

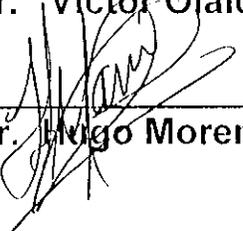
ASESOR:


Ph. D. Alberto Betancourt Vallejo

ASESOR:


Dr. Victor Olalde Portugal

ASESOR:


Dr. Hugo Moreno García

Zapopan, Jal., diciembre de 1999

CURRICULUM VITAE

DATOS PERSONALES :

Nombre : Enrique Pimienta Barrios

Lugar y fecha de nacimiento : Tepic, Nayarit, 28 de noviembre de 1953

FORMACIÓN ACADÉMICA :

1977 : Ingeniero Agrónomo, Fitotecnista. Escuela de Agricultura y Ganadería, Universidad de Guadalajara.

1983 : Maestro en Ciencias en Horticultura, New Mexico State University

1999 : Doctor en Ciencias Agrícolas y Forestales, Posgrado Interinstitucional en Ciencias Agrícolas y Forestales, Universidad de Guadalajara.

EXPERIENCIA PROFESIONAL :

1977-78 : Auxiliar de la Coordinación Nacional del Programa de Combate de maleza del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas.

1978-81 : Investigador del Programa de Combate de Malezas del "Campo Agrícola Experimental Valle de Apatzingán", del CIAPAC-INIA.

1983-85 : Investigador del Programa de Combate de Malezas del "Campo Agrícola Experimental Valle de Apatzingán", del CIAPAC-INIA.

1985-86 : Coordinador de Investigación del "Campo Agrícola Experimental Valle de Apatzingán", del CIAPAC-INIA.

1990-93: Profesor Investigador del Laboratorio Bosque La Primavera, Universidad de Guadalajara.

1993- a la fecha : Profesor Investigador del Departamento de Producción Agrícola, División de Ciencias Agronómicas, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.

Este trabajo se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecofisiología Vegetal del Departamento de Ecología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, bajo la dirección del Dr. Eulogio Pimienta-Barrios, y la asesoría de los Dres. Marcelino Vázquez García, Hugo Moreno García de la Universidad de Guadalajara, Víctor Olalde Portugal, del Departamento de Biotecnología y Bioquímica, del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Irapuato, y Alberto Betancourt Vallejo, de la Facultad de Agronomía, de la Universidad Autónoma de Nayarit.

Esta tesis se llevó a cabo con el apoyo del CONACYT, bajo el proyecto intitulado:

RELACION ENTRE LA ACTIVIDAD FOTOSINTETICA, LA VARIACION
ESTACIONAL DE CARBOHIDRATOS Y EL ESFUERZO REPRODUCTIVO EN
POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO (*Stenocereus queretaroensis* (Weber)

Buxbaum), Acuerdo : 0568P - B9506, y del proyecto de la Universidad de

Guadalajara, acuerdo : 96/CGAC/103/800/5029/094.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mis más sincero agradecimiento a mi director de Tesis Dr. Eulogio Pimienta Barrios por la dirección del presente trabajo, quien me inculcó la perseverancia y responsabilidad ante los retos durante mi formación académica y en especial en mis estudios de doctorado y a quien guardo un profundo respeto profesional y familiar.

A la Universidad de Guadalajara por brindarme la oportunidad de avanzar en mi formación profesional, por los apoyos que me brindó y de quien he recibido la oportunidad de poder servir a mis semejantes.

Al M. C. Salvador Mena Munguía, Rector del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias por su apoyo recibido y en especial por su honesta y desinteresada amistad que me ha brindado.

Al M.C. Santiago Sánchez Preciado, Secretario Académico del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, de quien he tenido la fortuna de su amistad y compañía como amigo y compañero de lucha profesional y académica a través de los años.

Al Dr. Marcelino Vázquez García por su apoyo en la asesoría de mi trabajo Doctoral, y especial por su fiel y honesta amistad que me ha brindado en todos los momentos que hemos disfrutado de la vida personal y académica.

Al Dr. Hugo Moreno García, asesor de éste trabajo Doctoral, compañero y amigo en la responsabilidad académica de la División de Ciencias Agronómicas le agradezco profundamente su apoyo en la asesoría.

Al Dr. Alberto Betancourt Vallejo, asesor de éste trabajo Doctoral, quien desinteresadamente me apoyó en el proceso y culminación de mi compromiso académico, y en especial por su personalidad amable y excelente amistad.

Al Dr. Víctor Olalde Portugal, asesor también de éste trabajo Doctoral, por su gran esfuerzo al dedicarle tiempo a la asesoría de este trabajo, por su amabilidad e interés por la formación académica de sus semejantes.

Agradezco el apoyo económico parcial que me brindo la ANUIES durante mis estudios doctorales.

Al Dr. José Ron Parra, Coordinador del PICAF en la Universidad de Guadalajara por su desinteresado apoyo durante la etapa de mis estudios.

A la Sra. Ana María Sánchez, secretaria del Posgrado de la División de Ciencias Agronómicas por su apoyo y paciencia.

Por último, no por orden de importancia, agradezco a Alejandro Domínguez, por su apoyo y en especial por su espontaneidad y sincera amistad y de quien guardo un grato recuerdo, a Cecilia Neri y María Cruz Arriaga con quienes compartí las experiencias de éste trabajo y goce de su sincera amistad así como también, agradezco profundamente a Julia Zañudo, Blanca Ramírez, Lucila Méndez y Celia Robles por brindarme su apoyo y amistad.

A todos mis compañeros del posgrado y académicos de la División de Ciencias Agronómicas del CUCBA de quienes cuento con la fortuna su amistad y de compartir nuestra responsabilidad académica.

DEDICATORIAS

Dedico este trabajo a la memoria de mis padres Alfredo^t y Lucia^t, de quienes aprendí que el trabajo y el amor al prójimo son los valores que forjan una vida llena y placentera de felicidad, y de quienes recibí la cultura de honestidad y amor por la familia. Por siempre en mi memoria y en mi corazón.

A mi esposa Alma Flor, por su comprensión, paciencia y en especial por el amor y entrega que me ha brindado y a quien le guardo un espacio muy especial en mi vida.

A mis hijas Alma Flor y Lizette por quienes agradezco al señor el haber recibido a través de ellas el amor y felicidad a mi vida y que junto con mi esposa son la razón de mi interés por el amor y la vida.

A mis hermanos, Gildardo, Teresa, Francisco, Eulogio, Simón, Lucia, Rodolfo y Blanca Margarita a quienes les guardo mi amor y su lugar en mi vida y a quienes les agradezco su cariño y comprensión hacia mi.

A la memoria de mis hermanos Alfredo^t, Roberto^t, Ana Rosa^t y Gustavo^t quienes por voluntad del señor ya no gozo de su presencia física pero de quienes guardo momentos gratos y les recordaré con amor y felicidad por haber formado parte importante en mi vida.

CONTENIDO

RESUMEN	vii
SUMMARY	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DEL AMBIENTE FÍSICO DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO	6
3. DESCRIPCIÓN DE LOS SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DE PITAYA (<i>Stenocereus queretaroensis</i> (Weber) Buxbaum)	11
Sistema de Producción en la Subcuenca de Sayula, Jalisco.	12
Sistema de Producción en el Municipio de Autlán de Navarro, Jalisco.	24
Sistema de Producción en el Municipio de Moyahua de Estrada, Zacatecas	33
Literatura citada	41
4. CRECIMIENTO PRIMARIO EN POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO (<i>Stenocereus queretaroensis</i> (Weber) Buxbaum) Y SU RELACION CON EL CLIMA Y MICORRIZAS	45
Resumen	46
Abstract	47
Introducción	49
Materiales y Métodos	50
Resultados	51
Discusión	59
Conclusiones	66
Literatura citada	67

5. IMPORTANCIA PRODUCTIVA Y ECOLÓGICA DE POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO (<i>Stenocereus queretaroensis</i> (Weber) Buxbaum)	71
Introducción	72
Materiales y Métodos	73
Resultados y Discusión	78
Rendimiento	78
Calidad del Fruto en Poblaciones Silvestres	81
Importancia Económica	92
Importancia Ecológica	92
Literatura Citada	94
6. SEASONAL VARIATION OF NET CO ₂ UPTAKE FOR CACTUS PEAR (<i>Opuntia ficus-indica</i>) AND PITAYO (<i>Stenocereus queretaroensis</i>) IN A SEMI-ARID ENVIRONMENT	99
Abstract	100
Introduction	100
Materials and Methods	101
Results	102
Discussion	108
References	109

7. VARIACIÓN ESTACIONAL DE CARBOHIDRATOS DE RESERVA Y SOLUBLES EN RAMAS FOTOSINTÉTICAS DE PITAYO (<i>Stenocereus queretaroensis</i> (Weber) Buxbaum)	111
Introducción	112
Materiales y Métodos	113
Resultados	116
Discusión	118
Literatura Citada	122
8. CONCLUSIONES GENERALES	126



RESUMEN

En los últimos años se ha mostrado un interés particular por los pitayos (*Stenocereus* spp.) debido a que estos producen frutos comestibles de colores atractivos. En particular, *Stenocereus queretaroensis* se encuentra en forma cultivada en el estado de Jalisco en la subcuenca de Sayula en aproximadamente 1,000 ha y también en forma silvestre en los lomeríos de cuencas y cañadas de las regiones semiáridas subtropicales de los estados de Jalisco y Zacatecas. Las poblaciones silvestres son sujetas a la recolección de frutos de pitaya y su volumen es superior al obtenido de las poblaciones cultivadas, constituyendo un aporte económico y alimenticio importante para los habitantes de las regiones semiáridas del occidente de México. La colecta de frutos contribuye significativamente en la economía de las familias campesinas asentadas en estas regiones ya que puede representar un ingreso importante, que en algunos casos supera al obtenido por la siembra de cultivos básicos tradicionales. El principal objetivo de esta tesis es generar conocimiento básico sobre aspectos agroecológicos y productivos del pitayo, con el fin de que éste contribuya al desarrollo del proceso de domesticación de esta especie. El crecimiento primario en *S. queretaroensis* dura 120 a 150 días y presenta una curva simple en la que se distinguen tres fases de crecimiento: logarítmica, lineal y de senectud. La mayor tasa de crecimiento registrada en plantas de *S. queretaroensis* en AJ se relacionó con los mayores porcentajes de infección radical por hongos micorrícicos y con condiciones físicas más favorables como una mayor disponibilidad de humedad en el ambiente y temperaturas del aire menos

extremosas. Del estudio de la composición química de frutos se desprende que las variedades silvestres representan un importante aporte de proteína en pulpa, cáscara y semillas para consumidores. El contenido de azúcares totales en pulpa de frutos de *S. queretaroensis* resultó menor al reportado en frutos de especies cultivadas. Además, la cáscara presentó un importante contenido de minerales de Mg, K, Ca y P. Los lípidos y el almidón son las reservas más importantes en semillas de *S. queretaroensis*. Los efectos de la variación estacional de la temperatura, radiación y contenido de humedad del suelo sobre las tasas fotosintéticas de *S. queretaroensis* revelaron que los valores más bajos en la asimilación neta positiva por día de CO₂ se registraron durante la estación de lluvias en el verano y los valores mayores en durante el otoño e invierno. Estos valores óptimos fueron el resultado de un periodo prolongado en la asimilación de CO₂ como resultado de una menor nubosidad y altas tasas en la asimilación nocturna de CO₂ debido a las temperaturas moderadas del aire de día/noche. En la primavera, cuando la sequía es más crítica, la asimilación neta de CO₂ fue negativa. La fotosíntesis en los tallos de *S. queretaroensis* le permitió obtener carbono durante el otoño e invierno, cuando la humedad del suelo fue baja. La concentración estacional de los carbohidratos de reserva (almidón y mucilago) en tejido de ramas fotosintéticas de *S. queretaroensis* reveló una estrecha relación con la actividad del crecimiento meristemático en ramas y durante la fase reproductiva de la especie, ya que durante estos eventos su concentración disminuye. Por el contrario, la mayor acumulación de almidón se presenta al final del invierno e

inicio de la primavera cuando se registran las mayores tasas de asimilación de CO₂, una vez que han sucedido los eventos fenológicos y reproductivos en *S. queretaroensis*.

SUMMARY

Recently a particular attention has been paid on pitayos (*Stenocereus* spp.) that produce attractive colored edible fruits. In particular, *Stenocereus queretaroensis* is cultivated in the Sayula Basin of Jalisco were about 1,000 ha are currently cultivated. In addition, fresh fruits are gathered from wild populations growing on slopes and in gulches in the subtropical semiarid environments of Jalisco and Zacatecas and its volume is higher than that obtained from cultivated populations, The Fruits of both wild and cultivated populations provide valuable additions to the diets of the inhabitants and represents a significantly economical support also for the inhabitants of those regions. Because production cost is low, fruits gathered from both wild populations and cultivated populations contribute significantly to the domestic economic of the farmers because that profit margin can exceed that most other traditional crops. The main objective of this thesis is to generate basic knowledge on agroecological and productive aspects of pitayo, with the purpose that this knowledge will contribute to the development of domestication process of this specie. Primary growth in *S. queretaroensis* varied from 120 to 150 days and it followed a simple curve with tree growth phases : logarithmic, lineal and senescence. The highest growth rate recorded in *S. queretaroensis* plants at AJ was related to highest mycorrhizal root infection

percentages and with more suitable environmental conditions, such as high soil moisture content and fresh air temperatures. Fruit chemical composition study revealed that wild varieties represent an important supplement of protein in both pulp and seeds to consumers. Total sugars content in fruit pulp from wild populations resulted lower than those reported for cultivated ones. In Addition, fruit peel showed an important mineral content of Mg, K, Ca, and P. The main seed reserve were lipids and starch. Seasonal variation effects of temperature, radiation and soil moisture content on photosynthetic rates of *S. queretaroensis* revealed that the lowest value of positive daily net CO₂ uptake were recorded during the summer rainy season and the highest values during autumn and winter. These optimum values are likely to be the result of a prolonged period of CO₂ assimilation caused by decreased cloudiness, and high rates of nocturnal CO₂ assimilation due to moderate day/night air temperatures. In spring, when drought was exacerbated, daily net CO₂ uptake was negative. Stem photosynthesis allowed to *S. queretaroensis* to obtain carbon during the fall and winter, when soil water was at its lowest. Storage carbohydrates (soluble sugars, starch and mucilage) in *S. queretaroensis* photosynthetic stem tissue revealed a closed relation with the stem meristematic growth and during the reproductive phase due that during these two main plant events its concentration declined. In contrast, the highest starch accumulation in stem tissue occurred at the end of the winter and beginning of the spring, when the highest CO₂ assimilation rates occurred, a time when both phenological and reproductive events had occurred in *S. queretaroensis*.

1. INTRODUCCIÓN

INTRODUCCION

La desertificación es uno de los principales problemas ecológicos que afectan a México. Cerca del 50% del territorio nacional se encuentra en diferentes etapas del proceso de desertificación (Arredondo-Valdez *et al.* 1996). Un factor limitante para el desarrollo de la agricultura en las regiones áridas y semiáridas de México, son los periodos prolongados de sequía ya que la mayoría de los cultivos agrícolas tradicionales presentan un alto grado de sensibilidad a este fenómeno.

Recientemente han llamado la atención algunas cactáceas que producen frutos comestibles, especialmente por que estas plantas presentan una resistencia a la sequía. Entre las cactáceas sobresalen los nopales *Opuntia* spp. (Pimienta *et al.*, 1995), los pitayos *Stenocereus* spp. y garambullos *Myrtillocactus geometrizans* (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). En los últimos años se ha mostrado un interés particular por los pitayos (*Stenocereus* spp.) debido a que estos producen frutos comestibles de colores atractivos.

Desde tiempos prehispánicos los frutos del pitayo fueron un alimento importante para las tribus indígenas que habitaron las regiones semiáridas tropicales (Sánchez-Mejorada, 1982). El nombre de pitaya se originó en las Antillas y significa fruto escamoso (Piña, 1977). Los ancestros llamaban al fruto *coapetilla*, que significaba serpiente corpulenta (en relación a la apariencia de los tallos de la planta) y desde entonces varias especies de *Stenocereus* han proporcionado suplementos valiosos adicionales a las dietas de las tribus indígenas que habitaron las regiones semiáridas tropicales en el Golfo de México y Oceano Pacífico, así como también de

las planicies de las regiones semiáridas tropicales de México (Sánchez-Mejorada, 1982).

Los pitayos son cactus columnares que pertenecen a la tribu Pachycereae de la subfamilia *Cactoideae* (Sánchez-Mejorada, 1984). De las subtribus, *Stenocereinae* es la más importante económicamente e incluye 24 especies distribuidas desde el suroeste de los Estados Unidos hasta Venezuela y Perú (Bravo, 1978). Las especies cultivadas más importantes en orden de importancia son ; *S. queretaroensis* (Weber) Buxbaum ; *S. griseus* (Haworth) Buxbaum ; *S. stellatus* (Pfeiffer) Riccobono ; y *S. fricii* Sánchez-Mejorada (Sánchez-Mejorada, 1984).

S. queretaroensis se encuentra ampliamente distribuida tanto en forma cultivada como silvestre en los estados de Jalisco, Colima, Guanajuato, Michoacán, Querétaro, y Zacatecas (Arreola, 1990 ; Sánchez-Mejorada, 1984). No obstante que en México *S. queretaroensis* se cultiva desde hace más de 100 años, su domesticación es reciente y se ha llevado a cabo en poblaciones silvestres. En Jalisco, *S. queretaroensis* se cultiva en la región conocida como la Subcuenca de Sayula, ubicado a 80 Km. al suroeste de la ciudad de Guadalajara en donde se cultivan alrededor 1,000 ha, en las que se aplica un número reducido de prácticas de manejo como lo es la poda de formación y deshierbes y en casos aislados se aplica riego (Pimienta-Barrios y Tomas, 1993 ; Salcedo y Arreola, 1991).

El objetivo principal de esta tesis es generar conocimiento básico sobre aspectos ecofisiológicos y productivos del pitayo, con el fin de que este conocimiento contribuya al desarrollo del proceso de domesticación de esta especie. De esta manera, en esta tesis se describen y comparan los sistemas de producción silvestres

y cultivados de *S. queretaroensis*, la importancia ecológica y productiva de las poblaciones silvestres, la interacción y la influencia de factores bióticos (e.g. simbiosis micorrícica), y abióticos (e.g. temperatura, luminosidad, humedad del suelo) en el desarrollo fenológico, crecimiento primario, y la variación estacional en la asimilación de CO₂ y de carbohidratos de reserva y solubles. Consideramos que este conocimiento es de gran utilidad para el desarrollo de tecnología orientada a incrementar y estabilizar la productividad de las poblaciones cultivadas, y también ayudará a valorar la importancia productiva de las poblaciones silvestres, y el papel de éstas en la conservación de la biodiversidad que habita en las selvas bajas caducifolias, que es considerado el ambiente nativo de *S. queretaroensis*.

LITERATURA CITADA

- Arredondo-Valdez, A., G. Palomino-Hasbach, S. Contreras-Balderas, E. Pimienta-Barrios y M, Gispert.** 1996. El estado de conservación y uso de la biodiversidad en zonas áridas y semiáridas de México. En: J. Simonetti (comp). Conservación y Uso Sostenible de la Biodiversidad en Zonas Áridas y Semiáridas de América Latina y el Caribe. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Santiago de Chile. pp 77-79.
- Arreola, N.H.** 1990. Inventario de las cactáceas de Jalisco. Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología. 25 :3-13.
- Bravo. H.E.** 1978. Las cactáceas de México. UNAM. México, D.F. 743 p.

- Pimienta, B.E. y M.L. Tomas, V.** 1993. Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 82-88.
- Pimienta B. E. y P.S. Nobel.** 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp.; Cactaceae): An ancient and modern fruit crop in Mexico. *Economic Botany* 48(1): 76-83.
- Pimienta, B.E., C. Robles-Murguía, P.S. Nobel, F.M. Huerta-Martínez y A. Domínguez de la T.** 1995. Ecofisiología y productividad de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. pp. 179-185. En: Pimienta-Barrios, E. C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias y F. M. Huerta-Martínez(Comp.). *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Memorias del 6to. Congreso Nacional y 4to. Congreso Internacional.* Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.
- Piña, L.I.** 1977. Pitayas y otras cactáceas a fines del Estado de Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología.* 22 : 3-14.
- Salcedo, P.E. y Arreóla. N.H.** 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología.* 36 : 84-91.
- Sánchez-Mejorada R.H.** 1982. Algunos usos prehispánicos de las cactáceas entre los indígenas de México. Secretaría de Desarrollo Agropecuario. Gobierno del estado de México. Toluca, México.
- Sánchez-Mejorada R. H.** 1984. Nuevas cactáceas de la Nueva Galicia. *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología* 18 :87-95.

2. LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DEL AMBIENTE FÍSICO DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DEL AMBIENTE FÍSICO DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en poblaciones silvestres de pitayo aledañas a las localidades de Santa Rosa, en el municipio de Moyahua de Estrada, Zacatecas (SRZ), Zacoalco de Torres, Jalisco (ZTJ) y Autlán, Jalisco (AJ). Las poblaciones en SRZ se localizan en la parte suroeste del estado de Zacatecas (21° 16' latitud norte ; 103° 10' longitud oeste) en una altitud de 1065 msnm. Los suelos son del tipo feozen lúvicos, regosoles éutricos y cambisoles cálcicos con la presencia de rocas sedimentarias que se caracterizan por presentar un alto contenido de material calcáreo de baja fertilidad, con textura areno-arcillosa y pH ligeramente ácido (pH 6.0). El clima es semicálido seco (BS, hw, (w)) (Lara, 1998). Las poblaciones en ZTJ se localizan a 20° 14' latitud norte ; 103° 34' longitud oeste, a una altura de 1360 msnm. Predominan los suelos feozen háplico y vertisol crómico. Los suelos son superficiales y rocosos, con pH ácido (pH 5.9), textura areno-arcillosa. El clima es semi-seco-semicálido (BS, hw (w)) (Arceta *et al.*, 1999). En AJ las poblaciones se localizan a 19° 46' latitud norte ; 104° 21' longitud oeste, a una altura de 879 msnm con suelos del tipo feozen háplico y vertisol pélico donde predomina el lecho rocoso y suelos someros de poca profundidad (Puente, 1998) con textura areno-arcillosa y neutros (pH 6.8). El contenido de nitrógeno y fósforo son bajos en la localidad de AJ y el potasio resultó intermedio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características físicas y químicas de los suelos en las localidades de Autlán de Navarro, Jalisco (AJ), Santa Rosa de Moyahua de Estrada (SRZ), Zacatecas, Zacoalco de Torres, Jalisco (ZTJ). Los datos son promedios de 10 muestras de suelo por cada localidad.

Localidad	Textura	pH	Materia		contenido de minerales				
			orgánica (%)	N (%)	P (%)	K	Mg	Na	Ca
			(mg/g)						
AJ	Areno-arcilloso	6.8	0.5	0.22	0.024	0.22	0.41	0.14	2.2
SRZ	Areno-arcilloso	6.0	1.5	0.47	0.032	0.27	0.34	0.16	4.6
ZTJ	Areno-arcilloso	5.9	1.5	0.45	0.032	0.55	0.41	0.18	3.4

Las localidades en estudio presentaron variación en los promedios mensuales de las temperaturas del aire máximas y mínimas (Figura 1A, B y C). En SRZ se registró el menor promedio mensual de temperaturas mínimas con una oscilación que varío de 1.6°C (enero de 1996) y 17.5°C (julio de 1996), por lo cual se consideró la localidad más fría para los años en estudio (Figura 1B). En la localidad de AJ se registraron las temperaturas promedio mensuales mínimas más altas, que oscilaron de 8.2°C (diciembre de 1997) a 26.3°C (junio de 1997) (Figura 1A), mientras la localidad de ZTJ presentó valores intermedios en los promedios de las temperaturas mínimas (Figura 1C). Los promedios mensuales de temperaturas máximas más altas se registraron en AJ (Figura 1A), donde se llegaron a registrar temperaturas de hasta 36.4°C (abril de 1997) y las menores

temperaturas máximas promedio mensual se registraron en ZTJ y SRZ con valores máximos de 34.3°C (mayo de 1995) y de 33.8°C (junio de 1996) respectivamente (Figura 1B y C). En localidad de AJ (Figura 1A) se registró la precipitación pluvial anual más alta con valores de 1082 mm en el año de 1996 y 743 mm en 1997, y la menor en ZTJ con 400 mm en el año de 1995 y de 205 mm durante 1996 (Figura 1C). En SRZ se registraron precipitaciones de 582 mm en 1996 y 674 mm en 1997 (Figura 1B). Cabe hacer notar que en las localidades de AJ y de SRZ se presentaron períodos anormales de precipitación pluvial durante los meses de marzo a mayo de 1997, que es la época seca del año. En las tres localidades la mayor parte de precipitación pluvial se registro durante el verano (Figura 1A, 1B, 1C).

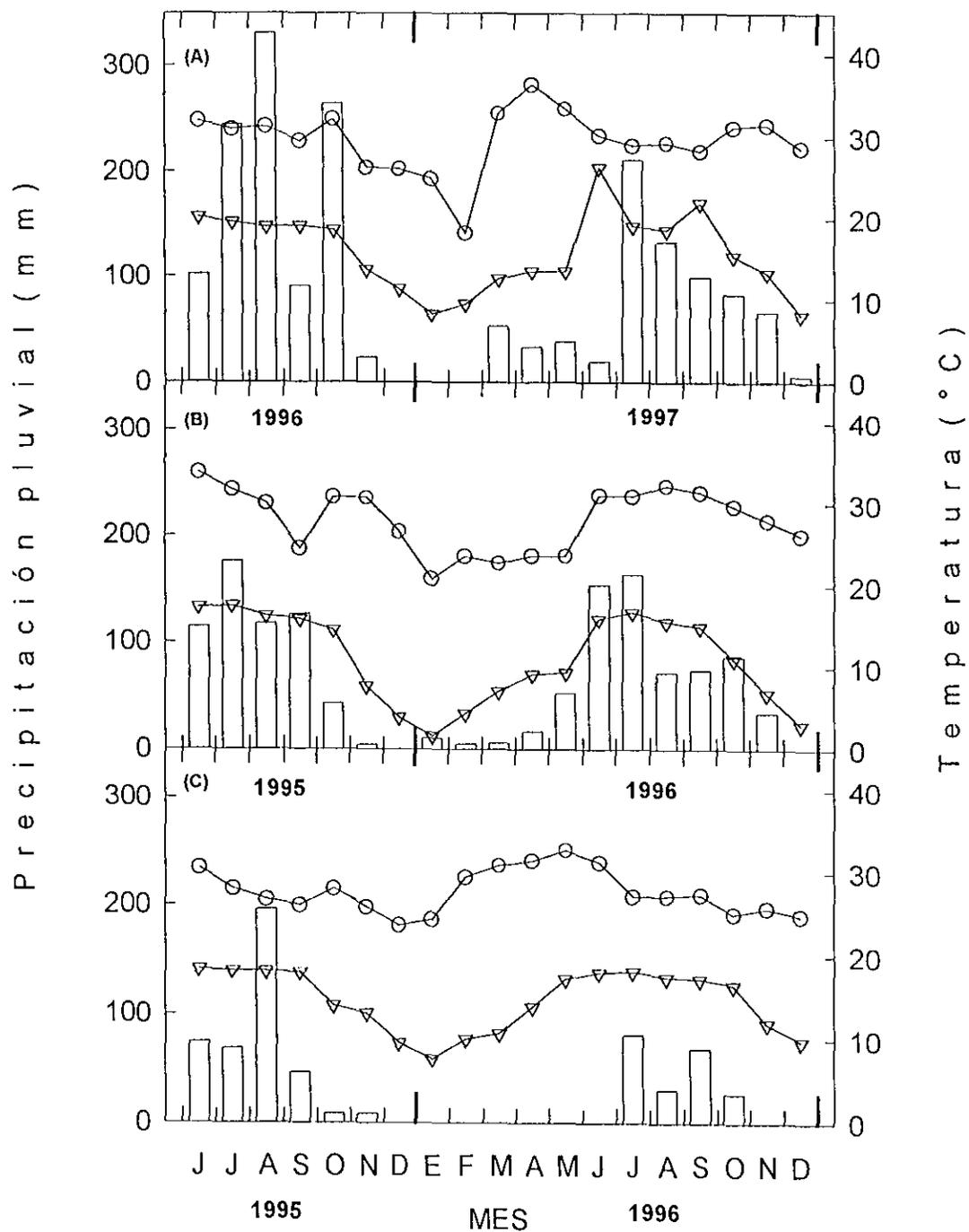


Figura 1. Precipitación pluvial (barras) y temperatura del aire máxima (o) y mínima (∇) promedio mensual en Autlán, Jalisco (A); Santa Rosa, Zacatecas (B) durante 1996 y 1997 y Zacoalco de Torres, Jalisco (C) durante 1995 y 1996.

**3. DESCRIPCIÓN DE LOS SISTEMAS DE
PRODUCCIÓN DE PITAYA (*Stenocereus
queretaroensis* (Weber) Buxbaum)**

DESCRIPCIÓN DE LOS SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DE PITAYA

En este apartado se describen los sistemas de producción cultivados y silvestres de *S. queretaroensis* en la subcuenca de Sayula y el valle de Autlán en el estado de Jalisco, y en Santa Rosa, en el estado de Zacatecas, que son consideradas como las zonas importantes de producción de fruto fresco de pitayo, en condición cultivada y silvestre en los estados de Jalisco y Zacatecas.

Sistema de Producción en la Subcuenca de Sayula, Jalisco

La subcuenca de Sayula es una de las zonas más importantes de producción de pitaya en condición cultivada y silvestre. Esta se localiza a 80 km al suroeste de la ciudad de Guadalajara. Presenta un clima semiseco (BS1 (h') w' (w) e), con lluvias de junio a octubre.

Las poblaciones cultivadas se ubican en las tierras agrícolas aledañas a la Laguna de Sayula, en altitudes que oscilan entre 1100 y 1250 msnm y las silvestres se localizan en las laderas de las colinas adyacentes al vaso lacustre de Sayula, en altitudes de 1400 a 1850 msnm (Pimienta *et al.*, 1995). Las poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* forman parte de la selva baja caducifolia, en donde es común que se desarrolle en simpatría con una gran diversidad de especies. En la subcuenca de Sayula es común encontrar *S. queretaroensis* en compañía de *Coursetia glandulosa*, *Croton adpersus*, *Bursera grandifolia*, *Euphorbia colletioides*, *Agonandra racemosa*, *Bursera bipinnata*, *Pachycereus grandis*, *Stenocereus (Isolatocereus) dumortieri*, *Ipomoea intrapilosa*, *Ceiba aesculifolia* y *Leucaena esculenta* (Huerta, 1995).

El cultivo del pitayo en plantaciones intensivas modernas es una actividad relativamente reciente en las partes bajas aledañas al vaso de la laguna de Sayula, Jalisco, ya que esta actividad se inició hace 30 años, particularmente en los municipios de Techaluta, Cofradía y Amacueca. Antes del establecimiento de estas plantaciones comerciales intensivas, los frutos se cosechaban de los huertos familiares localizados en los traspacios de las casas en las poblaciones rurales o a través de la recolección de frutos de las poblaciones silvestres que se encuentran en las partes bajas de las faldas de las colinas que rodean la subcuenca de Sayula, las cuales se ubican entre los 1300 y 1500 msnm. Sin embargo, en el municipio de Techaluta es donde ha sido espectacular el desarrollo de estas plantaciones, considerándose la subcuenca de Sayula, como el centro más importante de domesticación de esta especie frutal.

En esta subcuenca se ha establecido una superficie importante de plantaciones comerciales usando marcos definidos de plantación y una gran diversidad de variedades, que varían en el tamaño y en el color de los frutos, lo que constituye una evidencia clara que los productores han llevado a cabo una selección de fenotipos sobresalientes, los cuales en su primera etapa fueron establecidos en los solares de las viviendas rurales, y recientemente llevados a las plantaciones modernas. Esta zona es la principal productora de pitayo en México con una superficie cercana a las 1,000 ha (Pimienta-Barrios y Tomas-Vega, 1993). En los últimos dos años los productores de la zona se han organizado en una cooperativa, que ha sido de utilidad para la comercialización de los frutos.

En el resto del estado de Jalisco, se lleva a cabo también la recolección de frutos de poblaciones silvestres de pitayo, las que se localizan en los municipios de Amacueca, Atoyac Autlán, Chapala, Ciudad Guzmán, Juchitlán, San Martín de Bolaños, Sayula, Techaluta, Tecolotlán y en cañadas aledañas a Guadalajara (Arreola, 1990).

Las poblaciones cultivadas que se desarrollan en la subcuenca de Sayula, crecen en suelos aluviales profundos, de textura areno-limosos de buena calidad, aunque también algunas plantaciones se desarrollan en suelos pedregosos de baja fertilidad, con bajo contenido de materia orgánica que no son adecuados para otros cultivos convencionales (Salcedo y Arreola, 1991). La superficie de las plantaciones cultivadas varía de 0.5 a 1.5 ha, con densidades de plantación de 600 a 800 plantas por ha. Las cultivadas en solares, que son las más antiguas y su origen se remonta a finales del siglo pasado (Aldana, 1986), se cultivan en superficies pequeñas de entre 100 a 400 m² con densidades variables. Las plantaciones cultivadas reciben pocas atenciones culturales o de manejo agronómico, por lo que la producción de frutos se obtiene con la aplicación de bajos niveles de energía antropogénica (Salcedo y Arreola, 1991).

Las plantaciones se establecen usando segmentos terminales de ramas con una longitud que varía de 80 a 120 cm y de 6 a 8 años de edad. Estos segmentos se separan de plantas adultas maduras en plena producción. También se aprovechan los brazos que se desprenden de las plantas por exceso de peso y se dividen en segmentos de 60 a 150 cm. Una vez cortados los segmentos se dejan secar para formar "callo" o la cicatriz en la base de la rama, por aproximadamente un mes y

después son plantados, al final de la primavera. Comúnmente éstos se plantan en cepas o agujeros de 40 a 50 cm de diámetro y 50 cm de profundidad. En cada cepa se siembran de 3 a 4 ramas, a distancias de 3 a 4 m entre plantas y de 4 a 5 m entre hileras. Con estas distancias se obtienen densidades de población, que varían de 600 a 800 individuos por ha. Los segmentos de ramas una vez plantados, se cubren con suelo únicamente una tercera parte, ya que esto reduce la pudrición de los mismos (Salcedo y Arreola, 1991). En contraste, en la zona productora de pitaya en el estado de Oaxaca, se establece una sola rama por cepa, y las distancias entre plantas e hileras son más amplias (4 m entre plantas y 6 m entre hileras) (Llamas, 1984). También es frecuente que el pitayo se establezca en cercos para delimitar solares y terrenos agrícolas (Sánchez-Mejorada, 1982), como es el caso de las poblaciones comerciales de pitayo que se explotan en el municipio de Amacueca, Jalisco.

El establecimiento de las plantaciones se realiza durante los meses de abril y mayo, para que el temporal lluvioso sea mejor aprovechado, aunque algunos productores consideran que se pueden lograr también buenos resultados plantando ramas después del verano, aprovechando la humedad almacenada en el suelo. Algunos productores recomiendan aplicar un riego ligero poco tiempo después del trasplante, cuando esta práctica se lleva a cabo antes del establecimiento del periodo de lluvias.

No es claro por qué los productores plantan de 2 a 3 ramas por cepa. Una razón que ellos argumentan, es que su desarrollo conjunto proporcionan una mejor estructura a la planta; la segunda es que aseguran una mayor de sobrevivencia de por lo menos una o dos ramas. Estudios sobre la fisiología de la senescencia o

muerte celular de tejidos de *S. queretaroensis* han revelado que en contraste con otras Cactáceas como *Opuntia* (Neri *et al.*, 1993), el tejido de esta especie presenta mayor sensibilidad a estreses abióticos como la alta incidencia de radiación solar, debido a que el pigmento clorofila es sensible a la fotooxidación (Cuevas, 1996). Esto explica, los daños por el sol que presentan al establecerse en las cepas sin la protección de la sombra. Este fenómeno de fotosolarización es también común en algunas especies forestales que sufren daños por el sol cuando se establecen en programas de reforestación sin la protección de una sombra artificial (Salisbury y Ross, 1992).

Debido a que es relativamente lento el crecimiento de las plantas de pitayo, y por consiguiente tardado el inicio del periodo de producción comercial, es común que algunos productores siembren cultivos de granos u hortícolas en los espacios libres.

La producción de flores y frutos empieza un año después de que se establecen las ramas, sin embargo no es hasta el séptimo año cuando los productores empiezan a obtener una cosecha de valor comercial. La productividad de las plantas de *S. queretaroensis* en la subcuenca de Sayula logra mantenerse hasta por poco más de 100 años, mientras que, por ejemplo, las poblaciones de *S. stellatus* que se cultivan en el estado de Puebla mantienen su productividad únicamente hasta los 30 años (Cruz-Hernández, 1994).

En la subcuenca de Sayula los productores no aplican fertilizantes orgánicos y/o químicos, ya que su experiencia personal les ha enseñado que el fertilizante "quema" las raíces. Sin embargo, en los estados de Puebla y Oaxaca se ha reportado un efecto estimulante ya que al aplicar estiércol se incrementa el crecimiento de *S.*

griseus (Cruz-Hernández, 1984; Llamas, 1984). La única práctica cultural que se aplica regularmente es la poda, aunque ésta es limitada y por lo común se usa para obtener plantas de baja altura y con mayor número de brazos, aumentando el área de producción y facilitando la cosecha. Por efecto de la poda, las plantas comienzan a ramificarse desde la base adquiriendo la forma arbustiva de bajo porte y sin tronco principal.

En las poblaciones que se encuentran en solares o traspatios, el uso del injerto es una práctica común. Este método de propagación asexual es usado por los productores para tener una mayor diversidad de variedades en una misma planta. En algunos casos se injertan hasta cinco variedades en una misma planta. La facilidad con la que se realiza el injerto, puede ser considerada como una alternativa valiosa para la sustitución de variedades en plantaciones adultas, en las que la variedad en producción tenga problemas con plagas o enfermedades o bien ya no tenga demanda en el mercado.

Por otra parte, pocos insectos y enfermedades afectan a *S. queretaroensis*. La hormiga (*Atta* sp.) conocida como "hormiga arriera" es la plaga más importante que afecta a las plantaciones de pitayo en la zona. Este insecto causa daños en los ápices tiernos de las ramas y en los botones florales. Es importante hacer notar que los botones florales atraen a los insectos fitófagos debido a que durante su desarrollo secretan una gran cantidad de azúcares reductores que imparten una apariencia blanquecina escamosa en la epidermis de las flores. Para su control se utiliza insecticidas en polvo, que se aplican en los hormigueros y en la base de los troncos de las plantas atacadas. Este insecto también afecta a los frutos en desarrollo y

causa abscisión de los mismos. En Oaxaca, *Stenocereus* es atacado por larvas de insectos que barrenan los tallos y frutos, los que pueden reducir el rendimiento de frutos frescos hasta un 40% (Llamas, 1984).

Además, se tiene la presencia de larvas de escarabajo que atacan el pericarpio de frutos en desarrollo llegando a causar abscisión de los mismos (Lomelí-Mijes y Pimienta-Barrios, 1993); sin embargo, en casos aislados se usan insecticidas para el control de éstos. La presencia de ganado vacuno también puede afectar la productividad de esta especie, ya que éste apetece las yemas florales sobre todo de plantaciones jóvenes.

Otra práctica de manejo agronómico que se realiza es el deshierbe. Este se realiza en los meses del temporal lluvioso con azadón y al mismo tiempo se forma bordo semicircular, que se conoce como cajete, con el fin de favorecer la captación de agua alrededor de la planta.

Un factor abiótico que afecta el rendimiento del pitayo son las heladas que se registran en la región. Cuando éstas se presentan el final del invierno se reducen significativamente los rendimientos, debido a que las yemas florales (botones) se encuentran en estadios iniciales de su desarrollo. Las flores que se caen de la planta después de antesis frecuentemente muestran óvulos con pobre desarrollo, lo cual sugiere que son óvulos que no fueron fecundados por presentar senescencia prematura (Lomelí-Mijes y Pimienta-Barrios, 1993).

Además, los productores de pitaya de la subcuenca de Sayula tienen sus propias creencias. Entre las más populares que tienen arraigo, está la de clavar o incrustar en la base del tronco un trozo de madera, ocote o una estaca de hierro, e

incluso colocar un trozo de tela de color rojo en los árboles. Estas prácticas se emplean para eliminar los efectos de un “eclipse”, que comúnmente se manifiesta con la caída de flores y frutos.

Aunque no es común, algunos productores aplican agua durante los primeros meses del año, poco antes de que se inicie la diferenciación de la flor. Se aplican 2 ó 3 riegos esporádicos y tienen como fin principal robustecer los tallos y obtener frutos de mayor calidad y peso. Sin embargo, estos riegos se reducen cuando los brazos aparentan marcada robustez, como consecuencia de un periodo de lluvias abundante, ya que el exceso de peso de los mismos puede inducir el desprendimiento en la planta.

Sin embargo, investigaciones recientes realizadas en la subcuenca de Sayula demostraron que la aplicación de riegos previos al inicio del crecimiento vegetativo, no tienen efecto sobre el crecimiento de ramas de *S. queretaroensis* aun cuando la cantidad de agua aplicada fue superior al régimen natural promedio de la región (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

Por otra parte, la aplicación de agua durante el periodo seco (de diciembre a junio), el cual coincide con la etapa reproductiva de la especie, tiene un efecto estimulante en el tamaño del fruto, más no en la composición química de la pulpa y las semillas. En las plantas que se aplicó agua durante la estación seca del año el peso promedio del fruto fue de 120 g y de 102 g en las plantas que no recibieron agua. El pH, el porcentaje de sólidos solubles totales, el contenido de azúcares totales y reductores y de proteína no mostraron diferencias significativas (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

La cosecha se realiza con ganchos de hierro formados por la unión de tres o cuatro varillas soldadas en la base y abiertas hacia los extremos formando una canasta, los cuales se unen y se sujetan con alambre a una vara de carrizo, con estos ganchos se cortan y se bajan una o varias pitayas, evitando así que estas se golpeen y se reduzca su valor comercial.

El momento de la cosecha lo indica el color de la fruta, el desprendimiento de las aréolas o las pitayas reventadas y se realiza durante todo el periodo de producción, comprendido entre los meses de abril y mayo, incluyendo la "privanza" (días de mayor abundancia de frutos); la cosecha normalmente se lleva a cabo a muy tempranas horas del día, con la finalidad de comercializarlas durante el mismo, ya que estos frutos son altamente perecederos y no duran más de uno o dos días en buen estado. Además, otro motivo por el cual se cosecha la fruta en la madrugada, es que la pulpa es muy sensible a la radiación, la cual es muy alta en esta época del año y puede ocasionar la pérdida de consistencia y color en la fruta, reduciéndose así su valor comercial.

Una diferencia importante entre las plantas silvestres y las cultivadas son las aréolas con sus espinas ya que estas últimas no persisten en el fruto maduro de las especies cultivadas como sucede en los frutos de la especie *Pachycereus*, puesto que en las diferentes variedades cultivadas se remueven fácilmente del fruto cuando éste madura, lo cual tampoco ocurre con los frutos colectados en las poblaciones silvestres. Por ese motivo, las pitayas de variedades cultivadas, se mencionan por los propios productores que son "peladoras".

La pitaya es consumida a nivel familiar, local y regional y comercializada en los grandes mercados de las ciudades cercanas a los centros pitayeros como Guadalajara y Ciudad Guzmán, Jalisco. En la época de mayor producción conocida como "privanza", los propietarios de pitayeras cultivadas puede llegar a obtener de 1,000 a 2,000 pitayas diarias en los huertos de 15 a 20 años en una superficie de una a dos hectáreas, de la cual la mayor parte es comprada por los comerciantes que año con año la expenden en los centros de venta.

Es común que intermediarios concurren a las poblaciones donde se producen pitayas para comprarlas a los productores. Inicialmente estos intermediarios seleccionan los frutos de mejor calidad y posteriormente les quitan manualmente las aréolas y las espinas; además se encargan de preparar, trasladar y vender la pitaya en los principales centros de consumo regional.

Otra parte de la producción la compran personas de los municipios que ahí mismo la comercializan al menudeo en modestos puestos instalados a los costados de la carretera. Estos también realizan la práctica del "pelado" de frutos ya que es una actividad relativamente sencilla, dado que las variedades que se cultivan se caracterizan por ser "peladoras". Esta tarea es realizada por ancianos y personas jóvenes del sexo femenino. Una vez peladas se colocan en chiquihuites, cajas o cubetas, dependiendo de la lejanía del lugar de venta. Mientras las pitayas llegan al consumidor, estas se acomodan en capas entre hojas de fresno o alfalfa para conservarlas frescas y para protegerlas de los rayos solares, que pueden causar pérdida de consistencia y color.

Por otro lado, también existen personas que se dedican a la renta de terrenos para instalar pitayeras, en este caso el dueño del predio recibe una quinta parte de la cosecha y el arrendatario que realiza las actividades desde la instalación del huerto, cultivo, cosecha y hasta la comercialización se queda con el resto (4/5 partes).

Otra forma de aprovechamiento del huerto consiste en la concesión que el propietario de la pitayera en producción hace con un mediero que cultive, vigile y venda la producción de la cual el 50% será para el propietario y el otro 50% será para el mediero. En algunos casos, cuando el dueño del huerto no puede cuidarlo, vende la producción de uno o varios años por una cantidad determinada y el comprador queda a expensas de la producción que pueda lograr y al precio que pueda venderla.

Una buena parte de los campesinos de la subcuenca de Sayula aún continúa realizando la colecta y venta de fruto de poblaciones silvestres en el área. Generalmente estas poblaciones se encuentran en lomeríos y laderas que rodean el vaso de la laguna de Sayula, donde predominan los suelos rocosos de baja fertilidad natural y pendientes pronunciadas, y que no son aptos para la agricultura. Estas poblaciones silvestres no sufren ningún tipo de manejo agronómico, por lo que su productividad está basada en la energía natural disponible.

La densidad promedio de plantas, tanto adultas como jóvenes, por ha es de aproximadamente 25, la cual es baja en comparación a otras poblaciones silvestres en otras regiones de los estados de Jalisco y Zacatecas. En su mayoría, las poblaciones silvestres del área están compuestas por plantas adultas, esto es un reflejo del alto grado de disturbio generado por actividades antropogénicas. Las actividades que han impactado estas poblaciones son la práctica de la agricultura de

“coamiles” para la producción de maíz, donde se realizan labores de desmonte de la vegetación nativa asociada al pitayo, así como la quema de especies de maleza y residuos del desmonte. La práctica de eliminar la vegetación por incendio, tiene fuerte impacto negativo sobre las poblaciones silvestres al provocarse la muerte de plantas o daños parciales irreversibles, que finalmente merman la población. Otra práctica que también ha tenido un severo impacto de estas poblaciones es la del pastoreo continuo por ganado bovino, la cual ha acelerado los patrones de sucesión vegetal de estos ecosistemas nativos de la región. Estas actividades se reflejan en una baja cantidad de plantas de edad joven o en etapa de desarrollo debido a su eliminación por las prácticas antes mencionadas. Esto se manifiesta en una distribución muy localizada o agrupada de las poblaciones silvestres y con un alto número de plantas de edad muy avanzada.

La producción promedio por planta adulta (mayores de 60 años) en las poblaciones silvestres, es de aproximadamente 100 frutos por temporada, mientras en plantas de una edad productiva joven (menores de 40 años) es de aproximadamente 30 frutos por planta. La producción total estimada es de aproximadamente 1,500 frutos por ha. El precio del fruto varía de acuerdo a la oferta del mismo; recientemente, en la primavera de 1998, este fruto alcanzó un valor de hasta \$ 2.00 por fruto (lo que equivale aproximadamente a \$ 12.00 por Kg) cuando es comercializado al menudeo en los centros de consumo como la ciudad de Guadalajara y de \$ 1.00 cuando se comercializa directamente en la propia región. Considerando un valor promedio de venta de \$ 0.80, la recolección de frutos en poblaciones silvestres representa un valor aproximado de \$ 1,200 por ha,

rentabilidad que es superior a la que un productor puede obtener de la siembra de cualquier cultivo básico en la región, tomando en cuenta que esta tarea se lleva a cabo únicamente con miembros de la propia familia en un periodo de mes y medio y prácticamente sin ningún tipo de inversión económica.

En los últimos dos años la pitaya se cotizó a precios comparables con frutos como la pera y la manzana, aunque la variedad conocida regionalmente como "Mamey", llega a alcanzar precios superiores a estos frutos.

Sistema de Producción de Pitayo en el Municipio de Autlán de Navarro, Jalisco

El municipio de Autlán de Navarro se localiza en la región suroeste del estado, y tiene una superficie de 962 km². Sus coordenadas extremas son de los 19°34'30" a los 19°53'45" de latitud norte y de los 104°07'00" a los 104°27'35" de longitud oeste, y se encuentran a una altura media de 900 msnm. Limita al norte con los municipios de Ayutla y Unión de Tula; al sur con Cuautitlán; al este con El Grullo y Tuxcacuesco; al oeste con Villa Purificación y Casimiro Castillo.

Este municipio se ubica dentro del eje volcánico en la parte central del estado y limita al norte con la Sierra Madre Occidental, al noroeste con la Mesa del Centro, y al oeste y sur con la Sierra Madre del Sur. La zona está constituida en su mayoría por entidades de origen volcánico, donde predominan rocas ígneas y sedimentarias tales como: arenisca-toba, conglomerado, caliza, andesita, riolita, basalto, brecha volcánica y yeso. Los suelos presentes en las áreas donde se desarrollan las plantaciones silvestres de pitayo se clasifican como feozem háplico como el principal tipo de suelo y vertisol pélico como suelo secundario. La

clase textural es media. Los suelos son someros y de poca profundidad y predomina el lecho rocoso (entre 10 y 100 cm de profundidad). Los suelos presentan variación en el pH ya que algunos presentan características que van desde ligeramente ácidas (6.0-6.7) hasta ligeramente alcalinas (7.0-7.5), con una textura en su mayoría del tipo migajón-arenoso y algunas presencias de migajón-limoso y franco. El contenido de materia orgánica de los suelos es bajo con valores de 2%, lo cual está asociado a niveles bajos de nitrógeno amoniacal (20-30 kg ha⁻¹). Sin embargo, el contenido de fósforo es normal (20-30 kg ha⁻¹), y los de potasio y magnesio en término medio (120-200 y 450-650 kg ha⁻¹, respectivamente). Las concentraciones de manganeso se consideran normales (10 -25 kg ha⁻¹), mientras el contenido de calcio es pobre (1000 -1500 kg ha⁻¹). En general, la fertilidad natural de los suelos donde se desarrollan las poblaciones silvestres de pitaya sujetas a recolección, presenta una condición de baja a media como producto de la perturbación del entorno natural debido a las prácticas de desmonte y pastoreo continuo, lo que ocasiona la pérdida de suelo por erosión hídrica (Puente, 1998). Es común que las poblaciones silvestres se desarrollan en las laderas de las colinas en suelos rocosos de baja fertilidad, por lo que también es común que las raíces de estas plantas formen simbiosis micorrícicas con hongos arbusculares (VAM) (Arceta *et al.*, 1999). La textura generalmente es del tipo migajón-arenoso y migajón-limoso franco.

El clima predominante en las zonas donde se encuentran las poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* sujetas a recolección en el municipio de Autlán, se clasifica dentro del grupo de climas cálidos predominando el subgrupo climas

cálidos subhúmedos, BS₁(h')w. Se presenta una precipitación media anual que oscila entre los 800 a 1200 mm y una probabilidad de lluvia invernal menor al 5%. La máxima incidencia de lluvias se presenta en septiembre con un rango de 220 a 230 mm y el periodo mínimo se manifiesta en abril, con un rango de 10 mm. La temperatura media anual es de 22°C. La máxima temperatura se presenta en los meses de junio, julio y agosto con una temperatura que oscila entre los 28 y 29°C, y la mínima en el mes de febrero con un valor de 23 a 24°C.

S. queretaroensis es un miembro del bosque tropical caducifolio, muy característico de la zona de Autlán. Esta especie se encuentra desarrollándose en conjunto con especies simpátricas, tales como: *Ceiba acuminata*, *Colubrina triflora*, *Cyrtocarpa procera*, *Gyrocarpus jatrophifolius*, *Hintonia latiflora*, *Ipomea cuernavacensis*, *Karwinskia humboldtiana*, *Guazuma ulmifolia*, *Thevetia ovata*, *Vitex mollis*, *Wimmeria lanceolata*, *Acacia macilenta*, *Agonandra racemosa*, *Albizia tomentosa*, *Bunchosia palmeri*, *Bursera* spp, *Lysiloma microphyllum*, *Prosopis laevigata*, entre otras (Vázquez et al., 1995).

La producción de pitaya en este municipio está basada totalmente en la recolección de frutos de poblaciones silvestres. Las principales poblaciones sujetas a recolección se encuentran ubicadas en seis localidades: Chiquihuitlán, Ayutita, Mezquitán, El corcovado, La noria, Lagunillas y en la cabecera municipal de Autlán, que se encuentran en altitudes que oscilan de 900 a 1,400 msnm. Estas poblaciones naturales de pitayo presentan una densidad de plantas promedio de 45 plantas ha⁻¹ entre adultas y jóvenes.

La producción de frutos promedio por planta de una edad productiva adulta (>60 años) es de 181 frutos, más la producción de plantas en edad reproductiva joven (<40 años), se obtiene una producción total promedio de frutos de 3160 ha⁻¹. Los frutos de esta región presentan un peso promedio de 120 g por lo que se obtiene un rendimiento promedio de 380 kg ha⁻¹.

Existe variabilidad en la densidad promedio de plantas dentro de las poblaciones silvestres ya que el grado de disturbio tiene un fuerte impacto en la reproducción de la especie. La baja densidad de plantas existentes en algunas poblaciones silvestres de la especie es el resultado del disturbio causado al entorno natural por actividades como el pastoreo continuo por ganado bovino y cuyo efecto directo se refleja en la eliminación de plantas jóvenes y en la aceleración de los patrones de sucesión vegetal y en algunos casos por la agricultura trashumante, a través de la formación de coamiles para la producción de maíz y calabaza, con los efectos subsecuentes de la eliminación de la vegetación nativa asociada al pitayo, así como la muerte de plantas por la práctica de quema. Esta actividad además de ser perjudicial para el equilibrio natural del ecosistema, es poco redituable o en la mayoría de los casos prácticamente nula, al no recuperar los costos invertidos por la pobre condición nutritiva y la alta pedregosidad de los suelos.

La actividad de recolección de frutos en poblaciones silvestres de pitayo en el municipio de Autlán de Navarro se tipifica bajo tres categorías de recolectores: categoría 1, los que viven en las localidades de referencia y poseen dentro de sus propiedades plantas de pitayo, y año tras año la familia se dedica a la recolección

de frutos que se comercializan directamente en el mercado de Autlán, o a través de intermediarios que acuden a los sitios de recolección; categoría 2, los campesinos que rentan la organera (huerto silvestre de pitayo) de algún propietario de las localidades mencionadas. Estos colectan el fruto y lo comercializan en el mercado o en las calles del referido municipio; categoría 3, los campesinos que colectan frutos en poblaciones silvestres ubicadas en sitios que las comunidades permiten la libre recolección y que por lo general se encuentran en lugares de difícil acceso, altos y con pendientes pronunciadas. En esta última categoría los frutos son cosechados por personas durante sus ratos libres y comúnmente son para autoconsumo.

Las poblaciones silvestres de pitayo de esta localidad reciben cierto manejo con la finalidad de facilitar las tareas de recolección y cuidados fitosanitarios. Por ejemplo, antes del inicio de la temporada de cosecha, los campesinos recolectores llevan a cabo labores de corte de arvenses que dificultan la recolección de frutos o que impidan el acceso a las plantas identificadas como plantas productivas. En la época de floración se realiza el control de plagas, específicamente la hormiga arriera o chancharras (*Atta* sp.), ya que este insecto daña severamente la producción al causar lesiones a las flores. El control de la hormiga se lleva a cabo con aplicaciones de insecticidas en polvo directamente en las madrigueras. Existen otros tipos de plagas que atacan a la planta de pitayo y sus frutos identificándose entre éstas la paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*), paloma huilota (*Zenaida macroura*), *Columbina* sp., calandria (*Icterus* sp.), murciélagos (*Arbiteus* sp., *Dermanura* sp. y *Sturnira* sp.), iguanas

(*Ctenosaura* sp.), así como roedores que son la rata (*Cricetidae* sp.) y tesmo (*Spermophilus variegatum*). Cabe aclarar que los recolectores las consideran plagas porque atacan la fruta y reducen la producción; algunas afectan a la fruta cuando está en floración y otras en la época de producción, afectando también la calidad y presentación de la misma.

La temporada de cosecha o recolección del fruto da comienzo a mediados del mes de abril y se lleva a cabo con una vara de carrizo u otate, llamada gancho, que tiene de largo de 5 a 10 m. En la parte superior de esta vara se coloca una horquilla de tres puntas de acero. Los frutos son depositados en el suelo, donde se desespina con un cuchillo o con un pedazo de madera seca. Después de su limpieza, se deposita en un canasto de carrizo ("chiquihuite") que tiene una capacidad para 300 ó 400 pitayas. Posteriormente los frutos son cubiertos con hojas de parota o algún otro follaje, para evitar su exposición directa los rayos solares y lleguen frescos al sitio de comercialización.

Los colores más comunes son el rojo y amarillo; en pocos casos se producen frutos de color rosa y morado. El color de fruto con mayor demanda es el rojo, siendo apreciado además por su exquisito sabor. En cuestión de sabor se menciona que los frutos de Chiquihuitlán son los más sabrosos que los de otras localidades, ignorándose hasta el momento las características que le dan este distintivo.

La comercialización se lleva a cabo por parte de los recolectores en los mercados, calles, terminales de autobuses y acotamientos de las carreteras, donde es ofrecida directamente al público a diferentes precios. Los frutos de las

primeras cosechas se cotizan a precios altos (\$ 1.00 por fruto); después, cuando la organera se encuentra en la época de mayor producción, que es en el mes de mayo, el precio se reduce hasta un valor entre \$ 0.40 y \$ 0.50. Cuando el fruto no es comercializado generalmente se regala a instituciones tales como asilo de ancianos, escuelas, y la cárcel municipal.

En la distribución del fruto de pitaya también intervienen personas que se dedican exclusivamente a la comercialización de la misma. Estas personas por lo general compran grandes cantidades de frutos (1000 a 3000 por día) pagando un precio de \$ 0.30 por unidad, el cual es menor al que se obtiene al comercializarlo directamente a los consumidores. Estos intermediarios empacan los frutos en cajas de madera y los transportan a municipios vecinos (Ayutla, Unión de Tula, Cuautla, Casimiro Castillo, La Huerta, Cihuatlán y Tomatlán), donde son comercializadas a precios que van de uno hasta dos pesos por fruto.

Un riesgo al que se enfrenta la persona que se dedica a esta actividad son: la lluvia, ya que una o dos tormentas acelera la maduración de la mayoría de los frutos, además el fruto cambia de sabor y la espina se pega a la cáscara dificultando su corte. Otro problema que enfrentan es el robo de frutos, por lo que es necesario realizar labores de vigilancia en sus organeras por las tardes o bien pagar por ello. Por otra parte, también es común el daño por roedores, lo que afecta la calidad y/o presentación de los frutos, además de mermar la producción. A lo anterior se suman las pérdidas del fruto durante la comercialización debido a su rápida descomposición y fragilidad al manejo.

Las personas que se dedican a la explotación del pitayo en la región de Autlán de Navarro tienen una edad promedio de 48 años, lo que indica que prácticamente no hay gente joven que se dedique a esta actividad, ya que la mayoría emigran a los Estados Unidos en busca de mejores oportunidades de empleo, problema característico de las zonas semiáridas, donde existe una marcada marginación de la población por el escaso desarrollo de los sectores productivos. La actividad de recolección del fruto de pitayo la realizan en su mayoría habitantes rurales, ya que la toman como una actividad económicamente importante para el sustento familiar.

La recolección de frutos se lleva a cabo con diferente grado de eficiencia. La mayoría de los recolectores cosechan de 100 a 200 frutos por día, obteniendo por temporada hasta 12,000 frutos. Considerando un valor promedio de venta en el mismo lugar de \$ 0.30 al ser vendida a intermediarios en la propia localidad, se obtiene por temporada la cantidad de \$ 3,600. Estas personas habitan en las localidades donde se desarrollan las poblaciones silvestres de pitayo y diariamente acuden en las primeras horas del día a recolectar las pitayas, tarea que se realiza entre los miembros de la familia. Otra cantidad menor de recolectores puede lograr recolectar de 200 a 300 frutos por día, lo que representa un total de 18,000 frutos por temporada, que son comercializados en el mercado o calles de Autlán a un precio promedio de \$ 0.60 y cuyo valor comercial llega a ser de \$ 10,800. Otro grupo reducido de recolectores contrata personal para esta práctica y vigilancia de las organeras, en las cuales llegan a recolectar hasta 300 ó más frutos por día, lo que representa una cantidad de

24,000 frutos por temporada, los cuales son comercializados en el mercado local o abastecen pedidos preestablecidos y cuyo valor comercial promedio es de \$ 0.60, por lo que obtienen una cantidad de \$ 14,400 (Puente, 1998).

Esta actividad tiene un importante impacto económico en las familias de estas zonas rurales, considerando el ingreso total generado a partir de una especie cuya capacidad productiva no depende prácticamente de ningún tipo de manejo agronómico o requerimiento de energía antropogénica y cuya inversión se limita a la renta de las organeras.

Si se considera que el ingreso económico de un trabajador agrícola del municipio de Aullán que gana en promedio \$ 30 por día, esto representa \$ 9,390 al año, cantidad inferior a la obtenida por un recolector de fruto de pitayo, para lo cual sólo tiene que invertir un periodo de dos meses, pudiendo dedicar el resto del año a otras actividades complementarias como la explotación de otras especies silvestres presentes en la región, entre ellas ahuilotes, bonetes y nopal de verdura.

El régimen de propiedad se encuentra distribuido de la siguiente forma: el 17% son ejidatarios y comuneros que rentan a particulares la organera (grupos de plantas de pitayo silvestres delimitados por lienzos de piedras, arroyos o lienzos de alambre). Los arrendatarios se enfrentan a los problemas del alza de la renta cada año, y a la muerte de las plantas (según su propia información, 4 ó 5 plantas de las mejores mueren cada año). El 21% son ejidatarios, y regularmente rentan parte de su dotación de tierra, dejando la mejor para recolectar la fruta y comercializarla. El 50% pertenece a una comunidad. Éstos recolectan junto con

su familia la fruta para venderla a intermediarios o comercializarla en el mercado del municipio. El 1% es propietario, (persona que compró un derecho ejidal y renta o recolecta el fruto para consumo propio). El 11% no es propietario y recolecta la fruta en terreno de la comunidad, pagando un derecho a las autoridades; otros recolectan en áreas altas y de difícil acceso junto con sus familiares, lo cual generalmente es para consumo propio.

Sistema de Producción de Pitayo en el Municipio de Moyahua de Estrada, Zacatecas

Una de las principales zonas de recolección de frutos de pitaya en poblaciones silvestres del estado de Zacatecas se localiza en la zona de Santa Rosa, en el municipio de Moyahua de Estrada; que se ubica en la parte sur del estado de Zacatecas, en el llamado "Cañón de Juchipila". El municipio de Moyahua se localiza a los 21° 16' de latitud norte y a los 103° 10' de longitud oeste y a 1,180 msnm con una extensión territorial de 29,509 ha. La comunidad de Santa Rosa se encuentra 11 km al sur de la cabecera municipal, 221 km al sur de la ciudad de Zacatecas y a 97 km al norte de la ciudad de Guadalajara, Jalisco. El municipio de Moyahua se caracteriza por la presencia de pendientes mayores del 40% en el 70% de su territorio, y en la parte norte y noroeste existen pendientes entre el 5% y 20%.

El municipio de Moyahua de Estrada se encuentra asentado en una formación geológica de la era mesozoica, del periodo cretácico, constituida fundamentalmente por roca de origen sedimentario, pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Occidental y a la subprovincia de sierras y valles zacatecanos. La región del

Cañón de Juchipila pertenece a la región geográfica de la altiplanicie meridional de nuestro país y su topografía está integrada por dos sierras grandes: la de Morones y la de Nochistlán, que tienen una altura media de 2,000 msnm y forman fundamentalmente el Cañón de Juchipila, con cerros más o menos elevados, conformando lomeríos hacia el río Juchipila, en cuyas cercanías existen áreas planas donde tradicionalmente se ha desarrollado una agricultura de riego.

El clima del Cañón de Juchipila, según la clasificación de Köppen, modificada por Enriqueta García (1981) es BS, hw(w), considerado el menos seco de los BS ; semicálido con invierno fresco, temperatura media anual entre 18 y 22°C y la del mes más frío de 18°C; tiene un régimen de lluvias de verano por lo menos diez veces mayor cantidad de lluvias en el mes más húmedo, de la mitad más calurosa del año, que es la más seca, con un porcentaje de lluvia invernal del 5% de la anual; tiene una precipitación media anual de 629 mm, una temperatura media anual de 22°C, una temperatura máxima de 41°C y una mínima de 2°C, una isoyeta de 800 mm, una insolación media anual de 2,700 horas, humedad media relativa anual de 35% y 20 días al año con probabilidad de heladas.

La vegetación en los márgenes del río Juchipila se caracteriza por la presencia de sauce (*Salix* sp.), álamo (*Populus* sp.), guamuchil (*Ephiytecolobum dulce*), mezquite (*Prosopis glandulosa*), y el sabino (*Taxodium distichum*). En las partes medias se encuentra selva baja caducifolia, con especies predominantes no espinosas como *Lysoloma*, *Bursevas*, *Opuntia* sp., *Narcos ipomaeas* y *Amphiterygium* sp. En las partes medias o cerriles existe matorral cracicaule, bosque y chaparrales, así como especies indicadoras de perturbación del ecosistema natural, como

huizache (*Acacia tortuosa*), huizcolote (*Acacia* sp.), zacate navajita (*Bouteloua curtipendula*).

La explotación de *S. queretaroensis* en el municipio de Moyahua de Estrada se lleva a cabo en poblaciones silvestres, las cuales se encuentran localizadas en predios cuya vocación es de agostadero y que se encuentran ubicadas en laderas o partes altas de los cerros. La producción de pitaya en el municipio se caracteriza como un sistema de producción agrícola específico que difiere de los patrones involucrados en los otros sistemas de producción de cultivos básicos característicos de la región. Se distingue por ser un sistema de producción natural basado en la explotación de poblaciones silvestres, cuya capacidad productiva se basa en la explotación de la energía natural existente, excluyéndose totalmente cualquier tipo de energía antropogénica o de manejo agronómico de las poblaciones naturales.

El sistema de producción prácticamente excluye costos de producción directos e indirectos, comparado con los cultivos básicos explotados en la región, ya que se lleva a cabo mediante la participación familiar, generándose únicamente los costos por renta de la pitayera y comercialización de la fruta cosechada. Esta particularidad del marco económico de explotación de la especie permite una alta redituabilidad económica que supera a la de los cultivos de explotación regional, lo que se refleja en grandes beneficios socioeconómicos para las familias de la región en donde las condiciones climáticas y topográficas limitan la productividad agrícola, aparte de ofrecer una oportunidad para un amplio sector de la población sin tenencia de tierra. Aunado a lo anterior, los precios que alcanza la fruta, cuya demanda se basa en su

calidad y gusto, así como en su presencia en los mercados cuando el resto de las frutas de la región aún no se cosechan.

El sistema de producción está basado en la recolección y venta de la fruta; en su mayoría, los recolectores no son los propietarios de las pitayeras, sino que las arriendan por la temporada de producción de la fruta y la comercializan mediante el canal "recolector-consumidor". La explotación de las pitayeras es un fenómeno rigurosamente estacional de aproximadamente 45 días (mayo-junio). El monto del arrendamiento de la pitayera lo fija el productor con base en una inspección de la misma durante el mes de marzo en donde se evalúa cualitativamente la cantidad de flores presentes por planta, criterio que le permite fijar el costo de la "renta" a los recolectores. A su vez, estos siguen la misma estrategia para acordar el costo de la renta. Una vez acordado el costo de la renta de la pitayera, es común que los arrendatarios realicen algunas tareas de aclareo de la vegetación nativa asociada al pitayo, con la finalidad facilitar el acceso y trabajo de los recolectores. Un aspecto sobresaliente del sistema de explotación de la especie es que el costo de la renta de la pitayera es recuperable en un lapso de 2 a 4 días en la temporada de mayor producción (Lara, 1998).

Las primeras frutas son recolectadas en los últimos diez días del mes de abril, y por lo general son destinadas al consumo familiar. La etapa de comercialización de la pitaya básicamente inicia cuando es factible la recolección de 30 a 40 frutos, cuando ya se considera redituable la comercialización (traslado y venta) en los sitios de consumo cercano como Santa Rosa o Juchipila, Zacatecas; en esta época la fruta alcanza precios que superan hasta en un 200% al promedio de la temporada. La

integración familiar a las tareas de recolección se incrementa conforme aumenta la producción, la cual inicia a partir de las 6:00 horas con la finalidad de recolectar el mayor número de frutos e inmediatamente trasladarlos a los centros de consumo, así como para evitar que las temperaturas altas de la temporada afecten la consistencia y calidad de la fruta.

La recolección de la pitaya de la planta se realiza con un instrumento diseñado por los propios recolectores y el cual consiste de dos partes: el gancho, que es un carrizo, otate o el tallo seco de cualquier otra planta de la región de una longitud de 3 a 5 metros, y la "rosa", que es un carrizo u otate dividido longitudinalmente en 6-8 partes con divisiones separadas con alambres o por un pezón de calabaza ubicada en el fondo de la "rosa" formando de esta manera un cono que servirá de receptáculo hasta para quince pitayas.

Una vez colectadas, las pitayas se limpian (quitarles las espinas) ya sea con los dedos o auxiliándose de un par de varas secas. Ya limpias, se colocan con la apertura de la cáscara - que expone la pulpa de la fruta - hacia arriba y son colocadas en cubetas metálicas para su posterior traslado a la carretera para su comercialización o bien para llevarlas a centros de consumo. La temporada de recolección, que inicia a finales de abril, se alarga hasta mediados del mes de junio, fecha en la cual se inicia el establecimiento del temporal de lluvias, que provocan una pronunciada disminución de la cantidad de pitaya apta para la recolección y venta.

En la región de Moyahua de Estrada, el sistema de explotación y comercialización de la especie, desde el punto de vista socioeconómico, reviste un aspecto de mayor importancia en comparación, por ejemplo, a las del estado de

Jalisco debido principalmente a la condición marginal de esta zona como reflejo de la falta de desarrollo de los sectores productivos, que se manifiesta en nula o escasa oportunidad de empleo y la fuerte repercusión negativa que esto tiene en el ingreso familiar y cuya población en su mayoría se ve obligada a emigrar a las capitales vecinas o de preferencia a los Estados Unidos de Norteamérica. Estos aspectos socioeconómicos son los indicadores precisos de la necesidad de conformar estrategias tecnológicas y estructurales de carácter oficial que promuevan la explotación de especies nativas como una alternativa de solución parcial de la situación precaria de los habitantes de este tipo de regiones que día a día se convierten en el denominador común del país.

Los colores de pulpa predominante son el rojo y el amarillo. El número promedio de frutos recolectados por hectárea es de aproximadamente 2,937 por temporada, y si se estima un peso promedio por fruto de aproximadamente 100 g, por lo que se obtiene un rendimiento promedio de 293 kg ha⁻¹. El producto cosechado tiene un valor promedio de \$ 3,950 por ha considerando un valor promedio por fruto de \$ 1.30. El costo promedio invertido por un recolector por ha es de \$ 947, incluyendo renta de la pitayera y costos generados por la recolección y comercialización; su beneficio promedio por hectárea es de \$ 2,234. De las 111 ha en producción en la zona de Santa Rosa, Zacatecas, se obtiene una producción total de 190,000 frutos (190 toneladas) cuyo valor comercial es de \$ 247,000, lo que tiene un beneficio directo en 61 familias (252 personas) entre propietarios (18) y recolectores (43). Otro aspecto relevante es que durante el periodo de recolección de la pitaya (47

días) se generan en Santa Rosa 40 empleos en forma directa por 1900 jornales, con una derrama económica de \$ 76,000 (Lara, 1998).

En la comunidad de Santa Rosa, que es la principal área de explotación de las poblaciones silvestres existentes del municipio de Moyahua Estrada, existen aproximadamente 111 ha con un número aproximado 5,715 plantas de pitayo. Ésta área productora de pitaya presenta tres tipos de patrones de explotación: pitayo, agostadero para ganado bovino y en menor grado uso agrícola basado en la producción de maíz bajo el sistema de "coamiles". La superficie promedio de las pitayeras es de 2.71 ha, pero existen superficies que no son explotadas comercialmente por su ubicación y difícil de acceso y que por la distribución de plantas el rendimiento promedio por hectárea es bajo. La superficie de pitayo susceptible de explotación comercial representa el 19% de la dedicada a otros cultivos. En la zona existe una gran cantidad de plantas jóvenes que aún no alcanzan la etapa productiva y que representan el 37% del total de plantas en explotación (5,715), mientras que las plantas adultas representan el 67% de esa población. La densidad de plantas por ha promedio es de 19 plantas jóvenes y 32 plantas adultas en edad productiva o susceptibles de explotación. La presencia de un alto número de plantas jóvenes en desarrollo es el reflejo del grado de disturbio presente en esta zona, ya que de acuerdo con observaciones en las zonas productoras de la subcuenca de Sayula, Jalisco, específicamente Zacoalco de Torres, y en Autlán, Jalisco, esta área de producción de pitaya presenta el menor grado de disturbio debido a que las prácticas de pastoreo por ganado bovino, la siembra de maíz, y la tala de la

vegetación nativa asociada al pitayo es menor, por lo que se encuentra en mayor equilibrio los elementos que componen el ecosistema nativo del área.

Las poblaciones de pitayo silvestre en los estados de Jalisco y Zacatecas, están sufriendo una disminución en su distribución y densidad según observaciones y datos obtenidos con entrevistas a campesinos de las localidades donde tienen su hábitat. Las principales causas de esta disminución son la acción del tiempo sobre la planta o la senectud de la misma, por lo que es común encontrar plantas desgajadas ya muertas; perturbación de la vegetación nativa con la apertura de nuevas áreas de cultivo "coamil". Este sistema tradicional consiste en cortar y quemar vegetación secundaria; la quema se hace sin tener ninguna protección, lo cual afecta a las poblaciones silvestres con la muerte posterior de plantas. Se considera que este sistema de agricultura es el que más afecta a las poblaciones silvestres. Por otra parte, el pastoreo continuo por ganado bovino también ha tenido un fuerte impacto negativo en las poblaciones silvestres, ya que esta práctica afecta fuertemente la capacidad reproductiva de la especie al eliminar plantas que se encuentran en un estado inicial del desarrollo.

Por la actividad económica generada y su función ecológica, las poblaciones silvestres de pitayo representan una buena alternativa para zonas semiáridas de los estados de Jalisco y Zacatecas, pero se requieren el apoyo de esquemas de conservación de este importante recurso genético y de explotación más sustentables acordes a cada zona en particular, así como estudios a corto plazo de canales de comercialización para el consumo fresco y de mediano plazo para su industrialización. Por otra parte, se requiere una mejor organización de

parte de propietarios y recolectores con la finalidad de explorar y explotar más directamente los mercados de consumo de esta fruta, y de esta forma obtener una mayor rentabilidad del cultivo.

Si bien es cierto, las poblaciones silvestres representan una buena alternativa económica, se requiere también realizar estudios para implantar la explotación del cultivo en forma intensiva y con cierto manejo agronómico, ya que este tipo de explotación ha demostrado una mayor rentabilidad económica que varios cultivos básicos en este tipo ambientes.

LITERATURA CITADA

Aldana, R. M. 1986. El Campo Jalisciense durante el Porfiriato. Instituto de Estudios Sociales. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México.

Arceta, G. J.E., E. Pimienta-B., J. Zañudo H, y V. Olalde P. 1999. Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) asociada con micorrizas vesículo-arbuscular. *Agrociencia* 33(1) :91-98.

Arreola, N. H.J. 1990. Inventario de las Cactáceas de Jalisco. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 35(1) :3-12.

Cruz-Hernández, P. 1984. Algunas características del cultivo de la pitaya (*Stenocereus* spp.) en el estado de Puebla. En : Simposio sobre el aprovechamiento del pitayo. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca, México. pp : 49-62.

Cuevas, P. F.J. 1996. Influencia de factores físicos y bioquímicos en la senescencia de segmentos de ramas de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.

García, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática Köppen, para adaptarla a las Condiciones de la República Mexicana. 3a. ed. México.

Huerta M. F. 1995. Aspectos ecológicos del pitayo y cardón en la cuenca de Sayula, Jalisco. México, Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados Chapingo, México.

Lara C. D. 1998. Evaluación económica del sistema de producción de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) en Santa Rosa, municipio de Moyahua de Estrada, Zacatecas. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.

Lomeli-Mijes, E. y E. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 13-20.

Llamas, L.I.J. 1984. El cultivo del pitayo en Huajuapán de León. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 29 :62-65.

Neri-Luna, C. E. Pimienta-Barrios, y C. Robles-Murguía. 1993. Cambios fisiológicos durante el proceso de senescencia en cladodios jóvenes de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). *Agrociencia* 4 : 7-18.

Pimienta-Barrios, E. y M.L. Tomas-Vega. 1993. Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38 :82-88.

Pimienta-Barrios, E y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics o pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120:1082-1086.

Pimienta- Barrios, E., C. Robles M., P.S. Nobel, F.M. Huerta M. y A. Domínguez. T. 1995. Ecofisiología y productividad de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). En: Pimienta Barrios E, C. Neri. Luna, A. Muñoz Urias y F. M. Huerta. Martinez (compiladores). Conocimiento y aprovechamiento del nopal. 6o Congreso Nacional y 4o Congreso internacional, Zapopan, Jalisco. México. pp. 179-185.

Puente, O. P. 1998. Caracterización del sistema de producción del pitayo silvestre (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) en el municipio de Autlán de Navarro, Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad de Guadalajara.

Salcedo, P.E. y H. Arreola N. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 36 :84-91.

Sánchez-Mejorada, R.H. 1982. Algunos usos prehispánicos de las cactáceas entre los indígenas de México. Secretaria de Desarrollo Agropecuario. Gobierno del Estado de México. Toluca, México.

Salisbury, B.F. y C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. 4a. ed. Wadsworth. Belmont, California. 759 p.

Vázquez, G.A. J., R. Cuevas, G. T. Cochrane S., H. Iltis H., F. J. Santana M. y L. Guzmán H. 1995. *Flora de Manantlan*. Universidad de Guadalajara - IMECBIO - University of Wisconsin. Madison.

**4. CRECIMIENTO PRIMARIO EN POBLACIONES
SILVESTRES DE PITAYO (*Stenocereus
queretaroensis* (Weber) Buxbaum) Y SU RELACIÓN
CON EL CLIMA Y MICORRIZAS**

**CRECIMIENTO PRIMARIO EN POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO
(*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) Y SU RELACION CON EL
CLIMA Y MICORRIZAS**

**PRIMARY GROWTH OF PITAYO (*Stenocereus queretaroensis* (Weber)
Buxbaum) WILD POPULATIONS AND ITS RELATION WITH CLIMATE AND
MICORRHYZAE**

RESUMEN

El pitayo de Querétaro (*Stenocereus queretaroensis*) es una cactácea columnar que forma parte de la selva baja subtropical y tropical caducifolia en las regiones semiáridas de México. El lento crecimiento que presentan las plantas, ha sido uno de los principales factores que ha limitado el desarrollo de plantaciones cultivadas del pitayo de Querétaro, ya que los productores tienen que esperar hasta ocho años para obtener rendimientos comerciales lucrativos. El objetivo de este trabajo es caracterizar el crecimiento primario en ramas de *S. queretaroensis* y evaluar su relación con el clima y micorrizas asociadas en las localidades de Autlán (AJ), y Zacoalco de Torres (ZTJ) en el estado de Jalisco, y de Santa Rosa (SRZ) en Zacatecas. El crecimiento primario en *S. queretaroensis* empieza al principio del verano en ZTJ y AJ. En SRZ inicia al final del verano. Este dura 150 días en ZTJ y AJ y 120 días en SRZ. El crecimiento en las tres localidades presenta una curva simple en la que se distinguen tres fases de crecimiento: la primera es la logarítmica, de corta duración, que es seguida por una lineal que es de mayor duración, con las tasas mas altas de crecimiento y la de senectud que ocurre al

principio del invierno cuando las temperaturas del aire empiezan a reducirse. El crecimiento primario final acumulado en AJ fue superior en un 53 % (19.5 cm) al registrado en ZTJ (9.2 cm) y 33 % superior al registrado en SRZ (12.9 cm). La mayor tasa de crecimiento registrada en plantas de *S. queretaroensis* en AJ se relacionó con los mayores porcentajes de infección radical por hongos micorrícicos arbusculares. En especial se encontró una notable relación entre la infección por arbusculos y el mayor crecimiento final acumulado en plantas de la localidad de AJ. *

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Stenocereus queretaroensis, crecimiento primario, clima, micorrizas (VAM).

ABSTRACT

Queretaro pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) is a columnar cacti that is an important component of the tropical and subtropical deciduous forests on the semiarid regions of Mexico. The slow growth of *Stenocereus queretaroensis* plants, had been one of the main factors that had limited its cultivation, because eight years are required to obtain a large enough production for commercial profitability. The main aim of this work is to characterize the primary growth in branches for *S. queretaroensis* plants and evaluate its relation with climatic factors and mycorrhizal infection in naturally occurring stands in Autlan (AJ) and Zacoalco de Torres (ZTJ) in Jalisco state and Santa Rosa (SRZ), in Zacatecas. Primary growth in branches of *S. queretaroensis* at ZTJ and AJ began at the start of

the summer, in contrast in SRZ it began at the end of the summer. The time of growth stem extension in plants at ZTJ and AJ was 150 days and 120 days in plants at SRZ. Primary growth for pitayo at the three localities studied shows a simple curve with three growth phases, a logarithmic phase which showed slow growth, followed by a lineal phase that occurs during the summer with the highest growth rate, and a senescence phase that occurs at the beginning of the winter when air temperatures decrease. The final cumulative stem extension in plants at AJ was 53 % (19.5 cm) superior to those from ZTJ (9.2 cm) and 33 % to SRZ (12.9 cm). The Highest cumulative stem extension was according to the highest root infection percentages by arbuscular mycorrhizae observed in plants from AJ. We find a special AM-fungal infection by arbuscules and the highest final growth relation in plants at AJ.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Stenocereus queretaroensis, primary growth, climate, micorrhyzae (VAM).

INTRODUCCIÓN

Cada vez existe mayor interés por parte de los habitantes de las zonas semiáridas del occidente de México para llevar al cultivo el pitayo de Queretaro (*S. queretaroensis*), como recientemente ha ocurrido en algunas localidades de los estados de Jalisco y Michoacan (Pimienta-Barrios, 1999). No obstante que recientemente se inicio el cultivo de esta especie en algunas localidades de la subcuenca de Sayula en el estado de Jalisco, la superficie cultivada es aún pequeña (1,000 ha) (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994), por lo que los volúmenes que se obtienen de las poblaciones silvestres superan a los de las cultivadas (Neri *et al.* 1999). Uno de los factores que ha limitado la domesticación de *S. queretaroensis* es el crecimiento lento que presentan las plantas cuando se establecen a partir de segmentos de ramas, lo que ocasiona que se tenga que esperar más de siete años para obtener rendimientos comerciales aceptables (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). También ha llamado la atención el hecho de que el crecimiento de las ramas ocurre en el otoño, cuando empieza la disminución de la temperatura del aire y la disponibilidad de agua en el suelo es extremadamente baja, además que el crecimiento de las ramas no coincide con el crecimiento reproductivo y radical (raíces de lluvia") (Pimienta *et al.*, 1998; Pimienta-Barrios y Nobel, 1994) como ocurre con la mayoría de las especies frutales (Ryugo, 1988). Estudios comparativos recientes entre esta cactácea y otras que presentan tasas mas altas de crecimiento como es el caso de *Opuntia ficus-indica*, revelaron que en *S. queretaroensis* el crecimiento lento se relaciona con niveles bajos de N, Fe y Mn y contenido bajo de clorofila, lo cual a su vez se refleja en bajas tasas de asimilación de CO₂ (Nobel y

Pimienta-Barrios, 1995; Pimienta-Barrios y Nobel, 1998). Sin embargo, otras causas biológicas y físicas características de los ambientes semiáridos en que se desarrolla esta especie pueden estar relacionadas a su crecimiento lento. Con el fin de contribuir al conocimiento de las causas que regulan el crecimiento del pitayo, en este trabajo se estudió la relación entre micorrizas arbusculares (VAM) y algunas variables climáticas en el crecimiento primario de ramas de plantas jóvenes y adultas en poblaciones silvestres en los estados de Jalisco y Zacatecas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se llevó a cabo en poblaciones silvestres de pitayo aledañas a las localidades de Santa Rosa, de Moyahua, Zacatecas (SRZ), en Zacoalco de Torres, Jalisco (ZTJ) y en Autlán, Jalisco (AJ).

El crecimiento primario se midió en cada localidad en dos ramas de 10 plantas jóvenes (< 30 años) y 10 adultas (> 60 años). En ZTJ el crecimiento en ramas se registró cada mes a partir de julio de 1995 hasta el mes de diciembre de 1996, en SRZ y AJ se registró desde julio de 1996 a enero de 1997. El crecimiento fue medido con un flexómetro calibrado cuya parte baja fue alineado a una marca de referencia sobre la rama.

Para el análisis de la relación entre el crecimiento y el clima se utilizó información de precipitación y temperatura a nivel diario de estaciones climatológicas de la Comisión Nacional del Agua cercanas a los sitios de estudio. Con estos datos se calcularon los promedios mensuales de temperatura máxima y mínima para los períodos de crecimiento (Figura 1A, B y C).

Los datos obtenidos del crecimiento primario fueron sometidos a un análisis de varianza bajo un diseño completamente al azar (Steel y Torrie, 1980) mediante un programa estadístico (SAS, 1985).

Para determinar la asociación con hongos VAM en raíces, por única vez se colectaron, durante el periodo de lluvia comprendido de junio a octubre de 1996, raíces finas conocidas como "raíces de lluvia" en las tres localidades en estudio y se fijaron en FAA (v/v) 10 % formalin : 5 % ácido acético : 85 % etanol, clarificadas con una solución de KOH (10 %) (w/v) en un autoclave, después fueron teñidas con una solución de azul de tripano que contenía volúmenes iguales (1 :1) de ácido láctico a 85 % (peso/peso) y glicerina y azul de tripano a 0.05 % (peso/volumen), para revelar los componentes fúngicos de la micorriza (Phyllips y Haymann, 1970). Después de teñir las raíces, se montaron 10 segmentos de 1.0 cm de longitud en portaobjetos con tres repeticiones los cuales se examinaron en un microscopio de luz marca Leitz bajo los objetivos 10 a 40x. El porcentaje de colonización por micorrizas fue estimada mediante el porcentaje de los segmentos de raíces que contenían hifas, vesículas y arbusculos.

RESULTADOS

En ambos periodos evaluados, el crecimiento primario final acumulado en ramas de plantas jóvenes de *S. queretaroensis* en AJ fue 53 % y 38 % superior ($P < 0.01$) al registrado en ZTJ, y 33 % superior ($P < 0.01$) al registrado en SRZ (Cuadro 2). El crecimiento primario en plantas jóvenes *S. queretaroensis* en las tres localidades es de forma sigmoideal (Salisbury y Ross, 1992), con una duración

de 120 a 150 días en AJ, de 90 a 120 días en SRZ y de 150 a 180 días en ZTJ, en la que se reconocen tres fases: logarítmica, lineal y de senectud (Figura 2 B, D y F).

Cuadro 2. Promedios del crecimiento primario final acumulado en ramas de plantas jóvenes y adultas en poblaciones silvestres de pitayo (*S. queretaroensis*) en tres localidades del occidente de México.

Localidad	Crecimiento final acumulado (cm)			
	Jóvenes		Adultas	
	96	97	96	97
AJ	19.4 a	19.3 a	23.1 a	27.4 a
SRZ	12.9 b	12.9 b	21.8 a	27.5 a
ZTJ	9.2 b	11.9* b	24.1 a	17.9* b

Medias dentro de cada columna con letras diferentes son significativamente diferentes según DMS : ** $P < 0.01$. (En jóvenes $n = 10 - 19$; Adultas $n = 15 - 27$).

* El valor del crecimiento corresponde al registrado en 1995

El crecimiento de las ramas en plantas jóvenes empezó más temprano en ZTJ, que en AJ y SRZ (Figura 2 B, D, y F). La fase logarítmica es de corta duración y el crecimiento es lento. Esta fase se observó al inicio del verano en ZTJ (julio), con una tasa promedio de 0.043 a 0.055 cm d^{-1} , y en la segunda mitad

del verano en AJ (agosto) con una tasa promedio de 0.088 a 0.111 cm d⁻¹ y en SRZ, inicia al final del verano (septiembre) con 0.070 a 0.149 cm d⁻¹.

La fase lineal es de mayor duración, con un crecimiento más rápido y constante, lo cual es indicador de una mayor actividad del meristema apical de la rama. En AJ, la fase lineal empezó en septiembre y se extendió hasta noviembre (final del verano), y en SRZ, esta fase únicamente se presentó en el mes de octubre (mediados de otoño). En ZTJ la fase lineal inició en agosto y se extendió hasta octubre (final del verano e inicio del otoño). La mayor tasa de crecimiento primario por día durante la fase de lineal se registró en las localidades de AJ (0.132 cm a 0.147 cm) y SRZ (0.141 cm a 0.182 cm) y la menor en ZTJ (0.076 cm).

Durante la fase de senectud el crecimiento declinó gradualmente, hasta que cesó completamente durante el invierno. La fase de senectud empezó al inicio del invierno en AJ y SRZ, con una tasa de crecimiento promedio que varió de entre 0.001 hasta 0.010 cm d⁻¹; en ZTJ al final del otoño con una tasa promedio de entre 0.018 a 0.053 cm d⁻¹. El crecimiento se reanudó de nuevo en la siguiente estación de verano (Figura 2 B, D y F).

El crecimiento final acumulado en plantas adultas fue superior al de plantas jóvenes y no se registró diferencia en el crecimiento entre las localidades estudiadas en ambos años de estudio (Cuadro 2). Sin embargo en las localidades de AJ y SRZ, el crecimiento primario final acumulado en 1997 fue superior al registrado en 1996. Al igual que en plantas jóvenes, el crecimiento en ramas inició más temprano en ZTJ en el mes de agosto (mitad del verano) con una duración de 150 días (Figura 2 B, D y F). En AJ y SRZ el crecimiento de las ramas inició un

mes después, en el mes de septiembre (final del verano). En AJ el crecimiento presentó una duración de 120 días terminando en el mes de diciembre. (invierno).

- En SRZ, el crecimiento duró 120 días finalizando en el mes de diciembre de 1996 (invierno) y en 1997 fue de 90 días finalizando en el mes de noviembre (final del otoño).

El crecimiento de ramas en plantas adultas en las tres localidades es también de forma sigmoide con tres fases; logarítmica, lineal y de senectud. Sin embargo, en plantas adultas la fase logarítmica es de corto tiempo y difícil de distinguir como una fase separada y que ocurre prácticamente en los primeros días de iniciada la actividad meristemática en las ramas de *S. queretaroensis*. En AJ y ZTJ la fase lineal duró 60 días; de septiembre a octubre en AJ y de agosto a septiembre en ZTJ. En contraste, en SRZ la fase lineal fue de 90 días (de septiembre a noviembre) (Figura 2 B, D y F). Sin embargo, las ramas de plantas adultas en ZTJ presentaron la menor tasa de crecimiento durante la fase lineal. La fase de senectud se presentó al final del otoño en ZTJ (noviembre) y al inicio del invierno en AJ y SRZ (diciembre) (Figura 2 B, D y F).

En 1996 la tasa de crecimiento promedio por día en ramas de plantas jóvenes de AJ y SRZ fue superior en un 53 % y 43 % respectivamente, a la registrada en ZTJ (Cuadro 3).

Igualmente, en 1997 la tasa de crecimiento por día registrada en AJ y SRZ fue superior en un 60 % y 63 % respectivamente, a la registrada en plantas jóvenes de ZTJ en 1995 (Cuadro 3).

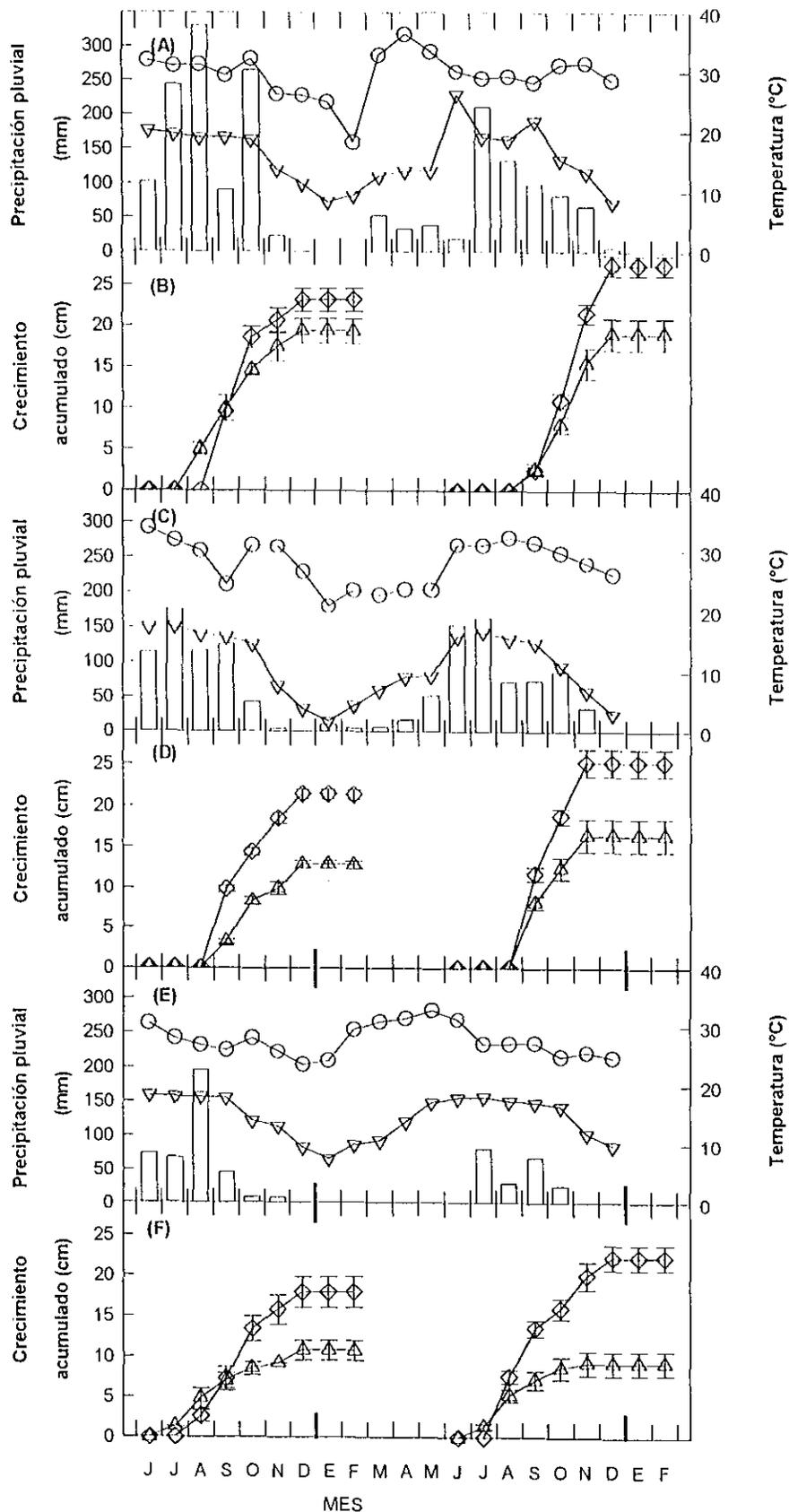


Figura 2. Precipitación pluvial (barras) y temperatura del aire máxima (○) y mínima (▽) promedio mensual y crecimiento primario acumulado en plantas jóvenes (△) y adultas (◇) en poblaciones silvestres de *Stenocereus queretaroensis* en Autlan, Jal. (A), Rosa, Zac. (B), durante 1996 y 1997, y Zacoalco de T. Jal. (C) durante 1995 y 1996

Cuadro 3. Tasa promedio de crecimiento primario por día en ramas de plantas jóvenes y adultas en poblaciones silvestres de pitayo (*S. queretaroensis*) en tres localidades del occidente de México.

Localidad	Crecimiento promedio (cm d ⁻¹)			
	Jóvenes		Adultas	
	96	97	96	97
AJ	0.129 a	0.165 a	0.192 a	0.228 b
SRZ	0.107 a	0.179 a	0.181 ab	0.300 a
ZTJ	0.061 b	0.066*b	0.160 b	0.114*c

Medias dentro de cada columna con letras diferentes son diferentes según DMS : * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. (En jóvenes n = 10 - 19 ; Adultas n = 19 - 27).

En 1996, la tasa de crecimiento promedio por día en ramas de plantas adultas de *S. queretaroensis* en AJ fue superior (17 %) a la registrada en ZTJ y SRZ (6%). A su vez, la tasa de crecimiento registrada en SRZ fue superior (12%) a la de ZTJ (Cuadro 3). Por otra parte, la tasa de crecimiento por día registrada en 1997 en ramas de plantas adultas en SRZ fue superior en un 24 % y 62 % a la registrada en AJ en 1997 y ZTJ en 1995 respectivamente.

El inicio de la colonización de las "raíces de lluvia" por hongos micorrícicos en 1996 en plantas está relacionado con el inicio del periodo de lluvias. En las

tres localidades la infección se inició al empezar el verano, por lo que las primeras estructuras micorrícicas se observaron poco tiempo después del inicio del periodo de lluvias. Los porcentajes de colonización se incrementaron gradualmente durante el verano. Se observaron diferencias marcadas en los porcentajes de infección o colonización de las "raíces de lluvia" en las tres localidades en estudio.

El mayor porcentaje de infección total se localizó en las "raíces de lluvia" de las poblaciones silvestres de pitayo de AJ, que fueron superiores a los registrados en ZTJ y SRZ (Figura 3). Otra diferencia importante, entre AJ y las otras localidades fue que en ésta se registró la presencia de hifas, vesículas y arbusculos. En SRZ, únicamente se observaron hifas y vesículas, y aunque en ZTJ se observaron arbusculos además de hifas y vesículas, éstos fueron bajos (< 15 %) y se registraron a mediados del verano (agosto de 1996) (Cuadro 4).

Al inicio del verano (julio de 1996), las "raíces de lluvia" mostraron abundantes hifas en las tres localidades, observándose la misma tendencia, pero con un incremento, al final del verano (septiembre de 1996). La presencia de arbusculos en las "raíces de lluvia" de plantas de *S. queretaroensis* en AJ tanto a la mitad (agosto de 1996) como al final del verano (septiembre de 1996) presentaron un marcado incremento en el porcentaje de infección de raíces con respecto a SRZ y ZTJ, localidades que prácticamente no presentaron valores en el porcentaje de infección de raíces colectadas, a excepción de ZTJ que presentó un porcentaje de infección de solo un 15 %. La presencia de vesículas en "raíces

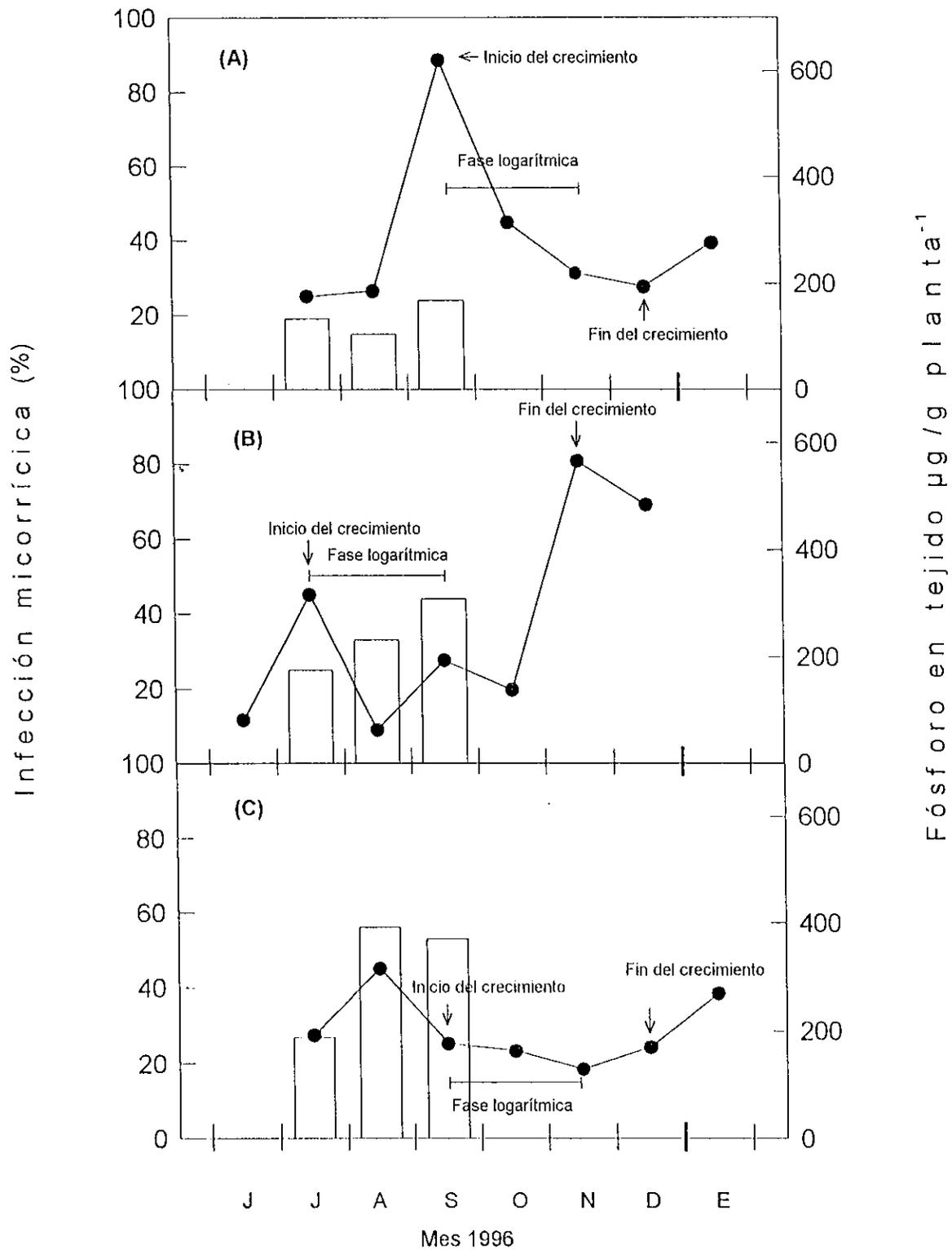


Figure 3. Porcentaje de infección micorrizica total (baras) y concentración de fósforo (●) en tejido de plantas de poblaciones silvestres de *Stenocereus queretaroensis* en SRZ (A), ZTJ (B), y AJ (C).

de lluvia" al inicio del verano (julio de 1996) fue ampliamente superior en plantas de AJ en comparación a las de SRZ y ZTJ. Sin embargo, al final del verano (septiembre de 1996) en "raíces de lluvia" de plantas de AJ y ZTJ se observó un marcado incremento en el porcentaje de infección por vesículas, superando ampliamente la infección observada en raíces de plantas de SRZ (Cuadro 4).

En general las "raíces de lluvia" de *S. queretaroensis* colectadas en AJ, mostraron el mayor porcentaje de infección con hifas, arbusculos y vesículas (Cuadro 4).

El contenido de fósforo en ramas (Figura 3), fue menor en la localidad de AJ, y tendió a decrecer en las tres localidades durante el periodo de la mayor actividad de crecimiento. Las localidades de SRZ y ZTJ presentaron la mayor concentración de fósforo en tejido de ramas de *S. queretaroensis* con valores superiores a los de $80 \mu\text{g/g planta}^{-1}$ al inicio y final de la fase de crecimiento (Figura 3 A y B). En la localidad de AJ, la mayor concentración de fósforo correspondió un valor de $50 \mu\text{g/g planta}^{-1}$ al inicio de la fase de crecimiento (Figura 3 C).

DISCUSIÓN

En plantas perennes el crecimiento es afectado por factores exógenos y endógenos. Entre los exógenos destacan las variaciones diarias y estacionales de la temperatura y la irradianza. Además, estas variaciones son afectadas por la disponibilidad de recursos de agua y minerales. Entre los factores endógenos destacan los procesos de producción y liberación de energía química (fosíntesis

Cuadro 4. Porcentaje de infección por hifas, vesículas y arbusculos en "raíces de lluvia" de plantas de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* en el verano de 1996.

	% de infección								
	Hifas			Arbusculos			Vesículas		
	Jul.	Ag.	Sep.	Jul.	Ag.	Sep.	Jul.	Ag.	Sep.
AJ	59ab	67b	89a	0a	55a	44a	22a	44a	56a
SRZ	45 b	88a	68b	0a	0 c	0 b	36 b	6 b	6 b
ZTJ	73a	63b	85ab	0a	15 b	2 b	0 b	15ab	46a
	**	*	*	N.S.	**	**	**	**	**

Medias dentro de cada columna con letras diferentes son diferentes según DMS : * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; N.S. no significativa. (n = 9 - 12).

y respiración), el efecto sinérgico de las fitohormonas (Kozłowski *et al.*, 1991; Salisbury y Ross, 1992; Mohr y Schopfer 1995). El agua es el factor que más limita la fotosíntesis en los ecosistemas naturales o agrícolas. Además el estrés hídrico, restringe la fotosíntesis (Salisbury y Ross, 1992).

S. queretaroensis es una planta perenne de crecimiento lento, que presenta metabolismo ácido crasuláceo (Pimental-Barrios y Nobel, 1998) como la mayoría de las cactáceas columnares (Nerd *et al.*, 1993). Su comportamiento es similar a

plantas perennes silvestres que crecen en suelos de baja fertilidad, que son longevas y con baja capacidad fotosintética y de absorción de minerales del suelo (Chapin, 1980). Estos tipos de plantas son capaces de mantener el crecimiento vegetativo y reproductivo, aún bajo periodos prolongados de sequía (Grime, 1979). De hecho las poblaciones silvestres estudiadas se desarrollan en ambientes semiáridos, en suelos rocosos superficiales, de baja fertilidad y en algunas localidades con distribución pluvial escasa e irregular.

De la evaluación de la respuesta en crecimiento de ramas de plantas jóvenes y adultas se desprende que en las poblaciones de *S. queretaroensis* en la localidad de AJ se registró un mayor crecimiento que en las otras dos localidades en estudio, con más notoriedad en plantas jóvenes. El análisis de las variables en estudio reveló que en esta localidad se presentaron condiciones físicas y biológicas favorables para el crecimiento. Entre estas destacan una mayor disponibilidad de humedad en el ambiente, temperaturas del aire menos extremosas y una mayor colonización por hongos micorrícicos. Esto contrasta con la localidad de ZTJ, en la que se registró menor cantidad de precipitación pluvial y su distribución se restringió a un periodo mas corto, además que las temperaturas promedios máximas mensuales fueron mas altas durante la primavera que es el periodo seco del año, y en el cual las temperaturas altas disminuyen la ganancia en la asimilación neta de carbono en esta especie (Pimienta-Barrios *et al.*, 1999).

El crecimiento primario en ramas de plantas adultas mantiene una respuesta más uniforme en las tres localidades estudiadas, por lo que se deduce una menor respuesta de este evento fenológico a las temperaturas. Sin embargo,

la cantidad y distribución de la precipitación pluvial si refleja un efecto sobre el crecimiento primario en plantas adultas. El mayor crecimiento registrado en 1997 en plantas adultas de AJ y SRZ puede ser el resultado de una mejor distribución de la cantidad de lluvia en estas dos localidades. Además, en la respuesta uniforme al crecimiento en plantas adultas, pudiera estar mayormente implicada la respuesta hormonal como lo pudiera ser una mayor concentración en los meristemas apicales de plantas adultas como resultado de una menor demanda en yemas laterales (Noggle y Fritz, 1976). En plantas de *S. queretaroensis* con edad superior a los 100 años, por lo general la actividad meristemática cesa (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998). Esta reducción en el crecimiento ha sido documentada en otras especies perennes y ha sido relacionado a una reducción fotosintética, incremento en la respiración, y a una baja conductividad del xilema (Yoder *et al.*, 1994). Sin embargo, es posible reiniciar el crecimiento con la aplicación de ácido giberélico a concentraciones de 10^{-3} M, incluso durante el período sin actividad meristemática (Pimienta-Barrios, *et al.*, 1998).

La relación positiva entre la humedad disponible y el crecimiento primario ya había sido rescatada como parte del conocimiento empírico de los productores de pitaya en la subcuenca de Sayula, Jalisco, los que mencionan que la magnitud de la cosecha depende de la cantidad de precipitación pluvial que prevalecen en el año anterior (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

Sin lugar a dudas, que las "raíces de lluvia" desempeñan un papel importante en el forrajeo de recursos del suelo (agua y minerales), por el volumen de suelo que exploran, además de que su asociación con hongos micorrícicos

aumenta su capacidad de absorción del suelo, particularmente del agua superficial, cuando ocurren precipitaciones pluviales de baja intensidad (Nobel, 1994). Por lo tanto, el agua disponible en el ambiente durante el verano es aprovechada por la planta para almacenarla en el tejido succulento que le permite sostener, mantener la apertura de estomas y la actividad del tejido fotosintético hasta el final del invierno, de cinco a seis meses después de que ocurrió la última lluvia (Barcikowski y Nobel, 1984; Kluge y Ting, 1978; Nobel, 1996).

La mayoría de los estudios sobre micorrizas arbusculares se han llevado a cabo en especies de interés agronómico y hortícola (Smith y Read, 1997), y en pocos casos se reportan estudios sobre el efecto de la simbiosis micorrícica en el funcionamiento de plantas en ecosistemas naturales (Smith y Smith, 1996), no obstante que este tipo de simbiosis es muy común en la mayoría de las especies. Por otro lado, pocos estudios existen sobre el efecto de las micorrizas arbusculares en el funcionamiento de plantas MAC, como es el caso de *S. queretaroensis* (Arceta *et al.*, 1999).

La lluvia favoreció la infección micorrícica en raíces de *S. queretaroensis* en las poblaciones naturales de AJ, SRZ y ZTJ. Al final de la estación de lluviosa, la infección con hifas y la presencia de vesículas y especialmente arbusculos fue mayor en AJ, la cual presentó una mayor precipitación pluvial que SRZ y ZTJ. Las temperaturas y el FFF fueron también mayores en AJ, lo cual generalmente es asociado a una mayor infección micorrícica (DeMars y Boerner, 1995; Smith y Smith, 1996). El énfasis sobre hongos arbusculares está en relación con el punto de vista de que la función simbiótica es debido a la actividad de los arbusculos. El

fósforo y el carbono orgánico son intercambiables solo a través de la interface, lo que puede indicar que los arbusculos activos son necesarios para una micorriza nutricional eficiente (Smith y Smith, 1996). Con respecto a lo anterior, los contenidos de fósforo y calcio en el suelo fueron menores en la localidad de AJ, y los contenidos bajos de fósforo en el suelo por lo general son asociados con un mayor desarrollo de MA (Amuee *et al.*, 1989). En la localidad de ZTJ se presenta un mayor disturbio causado por el sobrepastoreo de ganado bovino, lo cual puede afectar la asociación entre MA y su huésped.

El crecimiento de plantas micorrizadas, por lo general es mayor que las no micorrizadas. Con respecto a esto, el mayor porcentaje de infección radical en *S. queretaroensis* en poblaciones naturales en AJ se asoció con las mayores tasas de crecimiento anual de ramas. Estas tasas de crecimiento se acercan a las registradas para *S. queretaroensis* bajo condiciones cultivadas en suelos más fértiles, aluviales, profundos y con mayor capacidad de retención de agua (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998). Este efecto benéfico sobre el crecimiento puede ser debido a una mejor nutrición de fósforo de las plantas micorrizadas (Boswell *et al.*, 1998 ; Jeffries, 1987). Durante el periodo de crecimiento vegetativo el contenido de fósforo en el tejido de ramas de *S. queretaroensis* fue más bajo en la localidad de AJ que en las localidades de SRZ y ZTJ, lo que puede ser el resultado de una mayor demanda de este elemento. Por otra parte, al finalizar el periodo de crecimiento vegetativo, el contenido de fósforo en las ramas se incrementó en las tres localidades (Figura 3 A, B y C).

En este estudio las temperaturas máximas y mínimas promedio mensuales extremas registradas durante la fase de crecimiento lineal en AJ resultaron muy similares (30°C/18°C) a las reportadas previamente como óptimas para la asimilación de CO₂, mientras las temperaturas registradas en SRZ (30°C/9°C) y ZTJ (26°C/16°C) resultaron inferiores. En particular las temperaturas promedio mensuales en AJ son muy similares también a las temperaturas promedio que se reportan para *S. queretaroensis* en condiciones de ambiente controlado (32°C/16°C) con las cuales ocurre la máxima tasa de asimilación neta de CO₂ por día (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). En el invierno las temperaturas máximas y mínimas promedio mensual se redujeron por abajo de los 26°C/11°C coincidiendo con la fase de senectud del crecimiento, en la cual la tasa de crecimiento se reduce notoriamente hasta estabilizarse cuando las temperaturas mínimas promedio mensual se reducen por abajo de los 8°C en las tres localidades estudiadas.

DeMars y Boerner (1995) encontraron que los altos contenidos de humedad del suelo y las temperaturas bajas disminuyen la colonización de las raíces por micorrizas. Nuestras observaciones mostraron una tendencia opuesta, ya que en AJ se registró un mayor periodo de humedad en el suelo, y porcentajes mas altos de infección total y en especial de arbusculos.

Los resultados de este trabajo demuestran la relevancia de la infección por hongos VAM en el crecimiento de *S. queretaroensis* que se desarrollan en ambientes naturales semiáridos con suelos superficiales y bajos en nutrientes típicos de las regiones subtropicales del occidente. La simbiosis micorrícica ha

sido observada en plantas que se desarrollan en ecosistemas áridos. Se considera que la micorriza puede mejorar la tolerancia a la sequía al incrementar la absorción de agua del suelo seco o la absorción de nutrimentos en ambientes áridos (Zak, 1998). Cui y Nobel (1992), demostraron que la inoculación de diferentes plantas CAM (*Agave deserti*, *Ferrocactus acanthodes* y *Opuntia ficus-indica*) con hongos micorrícicos colectados en campo aparentemente incrementaron la absorción de agua y nutrientes en ambientes secos.

CONCLUSIONES

1. En las tres localidades estudiadas el crecimiento primario de ramas en plantas jóvenes y adultas presenta una curva tipo sigmode con tres fases; logarítmica, lineal y de senectud.
2. La mayor tasa de crecimiento por día y el crecimiento final acumulado registrado en la localidad de AJ se relaciona con una mayor precipitación pluvial registrada en los años de estudio, lo cual favoreció el desarrollo de la simbiosis micorrícica, lo cual fue evidente por un porcentaje mas alto de colonización y de frecuencia de arbusculos, con lo que se favorece el intercambio de energía en el simbiote.
3. Las temperaturas máximas y mínimas promedio durante el período de crecimiento son moderadas para sostener la actividad meristemática, sin embargo el crecimiento se detiene cuando las temperaturas mínimas promedio mensual se reducen por debajo de los 8°C durante el invierno.

LITERATURA CITADA

- Amuee, F., P.B. Tinker y D.P. Stribley.** 1989. The development of endomycorrhizal root system VII. A detailed study of soil phosphorus on colonization. *New Phytology* 111 : 435-446.
- Arceta, G. J.E., E. Pimienta-B., J. Zañudo H, y V. Olalde.** 1999. Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) asociada con micorrizas vesículo-arbuscular. *Agrociencia* 33(1) :91-98.
- Barcikowski, W. y P.S. Nobel.** 1984. Water relations of cacti during desiccation : distribution of water in tissue. *Botanical Gazzete* 145 :110-115.
- Boswell, E.P., R.T. Koide, D.L. Shumway y H.D. Addy.** 1998. Winter wheat cover cropping, VA mycorrhizal fungi and maize growth ad yield. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 67 : 55-65.
- Cui, M. y P.S. Nobel.** 1992. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 122 : 643-649.
- Chapin, S. F.** 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology Systematics* 11:233-260.
- DeMars, G.B. y R. E.J. Boerner.** 1995. Mycorrhizal dynamics of three woodland herbs of contrasting phenology along topographic gradients. *American Journal of Botany* 82(11) : 1426-1431.
- Grime, P. J.** 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, New York. 291 p.

Jeffries, P. 1987. Use of mycorrhizae in agriculture. Crit. Rev. Biotechnology 5 : 139-357.

Kluge, M. y I.P. Ting. 1978. Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Springer-Verlag, Berlin. 209 p.

Kozlowski, T.T., P.J. Kramer, y S.G. Pallardy. 1991. The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press, San Diego. 657p.

Mohr, M. y P. Schoper. 1995. Plant physiology. Springer, New York. 629 p.

Nerd, A., E. Raveh, y Y. Mizrahi. 1993. Adaptation of five columnar cactus species to various conditions in the Negev Desert of Israel. Economic Botany 47: 304-311.

Neri, L.C., E. Pimienta B. y M. C. Arriaga, R. 1999. Importancia productiva y ecológica de las poblaciones silvestres de pitaya (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). pp. 175-187. En: Pimienta-Barrios, E. 1999. El pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) en Jalisco y especies afines en México. Editorial Universidad de Guadalajara. 235 p.

Nobel, P.S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press. New York. 166 p.

_____ 1996. Response of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations for global climate change for extending cultivation. Journal of Arid Environments 34 :187-196.

_____ y **E. Pimienta-Barrios.** 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and sugars content. Environmental Experimental Botany 35(1): 17-24.

- Noggle R.G. y G. J.Fritz.** 1976. Introductory plant physiology. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 688 p.
- Phyllips, J.M. y D.S. Haymann.** 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transaction British Mycological Society 55 :158-161.
- Pimienta, B. E. y P.S. Nobel.** 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. Cactacea) : An ancient and modern fruit crop of Mexico. Economy Botany 48 :76-83.
- _____ y _____. 1998. Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. Economic Botany 52(3) :391-401.
- Pimienta-Barrios, E., G. Hernandez, A. Dominguez y P.S. Nobel.** 1998. Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semiarid environment, including effects of gibberellic acid. Tree Physiology 18 : 59-64.
- Pimienta-Barrios, E.** 1999. El pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) en Jalisco y especies afines en México. Editorial Universidad de Guadalajara. 235 p.
- Pimienta, B.E., P. Puente, O. y D. Lara, C.** 1999 Descripción de los sistemas de producción de pitayo. pp. 91-113 En: Pimienta-Barrios, E. 1999. El pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) en Jalisco y especies afines en México. Editorial Universidad de Guadalajara. 235 p.
- Pimienta, B. E. y P.S. Nobel, J. Zañudo, E. Yopez y E. Pimienta.** 1999. Seasonal Variation of CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment. Journal of Arid Environments 43 : (En prensa).

- Ryugo, K.** 1988. Fruit culture. Wiley, New York.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross.** 1992. Plant Physiology. 4ª Ed. Wadsworth Publishing Co. Inc. Belmont, CA. 682 p.
- SAS Institute.** 1985. SAS User's Guide : Basics. Ver. 5.0 Ed. SAS Institute Inc. Cary, N.C. U.S.A.
- Smith, F. A. y S. E. Smith.** 1996. Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the "arbuscular" (VA) mycorrhizal symbiosis. In: Callow A. J. (ed.). Advances in Botanical Research. Academic Press. London. pp: 1-43.
- Smith, S. E. y J. R. Read.** 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic. Press. Second Edition. San Diego, California. 605 p.
- Steel, R.G.D y J.H. Torrie.** 1980. Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical Approach. McGraw-Hill, Inc. Sec. Edit. 633 p.
- Yoder, B.J., M.G. Ryan, R.H. Waring, A.W. Schoettle y M.R. Kaufmann.** 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. Forestry Science 40 : 513-527.
- Zak, J.C., B. McMichael, S. Dhillon y C. Friese.** 1998. Arbuscular-Mycorrhizal colonization dynamics of cotton (*Gossypium hirsutum* L) growing under several production systems on the Southern High Plains, Texas. Agriculture, Ecosystems and Environment 68: 245-254.

**5. IMPORTANCIA PRODUCTIVA Y ECOLÓGICA DE
POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO
(*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum)**

INTRODUCCIÓN

Desde tiempos prehispánicos los habitantes de las regiones semiáridas de México utilizan los frutos de cactáceas con fines alimenticios, medicinales, forrajeros y agroindustriales. Entre estos frutos destacan la tuna (*Opuntia* spp.), pitaya (*Stenocereus* spp.), garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), pitahaya (*Hylocereus* spp.), xoconostle (*Opuntia joconostle*) y los teteches (*Neobuxbaumia tetetzo*) (Nobel, 1994; Sáenz, 1995; Arnaud *et al.*, 1997; Nerd y Mizrahi, 1997). En las principales regiones semiáridas subtropicales de nuestro país existen poblaciones silvestres de pitayo (*Stenocereus* spp.) sujetas a recolección de frutos (pitayas), las cuales se consumen o comercializan en los mercados locales o en ciudades cercanas, convirtiéndose de esta manera en un complemento alimenticio y económico de las comunidades asentadas en estas zonas (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). El volumen de frutos frescos aportado por las poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* es superior al obtenido en las superficies cultivadas, lo que viene a confirmar la importancia económica de estas poblaciones. Además, las poblaciones silvestres de *Stenocereus* también constituyen un alimento estratégico para diferentes consumidores (*i.e.* aves nativas y migratorias, murciélagos, roedores e insectos polinizadores), ya que estas poblaciones les proporcionan agua y energía por medio de sus estructuras reproductoras (flores y frutos) a la fauna durante la primavera, que es la época más seca del año y en la que es escasa la disponibilidad de alimento fresco para la fauna que forma parte temporal o permanente de la selva baja caducifolia (Sahley, 1996 ; Petit y Pors, 1996 ; Petit, 1995).

En este capítulo se presenta información sobre la variación en la composición química del fruto y sus componentes (cáscara, pulpa y semillas) de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* que se desarrollan en la parte suroeste del estado de Jalisco (Zacoalco de Torres, Autlán y Tecolotlán) y la parte sur del estado de Zacatecas, en la localidad de Santa Rosa en el Cañón de Juchipila, que tienen en común el presentar clima subtropical semiárido. También se resalta la importancia económica y ecológica de estas poblaciones y el impacto de las actividades humanas en el deterioro de los ecosistemas en que se desarrollan las poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Evaluación de la Productividad

Previo al inicio de la época de recolección del fruto de pitayo, se llevó a cabo un muestreo sobre la productividad en plantas adultas y jóvenes en poblaciones silvestres de las zonas de producción de Autlán, Jalisco (AJ), Santa Rosa, Zacatecas (SRZ) y Zacoalco de Torres (ZTJ). Como unidad de muestro se tomaron plantas adultas y jóvenes, en número que varió de 5 a 10 plantas por localidad. Las plantas en estudio fueron seleccionadas al azar, contándose el número de frutos total por planta ya sea en estadios avanzados del desarrollo o próximos a madurez. En las mismas plantas se registró la abscisión de frutos.

Estudio Cualitativo y Cuantitativo del Esfuerzo Reproductivo

Análisis de la composición química del fruto

Una vez que los frutos alcanzaron su madurez fisiológica en cada una de las localidades en estudio, se colectaron frutos y se registró su peso ; después los frutos fueron disectados para separar la cáscara de la pulpa para obtener el peso fresco de la cáscara y el lóculo. Posteriormente fueron separadas las semillas del lóculo para contarlas y pesarlas. Con este último valor se obtuvo por diferencia el peso de la pulpa o porción comestible. La pulpa se almacenó a temperaturas bajas (-10°C) para llevar a cabo posteriormente las determinaciones químicas que se describen a continuación:

pH. Las determinaciones fueron realizadas directamente en los extractos de la pulpa, con un potenciómetro (Conductronic pH 20).

Porcentajes de sólidos solubles totales. Se determinó utilizando un refractómetro de mano con temperatura compensada (Reitcher-Jung 10432 ; Cambridge Instruments, Buffalo, New York, U.S.A.).

Porcentaje de ácido málico. El ácido málico fue obtenido mediante la siguiente formula:

$$\% \text{ ácido málico} = \text{mL de NaOH} \times 0.01 \times 6.7/6$$

Contenido de azúcares totales y reductores en fruto. La extracción de azúcares en pulpa se llevó a cabo con el método descrito por Carnal y Black (1989), con algunas modificaciones. A un gramo de tejido homogeneizado, con la ayuda de un politrón Glas-Col, se le añadieron 5 mL de etanol (80 %) y se colocó en un baño María a 75°C por cinco minutos. Posteriormente se centrifugó a 12,000 g durante

cinco minutos. Se colectó el sobrenadante. El paso anterior se repitió y se colectó un segundo sobrenadante que se combinó con el primero, y se centrifugó a 27,000 g por 20 minutos. Se colectó el sobrenadante y se llevó a un volumen de 25 mL con etanol (80 %). De éste se tomaron alícuotas para evaluar el contenido de azúcares totales y reductores. El contenido de azúcares totales se determinó mediante el método de Dubois *et al.* (1956) y los reductores por el método de Somogyi (1952).

Contenido de proteína. Para la extracción de proteínas se utilizó el método descrito por Choe y Thimann (1975), con algunas modificaciones. A 2 g de tejido se le adicionaron 8 mL de acetona fría (80 %) para homogeneizarlo. Este homogeneizado se centrifugó a 12,000 g por 10 minutos a -4°C y se extrajo el sobrenadante. La operación anterior se repitió una vez y al precipitado obtenido de esta segunda centrifugación se le agregó 8 mL de ácido tricloroacético (10 %) frío y se almacenó a -10°C por una hora. Posteriormente se agitó en un vortex y se centrifugó a 12,000 g durante 20 minutos. Se eliminó el sobrenadante y al precipitado se le adicionaron 3.2 mL de hidróxido de sodio (1N). Después se colocó la muestra en un baño María a 80°C por 20 minutos. La proteína insoluble en acetona (80 %) se estimó con el método de Lowry *et al.* (1951).

Contenido de minerales en la cáscara. El contenido de minerales en cáscara fue determinado por el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Posgraduados.

Esfuerzo reproductivo. Se registró el número y peso fresco total de semillas por fruto. Después se obtuvo el peso seco de ellas colocándolas en una estufa de

incubación a 80°C por 72 h. Una vez registrado el peso seco, las semillas fueron depositadas en bolsas de papel para su posterior análisis químico.

Ensayos de germinación. Se realizaron pruebas de germinación de semillas de frutos colectados en las localidades en estudio. El ensayo se realizó en cajas de Petri a las cuales previamente se les colocó dos papeles filtro Watman número 1 y se les agregó 8 mL de agua destilada. Posteriormente se colocaron 100 semillas por cada caja de Petri por localidad. Este ensayo se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecofisiología del CUCBA, bajo las siguientes condiciones ambientales : Temperatura promedio $22^{\circ}\text{C} \pm 1.5^{\circ}\text{C}$; Flujo fotosintético de fotones $59.4 \pm 15.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y una Humedad Relativa de $59.3 \pm 12.4 \%$. La evaluación de la germinación se realizó a los 6, 11, 15 y 19 días, después de que las semillas fueron colocadas en las cajas de Petri.

Para determinar la composición química de las semillas se emplearon los métodos que se describen a continuación:

Determinación del contenido de lípidos. El contenido de lípidos en semillas se determinó empleando el método de Harbone (1984). A 0.2 g de tejido seco macerado de semillas se le agregó 5 mL de la mezcla cloroformo : metanol (2 :1 v/v) y se agitó en vortex. Posteriormente se centrifugó a 13,000 g durante 20 minutos y después se extrajo el sobrenadante. Esta operación se repitió dos veces y posteriormente se puso a secar en una incubadora a 50°C durante 24 horas para finalmente obtener la fracción lipídica.

Determinación del contenido de proteínas. Se empleó la metodología descrita previamente para la pulpa.

Determinación del contenido de almidón. El contenido de almidón se evaluó por el método descrito por Haissig y Dickenson (1979) y Hawker y Jenner (1993). A 0.02 g de tejido se le añadieron 1 mL de la mezcla Metanol : Cloroformo: Agua (12:5:3 v/v), en seguida se agitó en vortex y posteriormente se agregaron 4 mL de agua desionizada. Después, se centrifugó a 2,000 g durante cinco minutos. Se eliminó el sobrenadante y al precipitado se le agregó nuevamente 1 mL M : C : A y se agitó en vortex. Posteriormente se agregó de nuevo M : C : A al tubo de centrifuga hasta que ocupó $\frac{3}{4}$ partes de su volumen. Posteriormente se centrifugó a 2,000 g durante cinco minutos y se eliminó el sobrenadante. Se repitió el paso anterior dos veces utilizando agua desionizada en lugar de la mezcla M : C : A. Al precipitado se le agregó 1 mL de agua desionizada y se agitó en vortex. Se colocó el tubo en baño María (90°C) durante dos horas y posteriormente fue sacado y dejado para su enfriamiento a temperatura ambiente. Una vez enfriado, se le agregó 1 mL de la enzima amiloglucosidasa previamente preparada (a 10 mL de amortiguador de acetato de sodio 100 mM pH 4.5 se le adicionó 50 µL de la enzima). El tubo se puso a incubar a 55°C en baño María y posteriormente se tomó una alícuota de 10 µL de la muestra (sobrenadante) y se colocó en tubos eppendorf. Posteriormente se le agregó 50 µL de agua desionizada. Enseguida, se le agregó 100 µL de la mezcla PGO-dianizidina y se dejó incubar durante 45 minutos a temperatura ambiente. Posteriormente se leyó la absorbencia a 460 nm con un espectrofotometro marca Perkin Elmer Lamda Bio 10.

Los resultados obtenidos sobre las variables en estudio fueron analizados bajo un diseño experimental completamente al azar, transformándose los datos, cuando

así se requirió, mediante la raíz cuadrada de $Y + \frac{1}{2}$ (Stell y Torrie, 1980) y se utilizó el programa SAS (1985).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Rendimiento

La producción anual de fruta tanto en plantas adultas como jóvenes de las localidades de AJ y SRZ fue superior (70 %) a la registrada en plantas de ZTJ (Cuadro 5). La menor productividad registradas en ZTJ, es debida principalmente a que existe una menor densidad de plantas por hectárea ; 10 adultas y 15 jóvenes, en comparación a las localidades de AJ y SRZ en las que se registró una densidad promedio de plantas adultas y jóvenes más alta (18 y 27 respectivamente). Esta baja densidad de plantas es el resultado de una fuerte intensidad de disturbio inducido por el pastoreo intensivo de ganado bovino y a la práctica de la agricultura de espeque con el desmonte y quema de la vegetación nativa con fuertes daños irreversibles sobre las plantas de *S. queretaroensis* y la eliminación de las mismas en etapas iniciales de desarrollo. Además de lo anterior, la región de ZTJ presentó una menor y errática precipitación pluvial (menor a los 500 mm anuales).

Es notoria la diferencia en productividad entre plantas adultas y jóvenes, ya que el rendimiento por hectárea de fruta de las jóvenes representa el 20 % de las adultas. La baja productividad en plantas jóvenes puede ser atribuida al hecho de que en estas plantas existe una mayor demanda de energía almacenada (fotosintatos) para el crecimiento vegetativo, por lo que la demanda reproductiva aún se ve restringida (Robles, 1994).

Cuadro 5. Rendimiento por hectárea en plantas adultas y jóvenes en poblaciones silvestres de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum en el occidente de México.

Localidad	Kg ha ⁻¹	
	Adulta	Joven
AJ	323 a	62 a
SRZ	294 a	57 ab
ZTJ	86 b	18 b

Medias dentro de cada columna con la misma letra son estadísticamente iguales entre sí, según DMS ; $P < 0.05$. Los datos son medias (n = 5 - 10 plantas).

La sequía es un factor ambiental común durante el crecimiento reproductivo del pitayo (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998), y bajo estas condiciones las plantas de pitayo llevan a cabo el proceso de diferenciación floral. Aunque en algunas especies frutales la sequía estimula la iniciación floral (Lugo *et al.*, 1996; Pimienta, 1985), el caso de plantas suculentas CAM, como el pitayo, es más probable que este proceso sea estimulado por el agua almacenada en las ramas, que a mediados del verano todavía es alta (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Esto no descarta el estímulo de la sequía en la iniciación de yemas florales, debido a que la sequía reduce la actividad meristemática vegetativa lo cual reduce la competencia por los recursos maternos (reservas) entre las demandas activas (meristemas) en la raíz y en el tallo durante el período de inducción floral (Sonnewald y Willmitzer, 1992 ; Darnel y Birkhold, 1996).

Aparentemente la calidad de frutos se encuentra bajo control genético ya que la producción de frutos no es afectada por la aplicación de agua durante el período de desarrollo de la flor y el fruto de *S. queretaroensis* (Pimienta y Nobel, 1995). Sin embargo, en los estadios avanzados del desarrollo reproductivo, como lo es la floración y formación de frutos, tienen mayores costos energéticos y por lo tanto una mayor competencia, efecto que se puede ver reflejado en algunos componentes del crecimiento reproductivo, como lo es el caso de óvulos, y el número de semillas (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

La abscisión de frutos no presenta diferencias estadísticas entre las localidades en estudio en plantas adultas y jóvenes (Cuadro 6). Entre las causas de abscisión de los frutos destacan los causados por larvas de escarabajos y hormigas, los cuales dañan el receptáculo de los frutos en desarrollo (Lomeli y Pimienta, 1993), aunque también causas fisiológicas reguladas por la competencia entre los mismo frutos y las reservas disponibles en la planta, pueden afectar el número de frutos que se desprenden de la planta, y los que permanecen en ésta. En esta misma tesis se presenta un estudio estacional en la que se presenta la variación en las tasas fotosintéticas y la variación estacional de carbohidratos de reserva y solubles, en la que se observa que al final del invierno se tienen altas tasas de fotosíntesis y son altos los niveles de carbohidratos, por lo que se descarta que la competencia por recursos sea una causa importante de la caída de frutos en pitayo. En general la caída de frutos por planta es mayor que el de flores en plantas adultas y bajo condiciones de sequía este fenómeno se acentúa (Pimienta y Nobel, 1995).

Cuadro 6. Abscisión promedio de frutos en plantas adultas y jóvenes en poblaciones silvestres de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) en el occidente de México.

Localidad	Abscisión de frutos por planta	
	Adulta	Joven
AJ	14 a	4.0 a
SRZ	20 a	3.0 a
ZTJ	12 a	3.0 a

Medias dentro de cada columna con la misma letra son estadísticamente iguales entre si, según DMS ; $P < 0.05$. Los datos son medias (n = 5 - 10 plantas).

Calidad del Fruto en Poblaciones Silvestres

Los frutos de las variedades silvestres o monteras (que es el nombre que se asigna en forma genérica a las plantas que se desarrollan en condición natural) provienen de *S. queretaroensis*, conocido con el nombre vulgar de "pitayo de Querétaro". Los frutos de las variedades silvestres colectados en las cuatro localidades estudiadas, tienen forma ovoide o redonda, con un diámetro que varía de 5-7 cm y un peso que va de los 54 a los 100 g coincidiendo con lo reportado en frutos que crecen en condiciones similares en la Subcuenca de Sayula, Jalisco (Pimienta y Tomas, 1993) (Cuadro 7). Los frutos colectados de la región de AJ presentan un peso total y contenido de pulpa promedio superior a los registrados en las localidades de ZTJ, SRZ y TJ. La diferencia en el tamaño del fruto en parte es el reflejo de la cantidad de precipitación pluvial que se presentó entre las localidades estudiadas. El

mayor incremento en tamaño de frutos de AJ puede ser el resultado de una mayor y mejor distribución de la cantidad de precipitación pluvial presente en la localidad lo cual está soportado por estudios previos demostrando que el riego incrementa el tamaño del fruto en especies cultivadas de *S. queretaroensis* (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995).

Sin embargo, la cáscara en frutos colectados en AJ y TJ presentan un peso promedio superior al de SRZ y ZTJ. El peso fresco del número total de semillas por fruto fue similar para todas las localidades (Cuadro 7).

La mayoría de los frutos presentan la cáscara lisa de color verde con tonalidades rojas (que sirven de guía para saber el grado de maduración), cubierta de areolas y de espinas caedizas y representa del 24 al 35% del peso total del fruto. La pulpa, que es la parte comestible, comprende del 60 al 75% del peso total y en ella se encuentran las semillas que son negras y pequeñas (3-5% del peso total). En comparación con el fruto del nopal *Opuntia* spp., un mayor volumen del fruto de la pitaya es comestible debido a que en la pitaya la cáscara es más delgada, y las semillas son de menor tamaño (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Además las semillas por ser pequeñas y blandas son consumidas junto con la pulpa; en cambio, en la tuna las semillas y la cáscara representan cerca del 50% del volumen del fruto, lo cual reduce significativamente el porcentaje de la porción comestible (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

En la evaluación de la composición química de frutos, el porcentaje de los sólidos solubles totales en la cáscara varió entre 9.8 a 13 % con la mayor

Cuadro 7. Variación en el peso promedio del fruto y sus principales componentes en frutos colectados en poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*. Los datos son expresados con base en peso fresco.

Localidad	Peso (g)			
	Total ¹	Pulpa ¹	Cáscara ¹	Semillas ²
AJ	98.9 a	70.4 a	25.5 a	2.54 a
SRZ	87.5 b	64.7 ab	21.1 b	2.49 a
ZTJ	54.2 c	31.3 c	18.9 b	2.31 a
TJ	88.3 b	59.6 b	25.8 a	2.67 a

Medias dentro de cada columna con la misma letra son estadísticamente iguales entre sí, según DMS ; $P < 0.01$.

¹ Peso húmedo ; ² Peso húmedo total por fruto.

concentración en los frutos de AJ y TJ ($P < 0.01$). En la pulpa el contenido de sólidos solubles totales fue más uniforme entre las localidades estudiadas con valores entre 11.2 a 12 % (Cuadro 8). De acuerdo a estos resultados, tanto la cáscara como la pulpa constituyen un buen aporte de carbohidratos y agua para la fauna silvestre que las consume, así como para su aprovechamiento agroindustrial.

En la cáscara se registró poca variación en el pH (4.4-4.6) entre las localidades con excepción de los frutos de SRZ los cuales presentan un valor más

Cuadro 8. Comparación entre componentes químicos de la cáscara y pulpa en frutos de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*. Los datos son expresados con base en peso fresco.

Localidad	Sólidos solubles totales (%)		pH		Acidez expresada como ácido málico (%)	
	C [†]	P [‡]	C [†]	P [‡]	C [†]	P [‡]
A J	13.0 a	11.3 a	4.6 a	4.1 a	0.448 b	0.410 bc
SRZ	10.9 b	11.4 a	4.4 b	4.6 a	0.551 a	0.258 c
ZTJ	9.8 b	11.2 a	4.6 a	3.8 a	0.291 c	1.061 a
TJ	12.6 a	12.0 a	4.6 a	4.0 a	0.389 b	0.692 b

Medias dentro de cada columna con la misma letra son estadísticamente iguales entre si, según DMS ; $P < 0.01$. ; [†]C= Cáscara [‡]P= Pulpa

bajo ($P < 0.01$). A diferencia de la cáscara, la pulpa presenta una condición más ácida. En particular, los frutos de AJ, ZTJ y TJ presentaron valores de pH más bajos (3.8 a 4.1) en comparación a los frutos de SRZ los que presentaron un valor de pH superior ($P < 0.01$). En general ambos componentes (cáscara y fruta) presentan un pH ácido (Cuadro 8).

Por otro lado, el contenido de ácido málico en la cáscara fue superior ($P < 0.01$) en frutos de SRZ con un valor de 0.55 % y el más bajo en frutos de ZTJ (0.29). En contraste, los frutos de ZTJ presentaron un valor superior ($P < 0.01$) en el contenido de ácido málico en la pulpa (1.06 %) y el valor más bajo se presentó en frutos de SRZ (0.258) (Cuadro 8).

En las variedades silvestres la variación en el contenido de vitamina C (ácido ascórbico) en la cáscara fue de 9.10 -9.84 mg 100 g⁻¹, lo que refleja una consistencia entre frutos de las localidades en la presencia de este componente (Cuadro 9). El contenido de vitamina C en pulpa presentó la misma tendencia pero con valores más altos con una variación entre 12.1-13.1 mg 100 g⁻¹ (Cuadro 9). El Mayor contenido de proteína en la cáscara se presentó en frutos de TJ (2.12 mg g⁻¹) y SRZ (1.69 mg g⁻¹) ($P < 0.01$) y el menor en frutos de AJ y ZTJ (0.56 y 0.60 mg g⁻¹) (Cuadro 9). El contenido de proteína en la pulpa presentó valores superiores a los registrados en la cáscara, oscilando en el rango de 1.5-3.5 mg g⁻¹, con valores superiores ($P < 0.01$) en frutos de la localidad de AJ y SRZ. El contenido más bajo de proteína tanto en cáscara como pulpa, se registró en frutos de la localidad de ZTJ (Cuadro 9). Es importante señalar que el contenido de proteína en la pulpa de frutos silvestres es superior al de las cultivadas, lo cual nos permite suponer que la pitaya es una buena fuente de proteína para la fauna silvestre que consume este tipo de frutos. Otro aspecto que cabe resaltar en este análisis es el color del fruto, el cual se debe a la presencia de pigmentos (betacianinas y betalanas) y que constituyen indudablemente un indicador importante, ya que determinan el atractivo tanto del fruto como de sus productos (Saenz, 1995).

En la variación en el contenido de azúcares solubles en pulpa por unidad de peso fresco, la mayor concentración ($P < 0.01$) se observó en frutos de AJ con valores de 6.0 % para totales y de 4.9 % en reductores, y los valores más bajos correspondieron a la pulpa de frutos colectados en SRZ y ZTJ (Cuadro 9). Estos

Cuadro 9. Variación en la composición química de la cáscara y pulpa de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*. Los datos están reportados con base en peso fresco.

Localidad	Acido ascórbico (mg 100 g ⁻¹)		Proteína (mg g ⁻¹)		Azúcares pulpa	
	C [†]	P [‡]	C [†]	P [‡]	Totales (%)	Reductores (%)
AJ	9.11 a	13.17 a	0.60 b	3.55 a	6.02 a	4.95 a
SRZ	9.42 a	12.21 a	1.69 a	3.24 ab	3.31 b	2.39 b
ZTJ	9.84 a	12.35 a	0.56 b	1.55 c	3.12 b	2.85 b
TJ	9.10 a	13.00 a	2.12 a	1.88 bc	—	—

Medias dentro de cada columna con la misma letra son estadísticamente iguales entre si, según DMS ; $P < 0.01$. :[†]C= Cáscara [‡]P= Pulpa

resultados demuestran que la mayor composición de azúcares en la pulpa son reductores. La presencia de azúcares es de gran importancia, ya que uno de los principales atractivos para su comercialización lo constituye el sabor. El contenido de azúcares en la pulpa de frutos silvestres es bajo en comparación a las variedades cultivadas ya que en estas últimas se presentan concentraciones de hasta el 12 % (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Pimienta-Barrios y Tomas-Vega, 1993).

En el análisis de la composición mineral de la cáscara (que incluye pulpa, ya que al separar la cáscara del resto del fruto conserva una capa delgada de la misma) reveló una mayor concentración de N ($P < 0.05$) en frutos de AJ (Cuadro 10). Por el contrario, el análisis no mostró una diferencia entre las localidades en la concentración de P, K, Ca y Mg (Cuadro 10). El aporte de minerales de la cáscara de

la pitaya puede ser de gran valor nutritivo ya que es una fuente importante de Mg, K, Ca y P.

Cuadro 10. Variación en la composición mineral de la cáscara con pulpa en frutos colectados de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*. Los datos están reportados con base en peso seco y con una digestión previa en HNO₃- HClO₄.

Localidad	N	P	K (%)	Ca	Mg
AJ	1.18 a	0.10 a	1.06 a	0.55 a	0.65 a
SRZ	0.88 b	0.10 a	1.03 a	0.55 a	0.60 a
ZTJ	0.73 b	0.08 a	1.00 a	0.35 a	0.55 a

Medias dentro de cada columna con diferente letra son estadísticamente diferentes entre si, según DMS ; $P < 0.05$.

El número de semillas por fruto varió de 1013 a 1308 (Cuadro 11). El número de semillas para las variedades silvestres de SRZ fue superior ($P < 0.05$) en un 14, 20 y 22 % con respecto a ZTJ, AJ, y TJ, respectivamente (Cuadro 11). La variación en el número de semillas puede ser debido a las diferencias en el número inicial de óvulos y en la eficiencia de la polinización y fertilización (Nerd y Mizrahi, 1997). El número de óvulos por semilla fue de 1342 ± 63 para frutos de SRZ, 1117 ± 91 para AJ, y de 1217 ± 83 para ZTJ con un porcentaje de asentamiento de semillas del 96%, 94%, y 92% respectivamente. El número de óvulos y semillas asentadas en frutos de las variedades silvestres es superior a las variedades cultivadas en las cuales se reporta un número de óvulos de 976 ± 53 y un asentamiento de 796 ± 68 semillas por fruto

que representa únicamente el 79% (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). El aborto del embrión por lo general resulta cuando ocurre un estrés de sequía después de la polinización, reduciendo el número de semillas ; sin embargo cuando el agua es limitante en las últimas etapas del desarrollo, por lo general no ocurre el aborto del embrión, aunque el tamaño de la semilla se puede reducir (Bradford, 1994). Con respecto a lo anterior, cabe resaltar que en las localidades de AJ y SRZ se presentaron lluvias inusuales en los meses de marzo a mayo, época en la cual la humedad del suelo se reduce drásticamente (<5%). El peso fresco total de semillas por fruto no vario entre las localidades en estudio. Por el contrario, el peso húmedo y seco promedio individual de semilla fue inferior para frutos de ZTJ y SRZ (Cuadro 11).

La germinación de semillas de frutos colectados en ZTJ fue más lenta que las semillas del resto de las localidades en estudio, efecto que fue más marcado durante los primeros once días del período de germinación (Cuadro 12). Sin embargo, al final del período (19 días) el porcentaje de germinación fue igual a las semillas de AJ y TJ. Por otra parte, las semillas de frutos de la región de SRZ presentaron el menor porcentaje de germinación al final del ensayo (19 días). En general, a los 15 días las semillas de las diferentes localidades presentaron porcentajes de germinación superiores al 80 %, y en el caso de las semillas de los frutos de AJ y TJ los porcentajes de germinación fueron de 92 y 96 % respectivamente (Cuadro 12). Estos porcentajes altos de germinación son una evidencia que las semillas de *S. queretaroensis* no depende de la micorríza para germinar.

Cuadro 11. Variación en el número y peso promedio de semillas por fruto y peso promedio de semilla en poblaciones silvestres de pitaya *S. queretaroensis*.

Localidad	Número promedio de semillas por fruto	Peso fresco de las semillas por fruto (g)	Peso fresco individual de semillas (g)	Peso seco individual de semillas (g)
AJ	1050 b	2.5 a	2.4 x 10 ⁻³ a	2.16 x 10 ⁻⁴ ab
SRZ	1308 a	2.5 a	1.9 x 10 ⁻³ b	1.96 x 10 ⁻⁴ b
ZTJ	1124 b	2.3 a	2.0 x 10 ⁻³ b	1.78 x 10 ⁻⁴ c
TJ	1013 b	2.7 a	2.6 x 10 ⁻³ a	2.36 x 10 ⁻⁴ a
	*	N.S.	**	**

Medias seguidas con diferente letra dentro de cada columna son diferentes entre si, según DMS ; (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

Un aspecto sobresaliente es que las semillas colectadas en AJ presentaron un mayor peso individual, y una mayor tasa de germinación, lo cual puede ser asociado con el alto grado de infección micorrícica en esta localidad (Pimienta *et al.*, en revisión). Dado que la simbiosis micorrícica favorece el establecimiento de plantulas en cactáceas (Rincon y Ramírez, 1993); es probable que la mayor frecuencia de plantas jóvenes de *S. queretaroensis* observado en AJ puede ser el resultado de que las semillas al germinar y durante su desarrollo inicial interaccionan con los propágulos de hongos micorrícicos, lo cual favorece su germinación y establecimiento. De esta forma, la reproducción en poblaciones naturales puede también ser afectada por la infección micorrícica además de los

Cuadro 12. Porcentajes de germinación de semillas de *S. queretaroensis* colectadas en poblaciones silvestres de AJ, SRZ y ZTJ en diferentes intervalos de tiempo después de su siembra.

Localidad	Germinación (%)			
	6	11	15	19
	(días)			
AJ	13 ab	79 a	92 ab	98 a
SRZ	23 a	80 a	85 b	90 b
ZTJ	6 b	60 b	83 b	94 ab
TJ	15 ab	84 a	96 a	97 a
	*	**	*	**

Medias seguidas con diferente letra dentro de cada columna son diferentes entre si, según DMS ; (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

bien conocidos efectos de las micorrizas VAM sobre el crecimiento vegetativo (Smith y Smith 1996).

En las variedades silvestres evaluadas, el contenido de proteína en las semillas varió de 12 a 18% de su peso seco, con valores superiores ($P < 0.01$) en las semillas de las variedades de SRZ y TJ y menores en las semillas de frutos colectados en AJ y ZTJ (Cuadro 13). Estos datos son importantes desde el punto de vista nutricional, ya que las semillas son pequeñas (20×10^{-4} g), de fácil ingestión en comparación con las de otros frutos y pueden pasar a través del tracto digestivo y

proveer un beneficio al consumidor al contribuir en la digestión. Además los porcentajes de proteína de éstas son superiores a los registrados en la pulpa por lo que en conjunto este fruto constituye una fuente importante de proteína (Pimienta-Barrios y Tomas-Vega, 1993).

Los lípidos son la mayor reserva en semillas de *S. queretaroensis* (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). El contenido de lípidos osciló entre 12 al 20%, correspondiendo el valor más alto a semillas de frutos de SRZ (Cuadro 13). El contenido de almidón de las semillas varió de 8 a 21 μmol y fue superior ($P < 0.05$) en frutos de las localidades de AJ y SRZ; el menor valor de almidón correspondió a

Cuadro 13. Variación en el contenido de proteína, lípido y almidón en semillas de frutos colectados en poblaciones silvestres de *S. queretaroensis*. Los datos están expresados con base en peso seco.

Localidad	Proteína (%)	Lípidos (%)	Almidón (μmol equivalentes de glucosa)
AJ	13.5 b	18.2 a	19.0 a
SRZ	18.0 a	20.5 a	21.1 a
ZTJ	12.5 b	17.5 a	8.0 b
TJ	16.6 a	12.4 a	11.5 ab

**

*

Medias dentro de cada columna con diferente letra son estadísticamente diferentes entre si, según DMS ; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

las semillas de ZTJ (Cuadro 13).

Importancia Económica

La producción y recolección de frutos de pitaya a partir de poblaciones silvestres representa una importante actividad socioeconómica para algunas comunidades rurales asentadas en las zonas semiáridas subtropicales. Para las comunidades ubicadas en las localidades de AJ, SRZ y ZTJ se ha estimado un ingreso promedio entre los \$ 3,000 y \$ 4,000 mensuales, por lo que algunas familias logran obtener ingresos por temporada (3 meses) superiores a los \$ 9,000, cantidad que supera ampliamente un salario promedio que ganan los jornaleros de campo e incluso llegan a representar un mayor ingreso que los obtenidos por la producción de cultivos básicos (maíz, frijol) en este tipo de ambientes con poca vocación agrícola. Cabe destacar que la producción de frutos de pitaya se obtiene a muy bajo costo (sin ningún tipo de energía antropogénica) y el fruto se comercializa a costos altos (\$ 1.00 a \$ 2.5 por pieza) permitiendo a los recolectores ingresos con poca o ninguna inversión.

Importancia Ecológica

La presencia de un alto número de semillas en el fruto, permite la ingestión por varios organismos principalmente de aves asegurando con ello una mayor dispersión y germinación de las mismas (Barnea *et al.*, 1992). Se ha observado que los murciélagos remueven del 10 al 80% de las semillas disponibles en frutos abiertos durante la noche, siendo el consumo de semillas más importante antes del período de

lluvia (Soriano *et al.*, 1991). Ellos junto con otros mamíferos son dispersores efectivos de semillas de cactáceas, ya que posteriormente las depositan bajo el dosel de especies asociadas a la vegetación nativa de estas zonas con el fin de garantizar condiciones favorables para su establecimiento y desarrollo (Fleming y Sosa, 1994). En la época de reproducción masiva de las cactáceas, cuando los frutos parcialmente consumidos caen al suelo se observa la actividad de otro tipo de dispersores (secundarios) principalmente ratones y hormigas que son los que toman las semillas y las dispersan (Valiente y Arizmendi, 1997). El patrón de distribución espacial del depósito de semillas tiene una influencia tanto en el éxito como en el establecimiento de plántulas, ya que es necesario en este tipo de hábitat buscar estrategias que garanticen la perpetuación de la especie, es decir algunos experimentos en cactáceas revelan que la germinación de semillas incrementa con una humedad alta y baja radiación solar, los cuales proveen temperaturas más bajas y mayor disponibilidad de agua, además bajo estas condiciones las plántulas permanecen más verdes y con mayor turgencia. El incremento en la radiación solar reduce la germinación de las semillas y disminuye el tamaño de las plántulas y contenido de agua. Los resultados de estos estudios sustentan la importancia de sistemas naturales de protección en las zonas áridas para proveer mejores condiciones para la germinación y el establecimiento de plántulas como es el caso de *S. thurberi* (Nolasco *et al.*, 1997).

Además de la importancia socioeconómica del pitayo, cabe resaltar que la presencia de esta especie en los ecosistemas semiáridos tropicales y subtropicales es vital para la estabilidad de los mismos. El efecto de disturbio causado por los

cambios en el uso del suelo con fines agrícolas y ganaderos, así como la extracción excesiva de la vegetación nativa tiene un efecto negativo en la reproducción al provocar una disminución de las poblaciones silvestres de la especie limitando la producción de frutos, causando con ello un impacto en las poblaciones de animales frugívoros y omnívoros que dependen de esta especie durante la estación seca, especialmente de las poblaciones de murciélagos que se alimentan del néctar (Petit, 1995; Petit y Pors, 1996).

LITERATURA CITADA

- Arnaud V. R., P. Santiago y P.B. Bautista. 1997.** Agroindustria de algunos frutos. En: Suculentas Mexicanas Caucáseas. CVS Publications. México. pp: 79-87.
- Barnea, A., Y. Tom-Tov y J. Friedman.1992.** Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Ecológica* 12(2): 209-219.
- Bradford, J.K. 1994.** Water stress and the water relations of seed development: A critical review. *Crop Science* 34 :1-11.
- Carnal, C.W. y C.C. Black. 1989.** Soluble sugars as the carbohydrates reserves for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiology* 90: 91-100.
- Coe, T.H. y K.V. Thimann. 1975.** The metabolism of oat leaves during senescence. III. The senescence of isolated chloroplast. *Plant Physiology* 90:91-100.
- Darnell, L.R. y K.B. Birkhold. 1996.** Carbohydrate contribution to fruit development y two phenological distinct rabbiteye blueberry cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121 : 1132-1136.

- Dubois, M., K.A. Gillies, J.K. Halmilton, P.A. Rebers, y F. Smith.** 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350-356.
- Fleming, T.H. y V. J. Sosa.** 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive succes of plants. *Journal of Mammology* 75(4): 845-851.
- Haissig, B.E. y R.E. Dickson.** 1979. Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolisys. *Plant Physiology* 47: 151-157.
- Harborne, J.B.** 1993. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Third Edition. Academic Press. New York.
- Hawker, J.S. y C.F. Jenner.** 1993. High temperatures affects the activity of enzymes in the commmitted pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 197-209.
- Lomeli, M. y E. Pimienta.** 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología* 38: 13-20.
- Lugo, U. L., F. Araujo, B. y R. Villalobos.** 1996. Una metodología para la estimación del estrés hídrico en plantas de lima "Tahiti" (*Citrus x "Tahiti"*). *Revista de la Facultad de Agronomía* 13 :49-60.
- Lowry, O.H., N.J. Roseborouhg, A.I. Farr y R.J. Randall.** 1951. Protein measurements with the folin phenol reagent. *Journal of Biology Chemistry* 193: 265-275.
- Nerd, A. y Y. Mizrahi.** 1997. Reproductive biology of cactus fruit crops. *Horticultural Reviews* 18: 321-350.

- Nobel, P.S.** 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press. New York. 166 p.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante, A. Díaz-Rondero.** 1997. Seed germination of *Stenocereus thurbery* (Cactácea) under different solar irradiation levels. Journal of Arid Environments 36(1): 123-132.
- Petit, S.** 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. Biotropica 27(4): 538-541.
- Petit, S. y L. Pors.** 1996. Survey of a columnar cacti and carrying capacity for nectar feeding bats on Curacao. Conservation Biology 10(3): 769-775.
- Pimienta-Barrios, E.** 1985. Diferenciación floral en especies frutales. Fitotecnia 7: 154-179.
- Pimienta-Barrios, E. y M.L. Tomas-Vega.** 1993. Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). Cactáceas y Suculentas Mexicanas 38: 82-88.
- Pimienta, B. E. y P.S. Nobel.** 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. Cactácea) an ancient and modern fruit crop of Mexico. Economic Botany 48: 76-83.
- Pimienta-Barrios, E. y P.S. Nobel.** 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. Journal of the American Society for Horticultural Science 120: 1082-1086.
- _____ y _____. 1998. Vegetative, reproductive, and physiological adaptaciones to aridity of pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. Economic Botany 52(3) :391-401.

- Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, V. Olalde-Portugal, M. E. Salas-Galván, M. C. Arriaga, P. S. Nobel y E. Pimienta-Barrios.** 1999. Effects of arbuscular-mycorrhizal infection on stem growth and fruit characteristics for a columnar cactus *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. En revisión.
- Rincon, E.P. y H.P. Ramirez, Y.** 1993. Influence of vesicular arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Mycorrhizae* 3: 79-81.
- Robles, M.C.** 1994. Estudio anatomico-fisiológico comparativo entre el nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) y el pitayo (*stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara, México.
- Saens, H.C.** 1995. Food manufacture and by-products. En: G. Barbera, P. Inglese y E. Pimienta-Barrios (eds.). *Agro-ecology, Cultivation and uses of Cactus Pear*. FAO Plant Production and Protection Paper 132, Rome, Italy. pp: 137-143.
- Sahley, C.T.** 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotraploide columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329-1336.
- SAS Institute.** 1985. *SAS User's Guide : Basics*. Ver. 5.0 Ed. SAS Institute Inc. Cary, N.C. U.S.A.
- Smith F. A. y S. E. Smith.** 1996. Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the "arbuscular" (VA) mycorrhizal symbiosis. In: Callow A. J. (ed.). *Advances in Botanical Research*. Academic Press. London. pp: 1-43.
- Somogyi, M.** 1952. Notes on sugar determination. *Journal of Biological Chemistry* 195:19-23.

Sonnewald, U. y L. Willmitzer. 1992. Molecular approaches to sink-source interactions. *Plant Physiology* 99 : 1267-1270.

Soriano, P.J., M. Sosa y O. Rossell. 1991. Feeding-habits of *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera, Phyllostomidae) in an arid zone of Venezuelan Andes. *Revista de Biología Tropical* 39(2): 263-268.

Steel, R.G.D y J.H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical Approach. McGraw-Hill, Inc. Sec. Edit. 633 p.

Valiente-Banuet, A. y M.C. Arizmendi. 1997. Interacciones entre cactáceas y animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. En: *Suculentas Mexicanas Cactáceas*. CVS Publicaciones. México. pp: 61-67.

SEASONAL VARIATION OF NET CO₂ UPTAKE FOR
CACTUS PEAR (*Opuntia ficus-indica*) AND PITAYO
(*Stenocereus queretaroensis*) IN A SEMI-ARID
ENVIRONMENT



Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment

Eulogio Pimienta-Barrios*, Julia Zanudo*, Enrico Yopez*,
Enrique Pimienta-Barrios† & Park S. Nobel‡

*Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, Mexico

†Departamento de Producción Agrícola, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, Mexico

‡Department of Biology-OBEE, University of California, Los Angeles, CA 90095-1606, U.S.A.

(Received 24 February 1999, accepted 14 July 1999)

The objective of this work was to evaluate the effects of seasonal variation in temperature, irradiation, and soil moisture content on the photosynthetic rates of *Opuntia ficus-indica* and *Stenocereus queretaroensis*. The lowest values of positive daily net CO₂ uptake were recorded during the summer rainy season and the highest values during autumn and winter. These optimum values are likely to be the result of a prolonged period of CO₂ assimilation caused by decreased cloudiness, and high rates of nocturnal CO₂ assimilation due to moderate day/night air temperatures. In spring, when drought was exacerbated, daily net CO₂ uptake was negative for both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis*. Stem photosynthesis allowed both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* to obtain carbon during the fall and winter, when soil water was at its lowest.

© 1999 Academic Press

Key words: *Opuntia*; *Stenocereus*; air temperature; drought; gas exchange; phenology; photosynthetic photon flux; stress

Introduction

Cactus pear (*Opuntia* spp.) and pitayo (*Stenocereus* spp.) are fruit crops used for subsistence agriculture in Mexico (Pimienta-Barrios, 1994; Pimienta-Barrios & Nobel, 1994). Cactus pear is also cultivated worldwide on over 1,000,000 ha (Nobel, 1994, in

*Correspondence to: Dr. Eulogio Pimienta-Barrios, Cerrada de la maestranza 924, Residencial Guadalupe Jardín, 45030, Zapopan, Jalisco, Mexico. Tel: 52 (3) 6820076, Fax: 52 (3) 6820076, E-mail: epimient@maiz.cucba.udg.mx

press), mostly for forage and fodder. In Mexico, it is an important fruit crop in semi-arid temperate lands, where it has been cultivated for centuries and now occupies about 60,000 ha (Nobel, 1994; Flores, 1995). In contrast, pitayo is a relatively recent fruit crop, and cultivation of *S. queretaroensis* is restricted to the Sayula Basin in Jalisco, Mexico, on an area of about 1,000 ha (Pimienta-Barrios & Tomas, 1993). In other regions of central and southern Mexico, fresh fruits of other pitayos are harvested from plantations, backyards of rural homes, and wild populations (Pimienta-Barrios & Nobel, 1994).

Cactus pear evolved in a semi-arid temperate environment with relatively cool nights and moderate daytime temperatures (Pimienta-Barrios, 1990, 1994). In contrast, pitayo evolved in a subtropical environment with warm nights and high daytime temperatures (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998). Although differences occur in the day/night air temperatures in the main localities where cactus pear and pitayo are cultivated, large variations in soil water availability and long drought periods occur where both species are native (Gibson & Nobel, 1986; Pimienta-Barrios & Nobel, 1994). For instance, the dry season can be 6 to 8 months long, and is interrupted by rains during the summer season. This study examined the influence of seasonal variations in day/night air temperatures, soil moisture content, and photon flux density on the daily patterns of gas exchange for both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* in a region where the latter species is native. We tested the hypothesis that environmental conditions in the study site adversely affect the photosynthetic activity of *O. ficus-indica* relative to *S. queretaroensis* because of the relatively warm day/night air temperatures.

Materials and methods

The study was conducted from July 1997 to May 1998 at a commercial plantation in Techaluta, Jalisco, Mexico, in the Sayula Basin of southern Jalisco, 20° 5' N, 103° 32' W and 1,380 m above sea level. The Sayula Basin, where pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) occurs in the wild and is extensively cultivated, has average daily extreme temperatures that range from 10 to 34°C, with an annual average of 22°C. The average annual rainfall is nearly 700 mm, most of which occurs in the summer (Pimienta & Nobel, 1994). Pitayo de Queretaro (*S. queretaroensis*) is an arborescent cactus growing up to 8 m in height with a well-defined short trunk and numerous, mostly vertical, branches. Thirty-year old plants of the most cultivated variety, Mamey, were used in this study.

Opuntia ficus-indica (L.) Miller var. Pelon-Liso is a variety of cactus pear introduced into the Sayula Basin from the semi-arid temperate highlands of San Luis Potosi, Mexico, where it is cultivated as a fruit crop. Cuttings planted in Techaluta in 1990 were collected at about 23°05'N, 102°32'W, and 2,000–2,200 m above sea level. The collection site has about 400 mm of precipitation in summer, winter rains occur in some years, and the average annual temperature is 17°C (Pimienta-Barrios, 1994). *O. ficus-indica* is an arborescent, 2–3 m tall cactus, with a poorly defined trunk, wide crown, and flat obovate segments (cladodes).

Times of initiation and termination of the main vegetative and reproductive phenophases (stem elongation, flowering, fruit development, and new root growth and formation) were determined monthly for six mature plants of *O. ficus-indica* and six mature plants of *S. queretaroensis*. The times of initiation and termination of stem elongation, flowering, and fruit development were determined from monthly observations, and root formation was determined by careful excavations of the rhizosphere in order to distinguish between existing and new roots. Daily maximum and minimum air temperatures and rainfall were obtained from an official weather station maintained by the Comision Nacional del Agua, Delegacion Jalisco, at Atoyac (20°1'N, 103°32'W, 1,373 m above sea level). The photosynthetic photon flux (PPF; wavelengths of

400–700 nm) for each measurement time was measured from approximately 2 h after sunrise to 2 h before sunset with a Li-Cor 190S quantum sensor (Li-Cor, Lincoln, NE.). For each measurement time, soil water content was determined for 10 soil samples from the center of the root zone (a depth of 15 cm). Soils were dried at 80°C to constant mass (generally within 72 h); data are expressed as a percentage of water content (fresh mass – dry mass)/dry mass (Torres, 1984).

Net CO₂ uptake, stomatal conductance, and intercellular CO₂ mole fraction for *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* were measured every 2 h over 24 h periods during 25–26 July 1997, 7–8 November 1997, 17–18 December 1997, 12–13 February 1998, and 9–10 May 1998 with a Li-Cor LI-6200 portable photosynthesis system. A Li-Cor 250 cm³ leaf chamber was modified by replacing the distal half-cylinder with a narrowed opening (1 × 3 cm) that was lined with a foam-rubber gasket, and firmly pressed against east-facing stems during measurement.

Results

Flower development for *O. ficus-indica* started in early March and ended in late April; fruit development lasted from mid-April to late August (Fig. 1(a)). Stem growth occurred from April through to July. Flowering for *S. queretaroensis* started in early February and ended in early April; fruit development lasted from early March until late May (Fig. 1(b)). Its stem extension occurred from mid-September through to December. For both species, the differentiation and growth of fine roots coincided with the summer rainy season, July through to September (Fig. 1).

Monthly means of daily air temperature extremes at Techaluta, Jalisco, varied from 8 to 15°C at night and from 27 to 35°C during the daytime (Fig. 2(a)). The warmest months were April and May, just before the rainy season. The lowest average day/night air temperatures during the 24 h periods of gas exchange measurement were in December (26/16°C) and February (29/15°C). The highest were in November (32/24°C) and May (36/23°C), and July was intermediate (30/17°C). Total rainfall in the study year under was 447 mm, 75% occurring from June to September (Fig. 2(b)). Soil water content ranged from 2% in May to 41% in July (Fig. 2(c)) and was over 30% from June through to October. PPF was lowest during the summer rainy season, increased gradually during autumn and winter, and reached its highest value in spring (Fig. 2(d)). PPF averaged 1,050 μmol m⁻² s⁻¹ from early morning to late afternoon. With the exception of May 1998, net CO₂ uptake patterns for *O. ficus-indica* (Fig. 3) and *S. queretaroensis* (Fig. 4) were typical of CAM plants. Most assimilation occurred at night, and the highest rates were near midnight. Diurnal assimilation was observed for *O. ficus-indica* in the early morning in July 1997, in the late afternoon in November and December 1997, and at both times in February 1998 (Fig. 3(a–d)). For *S. queretaroensis*, diurnal assimilation was observed mainly in the early morning (Fig. 4(a–d)). In May 1998 the instantaneous rates of net CO₂ uptake were mainly negative for both species (Figs. 3(e) and 4(e)).

Total daily net CO₂ uptake obtained by integrating the instantaneous rates over 24 h periods was about 270 mmol m⁻² d⁻¹ for *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* in July 1997 (Table 1). Values increased for both species in November, became highest in December 1997, decreased in February 1998, and became negative in May. The highest total daily net CO₂ uptake in December 1997 for *O. ficus-indica* (618 mmol m⁻² d⁻¹) and *S. queretaroensis* (767 mmol m⁻² d⁻¹) were both due to prolonged periods of assimilation (19 and 21 h, respectively) and to the highest maximal instantaneous rates (24 μmol m⁻² s⁻¹ for both species; Figs. 3(c) and 4(c)). Averaged over the five measurement dates, total daily net CO₂ uptake was 393 mmol m⁻² d⁻¹ for *O. ficus-indica* and 367 mmol m⁻² d⁻¹ for *S. queretaroensis* (Table 1), which correspond to annual CO₂ uptake values of 144 mol m⁻² and 134 mol m⁻², respectively. Total daily

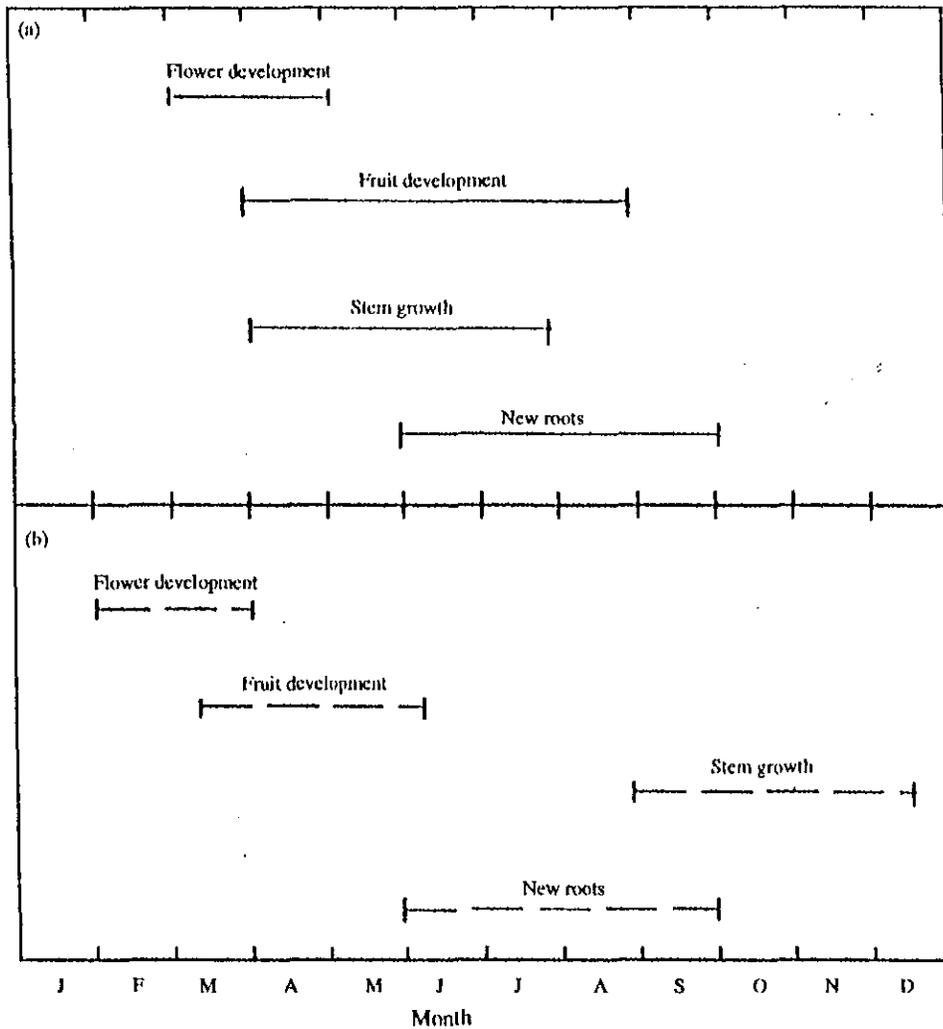


Figure 1. Phenological stages of (a) *Opuntia ficus-indica* and (b) *Stenocereus queretaroensis* at Techaluta, Jalisco, Mexico.

net CO₂ uptake in December 1997 for *O. ficus-indica* was statistically similar to November 1997 and February 1998, but those months were statistically higher than July 1997 and May 1998. On the other hand, for *S. queretaroensis*, December was statistically higher than the rest of the months; November 1997 and February 1998 were statistically similar, but higher than July 1997 and May 1998 (Table 1).

The average night-time stomatal conductance decreased gradually from July 1997 to February 1998 for both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis*, and then increased in May 1998 (Table 1). The average intercellular CO₂ mole fraction during the night for both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* decreased gradually from the beginning of the summer (July 1997) to the middle of the winter (February 1998), when the values were at their lowest (Table 1). The intercellular CO₂ mole fraction at night substantially increased in May 1998 for both species (Table 1).

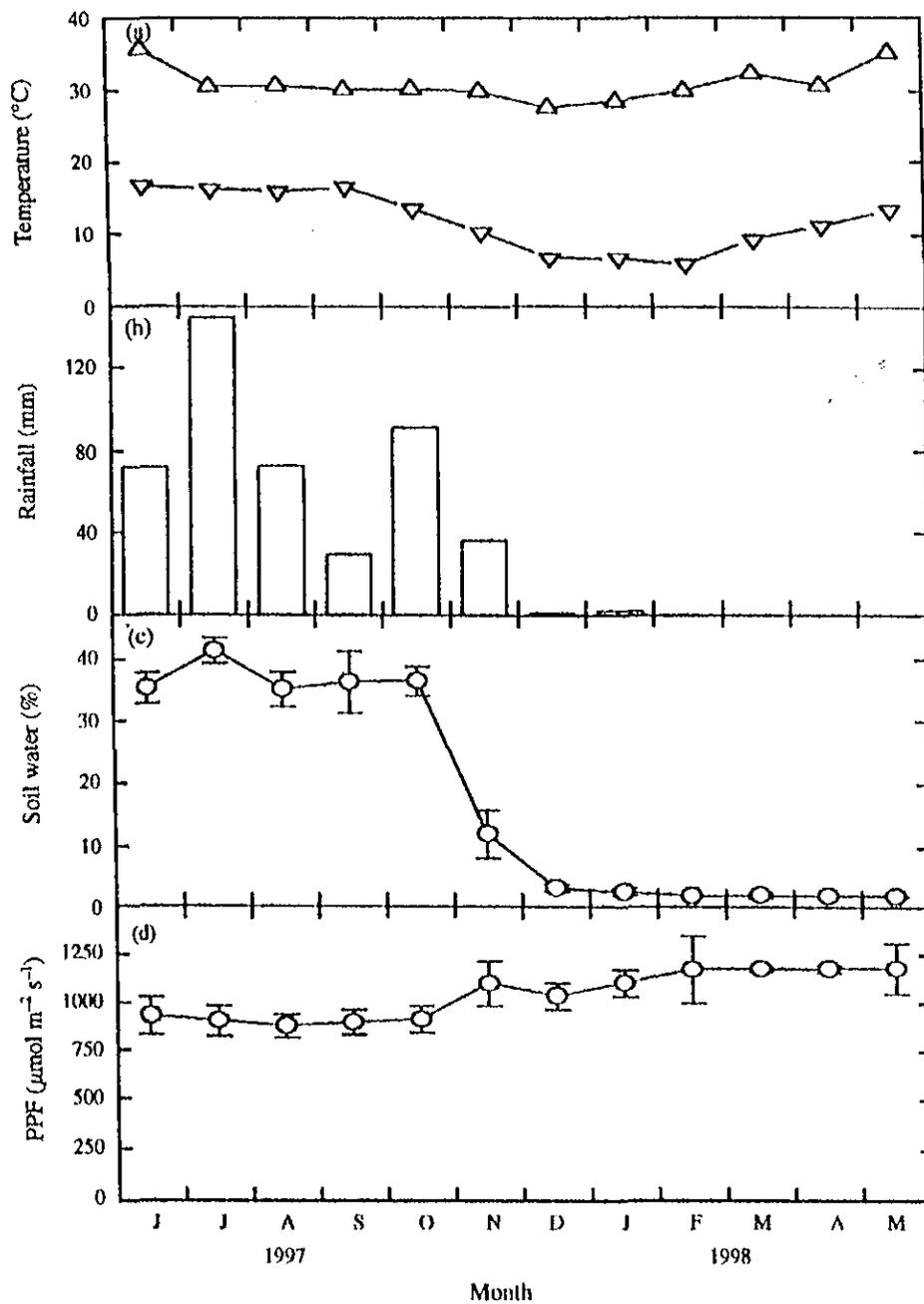


Figure 2. (a) Daily minimum and maximum ($-\Delta-$) air temperatures averaged over a month, (b) total monthly rainfall, (c) soil water content, and (d) mean photosynthetic photon flux (PPF) from early morning to late afternoon, at Techaluta, Jalisco, Mexico. Data are means \pm SE, except when error bars are smaller than the symbol ($n = 10$).

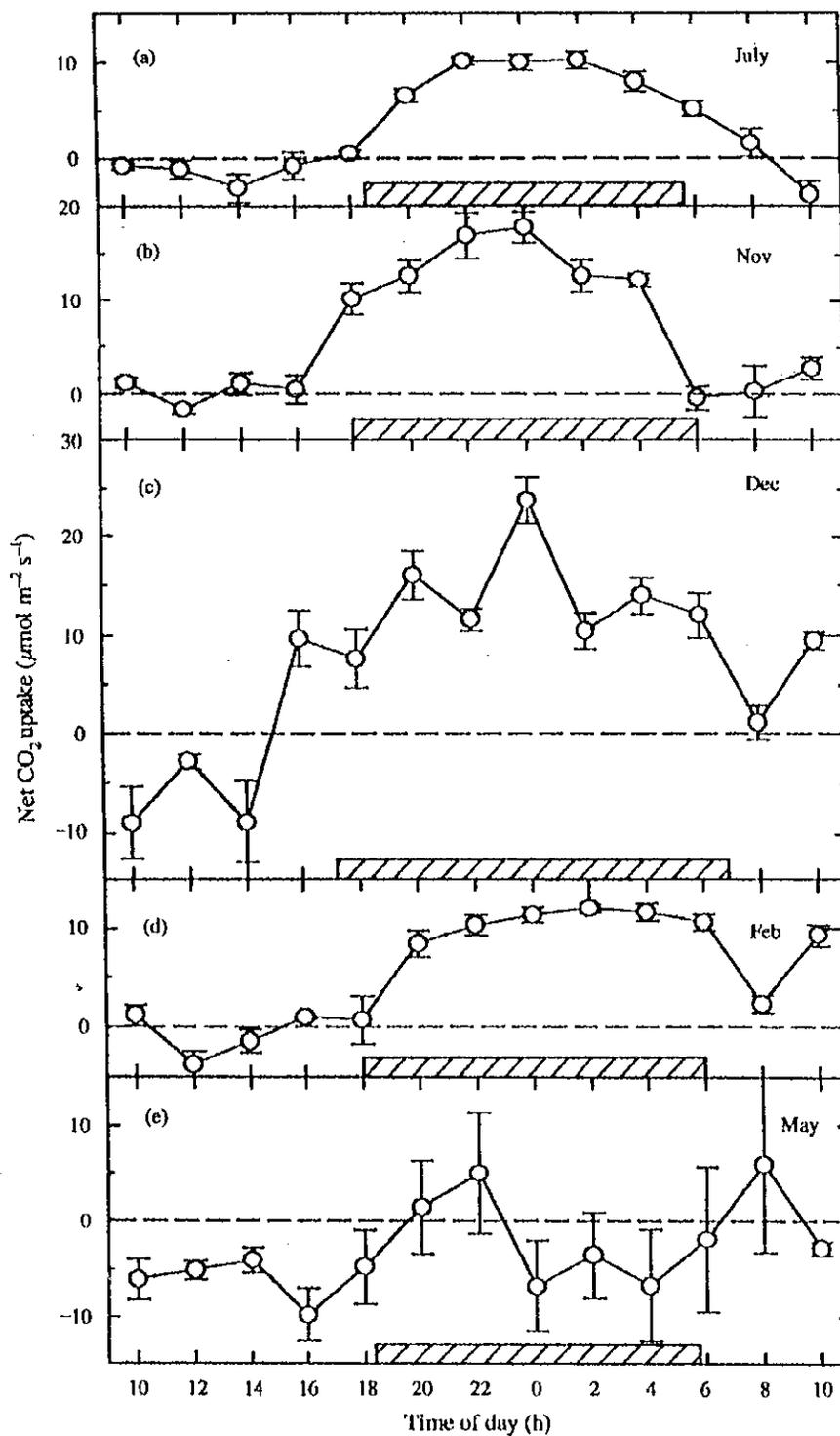
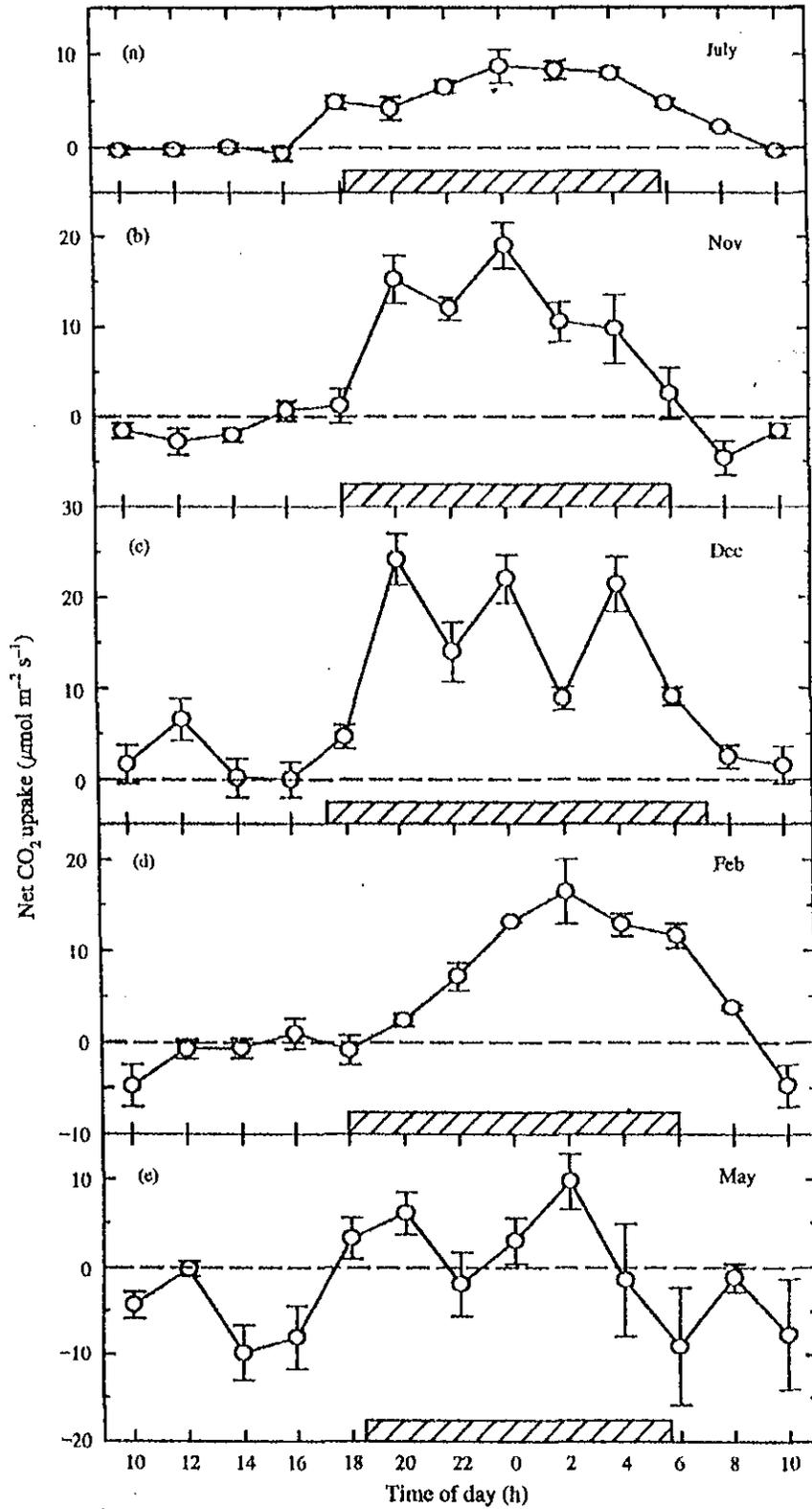


Figure 3. Net CO₂ uptake rates over 24-h periods for *O. ficus-indica* on (a) 25–26 July 1997, (b) 7–8 November 1997, (c) 17–18 December 1997, (d) 12–13 February 1998, and (e) 9–10 May 1998, at Techaluta, Jalisco, Mexico. Data are means \pm SE ($n = 6$ plants).

Table 1. Seasonal variations in daily net CO₂ uptake, mean night-time stomatal conductance, and mean night-time intercellular CO₂ mole fraction over 24 h periods for *Opuntia ficus-indica* (O. f.-i.) and *Stenocereus queretaroensis* (S. q.). Data are means \pm SE ($n = 6$ plants)

Date	Total daily net CO ₂ uptake (mmol m ⁻² d ⁻¹)		Mean night-time stomatal conductance (mol m ⁻² s ⁻¹)		Mean night-time intercellular CO ₂ mole fraction (μ mol mol ⁻¹)	
	O.f.-i.	S.q.	O.f.-i.	S.q.	O.f.-i.	S.q.
25-26 July 1997	269b	273 c	1.90 a	1.23 a	334 b	349 b
7-8 November 1997	597a	443 b	0.89 ab	1.01 ab	354 b	362 b
17-18 December 1997	618a	767 a	0.15 b	0.17 b	301 c	288 c
12-13 February 1998	523a	414 b	0.21 b	0.14 b	231 d	230 d
9-10 May 1998	-40c	-76 d	0.84 ab	0.83 ab	399 a	424 a

Mean values within a column that are followed by different letters are significantly different at $p < 0.05$ by LSD's multiple test.



Discussion

The subtropical climate that prevails in the study site, which is the native habitat of *Stenocereus queretaroensis*, was expected to adversely affect the photosynthetic activity of *Opuntia ficus-indica*, as day/night air temperatures of the Sayula Basin are significantly higher than those of the native habitat of *Opuntia*. However, total daily net CO₂ uptake was often higher in *O. ficus-indica* than in *S. queretaroensis*. The latter has an unusual growth phenology, as its vegetative growth does not coincide with its reproductive growth (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998). In contrast, both vegetative and reproductive growth overlap at the end of winter and during spring in *O. ficus-indica* (Pimienta-Barrios, 1990). Sink strength commonly affects source strength or the rate of photosynthesis (Salisbury & Ross, 1992), but in both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis*, the highest daily net CO₂ uptake was recorded in December, a time of year when the stem extension had ended in *S. queretaroensis* and had not yet begun in *O. ficus-indica*.

The lowest positive daily net CO₂ uptake over 24 h occurred at the beginning of the rainy season, July 1997, when plants began their recovery from the drought and PPF was reduced because of cloudiness. Light limits photosynthesis for both *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis*, as net CO₂ uptake increases roughly linearly with total daily PPF up to 20 mmol m⁻² d⁻¹ (Nobel & Hartsock, 1984; Nobel & Pimienta-Barrios, 1995). For instance, recent gas exchange observations in the field during the summer reveal that exposed stems of *S. queretaroensis* (PPF of 16 mol m⁻² d⁻¹) have longer periods of net CO₂ uptake, higher maximal rates, and greater daily net CO₂ uptake than shaded stems (PPF of 3 mol m⁻² d⁻¹; Pimienta-Barrios & Nobel, 1998). The highest maximal instantaneous rates and highest total daily net CO₂ uptake for both species occurred in December 1997, reflecting the moderate day/night air temperatures (26/16°C) and the increase in PPF due to reduced cloudiness. Moderate night temperatures favor PEP-Case activity and CO₂ uptake by CAM succulents (Hanscom & Ting, 1978; Kluge & Ting 1978; Nobel, 1988; Israel & Nobel, 1995). In particular, the mean day/night air temperatures in December 1997 (26/16°C) and February 1998 (29/15°C) were close to those optimal for net CO₂ uptake by *O. ficus-indica* under controlled environmental conditions (25/15°C; Israel & Nobel, 1995; Nobel & Hartsock, 1984). Maximal daily net CO₂ uptake for *S. queretaroensis* in the laboratory occurs under day/night temperatures averaging 32/16°C (Nobel & Pimienta-Barrios, 1995).

In February 1998 total daily net CO₂ uptake was 15% less for *O. ficus-indica* and 46% less for *S. queretaroensis* than in December 1997, but higher than in July and November 1997. This reduction paralleled the decrease in soil water availability and water stored in the cladodes of *O. ficus-indica* and the columnar stems of *S. queretaroensis*, but did not parallel day/night air temperatures, which were moderate (29/15°C), and PPF, which reached higher levels than in preceding months. Nevertheless, the water stored in the stems still sustained stomatal opening, thereby keeping the photosynthetic tissue active during the initial period of drought (Barcikowski & Nobel, 1984; Goldstein *et al.*, 1991). Prolonged drought decreased stomatal conductance, thereby reducing transpirational water losses, as previously demonstrated for *O. ficus-indica* (Kluge & Ting, 1978; Acevedo *et al.*, 1983).

Negative daily net CO₂ uptake in May 1998 for both species reflected the prolonged drought, as soil moisture was extremely low (< 5%) and day/night air temperatures were high (36/23°C). Such conditions affect both stomatal opening and activity of photosynthetic enzymes (Nobel, 1994). The prolonged drought reduced both the

←
Figure 4. Net CO₂ uptake rates over 24-h periods for *S. queretaroensis* on (a) 25–26 July 1997, (b) 7–8 November 1997, (c) 17–18 December 1997, (d) 12–13 February 1998, and (e) 9–10 May 1998, at Techaluta, Jalisco, Mexico. Data are means ± SE (*n* = 6 plants).

instantaneous rate and the daily period of net CO₂ uptake. The stress exacerbated by high day/night temperatures and drought apparently increased respiration and reduced enzymatic activity, because the gas exchange measurements in May 1998 revealed an increase in the internal CO₂ mole fraction at night, consistent with responses to drought in other CAM plants, such as *Kalanchoe daigremontiana* (Maxwell *et al.*, 1997).

The ecological and agronomical success of cacti such as *Opuntia* and *Stenocereus* in semi-arid environments depends on various adaptive characteristics, such as stem succulence and nocturnal carbon assimilation (Nobel, 1995, 1988). These allow cacti to tolerate prolonged drought by extending carbon gain during periods of low soil water availability, as stem succulence acts as an important buffer to maintain turgescence in the photosynthetic tissue (Nilsen *et al.*, 1989, 1990; Nobel, 1995). Stem photosynthesis allowed *O. ficus-indica* and *S. queretaroensis* to obtain carbon 3 months after the soil water content had reached below 5%, the plants allowing to store energy that will support reproductive growth before new resources become available.

We thank Lucila Mendez-Moran, Joanna Acosta-Velasquez, Alejandro Valenzuela Martinez, Marcela Lopez-Coreas, and Alejandro Dominguez de la Torre for field assistance. We thank Arnulfo Torres Padilla for access to the pitayo plantation and the Pitayo Growers Association of Techaluta, Jalisco, for their support. This project was financially supported by the Universidad de Guadalajara, CONACyT grant 0568P-B9506, and the UCLA Council on Research.

References

- Acevedo, E., Badilla, I. & Nobel, P.S. (1983). Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology*, **72**: 775-780.
- Barcikowski, W. & Nobel, P.S. (1984). Water relations of cacti during desiccation: distribution of water in tissue. *Botanical Gazette*, **145**: 110-115.
- Flores, V.C. (1995). Factores economicos que afectan la produccion de nopal en Mexico. In: Pimienta-Barrios, E., Neri-Luna, C., Munoz-Urias, A. & Huerta-Martinez, M. (Eds.), *6th Congreso Nacional y 4th Internacional sobre el conocimiento y aprovechamiento del Nopal*, pp. 228-234. Mexico: Universidad de Guadalajara. 308 pp.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. (1986). *The cactus primer*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 286 pp.
- Goldstein, G., Andrade, J. & Nobel, P. (1991). Differences in water relations parameters for the chlorenchyma and the parenchyma of *Opuntia ficus-indica* under wet versus dry conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, **18**: 95-107.
- Hanscom, Z. & Ting, I.P. (1978). Irrigation magnifies CAM-photosynthesis in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). *Oecologia*, **33**: 1-15.
- Israel, A.A. & Nobel, P.S. (1995). Growth temperature versus CO₂ uptake, Rubisco and PEPCase activities, and enzyme high temperature sensitivities for a CAM plant. *Plant Physiology and Biochemistry*, **33**: 345-351.
- Kluge, M. & Ting, I.P. (1978). *Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation*. Berlin: Springer-Verlag. 209 pp.
- Maxwell K., von Caemmerer, S. & Evans, J.R. (1997). Is a low internal conductance to CO₂ diffusion a consequence of succulence in plants with crassulacean acid metabolism *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**: 777-786.
- Nilsen, E., Meinzer, F.C. & Rundel, P.W. (1989). Stem photosynthesis in *Psoralea spinosa* (smoke tree) in the Sonoran Desert of California. *Oecologia*, **79**: 193-197.
- Nilsen, E., Sharifi M., Rundel, P., Forseth, I. & Ehleringer, J. (1990). Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecologia*, **82**: 299-303.
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental biology of agaves and cacti*. New York, NY: Cambridge University Press. 270 pp.
- Nobel, P.S. (1994). *Remarkable agaves and cacti*. New York, NY: Oxford University Press. 166 pp.
- Nobel, P.S. (1995). Environmental biology. Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear, pp. 36-48. In: Barbera, G., Inglese, P. & Pimienta-Barrios, E. (Eds), *FAO Plant Production and Protection Paper 132*, Rome. 216 pp.

- Nobel, P.S. (in press). *CAM crops*. In: Reddy, K.R. & Hodges, H.F. (Eds), *Climate change and global crop productivity*. England, Wallingford: CAB International.
- Nobel, P.S. & Hartsock, T.L. (1984). Physiological responses of *Opuntia ficus-indica* to growth temperature. *Physiologia Plantarum*, **60**: 98–105.
- Nobel, P.S. & Pimienta-Barrios, E. (1995). Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: Relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany*, **35**: 17–42.
- Pimienta-Barrios, E. (1990). *El nopal tunero*. Guadalajara, Jalisco, Mexico: Universidad de Guadalajara. 246 pp.
- Pimienta-Barrios, E. & Tomas, V.M.L. (1993). Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). *Revista Sociedad Mexicana Cactología*, **38**: 82–88.
- Pimienta-Barrios, E. (1994). Prickly pear (*Opuntia* spp.): A valuable fruit crop for the semi-arid lands of Mexico. *Journal of Arid Environments*, **28**: 1–11.
- Pimienta-Barrios, E. & Nobel, P.S. (1994). Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae). An ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany*, **48**: 76–83.
- Pimienta-Barrios, E. & Nobel, P.S. (1998). Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]. *Economic Botany*, **52**: 391–401.
- Pimienta-Barrios, E., Hernandez, G., Dominguez, A. & Nobel, P. (1998). Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semi-arid environment, including effects of gibberellic acid. *Tree Physiology*, **18**: 59–64.
- Salisbury, B.F. & Ross, C.W. (1992). *Plant physiology* (4th Edn). Belmont, CA: Grupo Editorial Interamericana (Mexico). 279 pp.
- Torres, R.E. (1984). *Manual de conservación de suelos agrícolas*. México; Diana. 180 pp.

**7. VARIACIÓN ESTACIONAL DE CARBOHIDRATOS
DE RESERVA Y SOLUBLES EN RAMAS
FOTOSINTÉTICAS DE PITAYO (*Stenocereus
queretaroensis* (Weber) Buxbaum)**

VARIACIÓN ESTACIONAL DE CARBOHIDRATOS DE RESERVA Y SOLUBLES EN RAMAS FOTOSINTÉTICAS DE PITAYO (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum)

INTRODUCCIÓN

El pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) posee varias estrategias de adaptación a la aridez a niveles de desarrollo, estructura, y fisiología (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998). Tanto en las poblaciones silvestres como en las cultivadas de *S. queretaroensis* el crecimiento vegetativo (crecimiento de ramas y raíces) no coincide con el crecimiento reproductivo, el cual ocurre en la primavera durante la estación seca (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995, Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). Esta asincronía reduce los efectos competitivos de los sitios de demanda, regulando la distribución de asimilados a los diferentes órganos (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995), lo cual puede ser una ventaja para el crecimiento en suelos rocosos de baja fertilidad y le puede ayudar a adaptarse en ambientes limitantes de agua (Pimienta-Barrios *et al.*, 1998 ; Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). El almidón es el principal polisacárido de almacenamiento en plantas CAM (Sutton *et al.*, 1981) que abastece de carbón para la síntesis de ácido málico durante la fijación nocturna de CO₂ (Nobel, 1994). Sin embargo no es claro el papel del mucilago en plantas CAM. Algunos han descartado el papel del mucilago en la economía de agua de cactáceas (Ting, 1994), mientras que otros han demostrado que la capacidad relativa del parénquima almacenador de agua está relacionada al contenido de mucilago (Nobel, *et al.*, 1992). El mucilago puede servir tanto como una forma de almacenamiento de carbono y como un polímero de alto peso

molecular que facilita la adaptación a la sequía y a las bajas temperaturas (Zañudo, 1998). Los compuestos con funciones fisiológicas múltiples son comunes en las plantas, y el grado al cual un compuesto sirve como una función de almacenamiento depende sobre el ambiente (Chapin *et al.*, 1990). El principal objetivo de este trabajo es determinar la variación estacional de carbohidratos en tejido de ramas de plantas silvestres de pitayo *S. queretaroensis* y su relación con los eventos fenológicos y reproductivos y con algunos componentes del ambiente de las localidades de Autlán, Jalisco (AJ), Santa Rosa, Zacatecas (SRZ) y Zacoalco de Torres, Jalisco (ZTJ).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para estudiar la variación estacional de azúcares totales y reductores, almidón y mucilago presentes en ramas, se procedió a coleccionar segmentos de tejido que fueron cortados de las costillas de las ramas cilíndricas que se ubican en los cuatro puntos cardinales, a intervalos mensuales de julio de 1995 a diciembre de 1996 en ZTJ y de julio de 1996 a diciembre de 1997 en AJ y SRZ. En cada fecha de muestreo se coleccionaron ocho segmentos, dos por cada punto cardinal, los cuales tenían un área de 6 cm², con una profundidad de 15 mm y contenían cantidades iguales de tejidos de clorénquima y de parénquima de almacenamiento de agua. La extracción de azúcares en tejido se llevó a cabo con el método descrito por Carnal y Black (1989), con algunas modificaciones. A un gramo de tejido homogeneizado, con la ayuda de un politrón Glas-Col, se le añadieron 5 mL de etanol (80 %) y se colocó en un baño María a 75°C por cinco

minutos. Posteriormente se centrifugó a 12,000 g durante cinco minutos. Se colectó el sobrenadante. El paso anterior se repitió y se colectó un segundo sobrenadante que se combinó con el primero, y se centrifugó a 27,000 g por 20 minutos. Se colectó el sobrenadante y se llevó a un volumen de 25 mL con etanol (80 %). De éste se tomaron alicuotas para evaluar el contenido de azúcares totales y reductores. El contenido de azúcares totales se determinó mediante el método de Dubois *et al.* (1956) y los reductores por el método de Somogyi (1952).

Para el análisis de almidón y mucilago, las muestras fueron sometidas a secado a 80°C hasta que no se registraron cambios posteriores en peso (72 horas) y posteriormente fueron molidas hasta obtener un polvo fino con una moladora de café. El contenido de almidón se evaluó por el método descrito por Haissig y Dickenson (1979) y Hawker y Jenner (1993). A 0.02 g de tejido se le añadieron 1 mL de la mezcla Metanol : Cloroformo: Agua (12:5:3 v/v) y en seguida se agitó en vortex y posteriormente se agregaron 4 mL de agua desionizada. Después, se centrifugó a 2,000 g durante 5 minutos. Se eliminó el sobrenadante y al precipitado se le agregó nuevamente 1 mL M:C:A y se agitó en vortex. Posteriormente se agregó de nuevo M : C : A al tubo de centrifuga hasta que ocupó $\frac{3}{4}$ partes de su volumen. Posteriormente se centrifugó a 2,000 g durante cinco minutos y se eliminó el sobrenadante. Se repitió el paso anterior dos veces utilizando agua desionizada en lugar de la mezcla M:C:A. Al precipitado se le agregó 1 mL de agua desionizada y se agitó en vortex. Se colocó el tubo en baño María (90°C) durante dos horas y posteriormente fueron sacados y dejados para su enfriamiento a temperatura ambiente. Una vez enfriado, se le agregó 1 mL de

la enzima amiloglucosidasa previamente preparada (a 10 mL de amortiguador de acetato de sodio 100 mM pH 4.5 se le adicionó 50 μ L de la enzima). El tubo se puso a incubar a 55°C en baño María y posteriormente se tomó una alicuota de 10 μ L de la muestra (sobrenadante) y se colocó en tubos eppendorf. Posteriormente se le agregó 50 μ L de agua desionizada. En seguida se le agregó 100 μ L de la mezcla PGO-dianizidina y se dejó incubar durante 45 minutos a temperatura ambiente. Posteriormente se leyó la absorbencia a 460 nm con un espectrofotometro marca Perkin Elmer Lamda Bio 10.

La extracción y determinación de mucilago se realizó de acuerdo al método empleado por Goldstein y Nobel (1991). A 1.0 g de tejido seco se le agregó 10 mL de etanol (80 %) caliente y se agitó en vortex. Posteriormente la muestra se colocó a baño María durante 10 minutos a 60°C con agitación constante. Posteriormente se agitó en vortex y se centrifugó a 2,000 g durante cinco minutos y en seguida se colectó el sobrenadante en un tubo al que previamente se le registró el peso. El paso anterior se repitió tres veces y en las últimas dos, solo se utilizó 5 mL de alcohol caliente. El sobrenadante colectado en el tubo se colocó en agua caliente (80 %) con flujo de aire hasta dejar solo unos cuantos mL sobre el precipitado. Posteriormente se le agregó 30 mL de acetona (80 %) y se dejó reposar por 30 minutos. En seguida se extrajo la acetona con pipeta Pasteur hasta dejar unos cuantos mL arriba del precipitado y se colocó el tubo con la muestra en una estufa de aire circulante durante toda la noche a una temperatura de 80°C. Al día siguiente se registró el peso final del tubo con muestra ya seca. El cálculo de concentración de mucilago se realizó por diferencia de peso del tubo.

RESULTADOS

Tanto el almidón como el mucilago que pueden ser considerados reservas de carbohidratos en plantas CAM, inician su acumulación en ramas de *S. queretaroensis* al final del otoño (noviembre) hasta el final de la primavera (mayo), cuando alcanzan su máximo valor, sin embargo su concentración tiende a disminuir al inicio del verano (junio) cuando inicia la época de lluvias hasta el final del verano (septiembre ; Figura 8). La disminución de la concentración de ambos carbohidratos de reserva en el tejido de ramas de *S. queretaroensis* es más pronunciado en almidón que en mucilago. Además, la variación estacional de mucilago resultó más notoria en las localidades de AJ y SRZ, mientras que en ZTJ solamente presentó una tendencia similar en la variación estacional. Ambos carbohidratos nuevamente se incrementaron al final de la siguiente estación de otoño (Figura 8).

Los azúcares totales en el tejido de ramas de *S. queretaroensis* en AJ se incrementaron gradualmente a partir del final del otoño (noviembre) hasta mediados de la primavera (abril); en SRZ y ZTJ a partir de mediados del invierno (enero) hasta el final de la primavera (mayo) (Figura 9), alcanzando su máxima concentración en el mes de mayo en las tres localidades estudiadas. En la localidad de AJ se presentó un nuevo incremento en la concentración de azúcares totales en los meses de julio y agosto y se redujo nuevamente a partir del mes de octubre. En SRZ y ZTJ, este nuevo incremento en la concentración se observó en los meses de agosto y septiembre, reduciéndose nuevamente a partir del mes de octubre (Figura 9). En contraste con la variación estacional de almidón

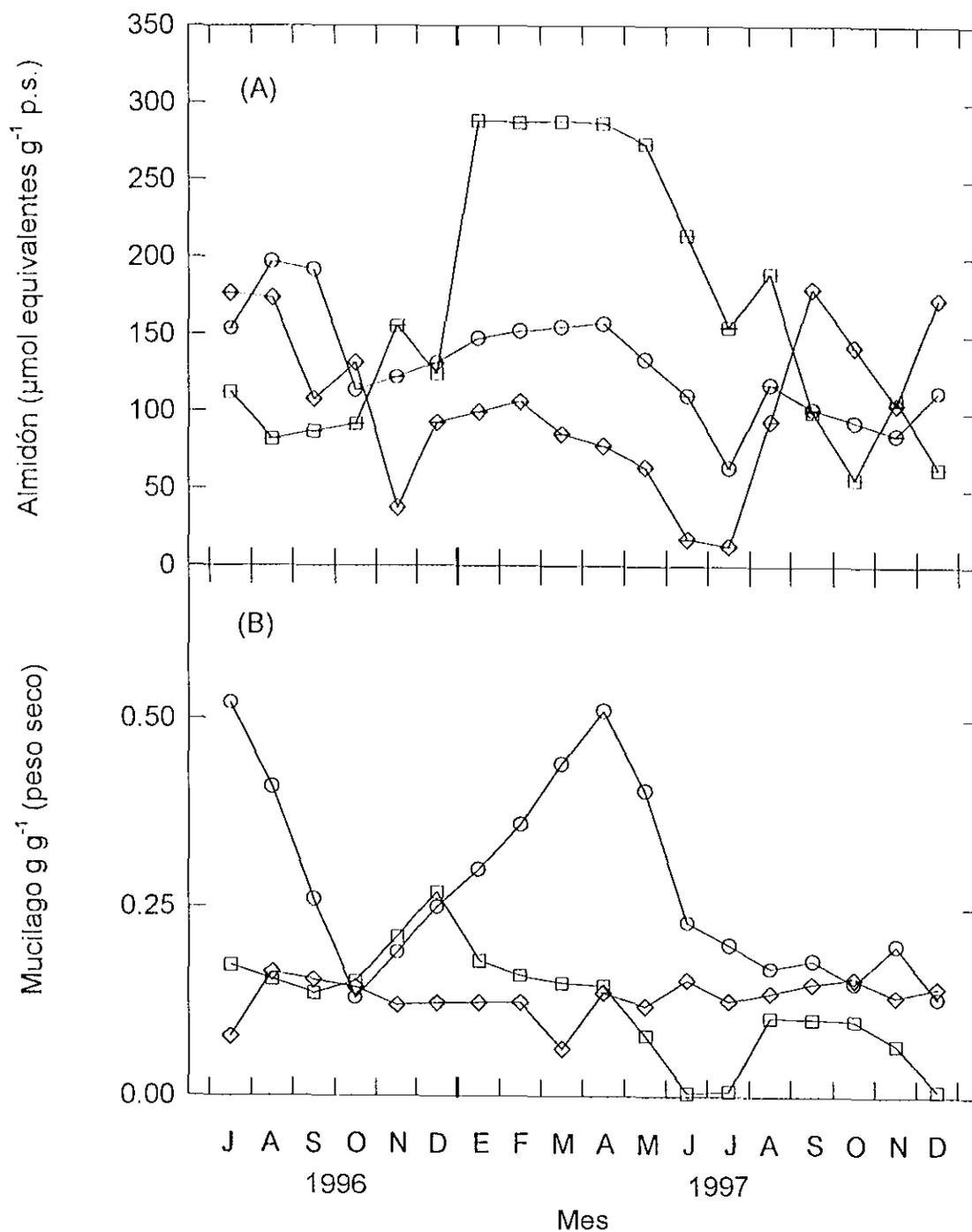


Figura 8. Niveles mensuales de almidón (A) y mucilago (B) en tejido de ramas de poblaciones silvestres de *Stenocereus queretaroensis* en Autlán, Jalisco (○); Santa Rosa, Zacatecas (□); y Zacoalco de Torres, Jalisco (◇). Los datos son medias y en base a peso seco.

y mucilago, los azúcares reductores en tejido de plantas de AJ disminuyeron gradualmente a partir del final del otoño y durante toda la primavera hasta el inicio del verano (junio) y se incrementaron a partir de julio hasta el inicio del otoño (septiembre) (Figura 9). Por el contrario en las localidades de SRZ y ZTJ la concentración de azúcares reductores ocurrió más temprano, a mediados del otoño (octubre) y al igual que en AJ y se mantuvo a lo largo de la primavera hasta los meses de abril en SRZ y mayo en ZTJ, con un nuevo incremento en la concentración en los meses de mayo a septiembre en SRZ y de abril a octubre en ZTJ (Figura 9).

DISCUSIÓN

Al igual que otras plantas perennes que se desarrollan en ambientes estacionales, el almacenamiento de carbohidratos en ramas de *S. queretaroensis* disminuye cuando ocurre las máximas tasas de crecimiento primario en ramas, en otoño en AJ y SRZ, y al final del verano en ZTJ y se recuperan cuando el crecimiento cesa, al principio del invierno (AJ y SRZ) y final del otoño (ZTJ). La variación estacional de carbohidratos de reserva y azúcares reductores en plantas de poblaciones silvestres registrados a partir de verano de 1995 hasta el invierno de 1996 en ZTJ y del verano de 1996 al invierno de 1997 en AJ y ZTJ, revelaron su estrecha relación con el inicio del crecimiento vegetativo y reproductivo, comportándose al igual que especies deciduas, debido al hecho de que muestran ciclos estacionales en la acumulación de carbohidratos (Chapin *et al.*, 1990 ; Kozlowski *et al.*, 1991). El comportamiento de *S. queretaroensis*

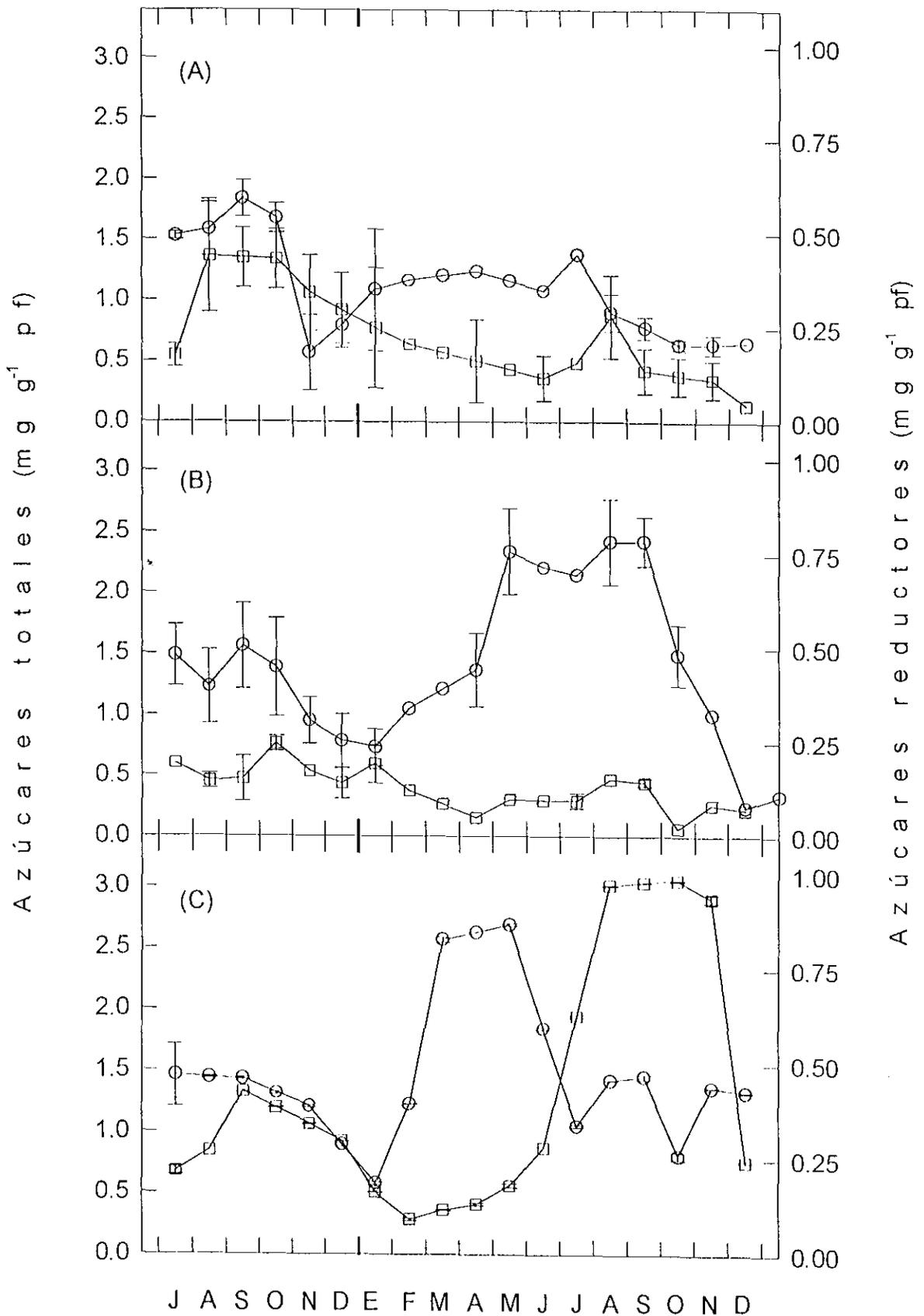


Figura 9. Concentraciones mensuales de azúcares totales (o) y azúcares reductores (□) en tejido de ramas de pitayo *Stenocereus queretaroensis* poblaciones silvestres de Autlán, Jalisco (A); Santa Rosa, Zacatecas (B); y Zacoalco de Torres, Jalisco (C). Los datos son en base a peso seco son medias \pm E.E., excepto cuando son menores que el símbolo.

contrasta con plantas perennes leñosas, en las cuales los carbohidratos totales en ramas alcanza un máximo en el otoño, reduciéndose rápidamente al inicio de la primavera (Haddad *et al.*, 1995). Sin embargo estas diferencias pueden ser debido al hecho de que tanto la fase vegetativa como la reproductiva en perennes leñosas ocurre en la primavera y el verano (Kozłowski *et al.*, 1991). En contraste, en *S. queretaroensis* el desarrollo vegetativo y reproductivo no coincide, debido a que el crecimiento en ramas ocurre durante el final del verano y el otoño y el crecimiento reproductivo ocurre durante el final del invierno y la primavera.

Como ya se había reportado previamente (Arceta *et al.*, 1999), los patrones estacionales de azúcares solubles en ramas de *S. queretaroensis* indican que es durante el verano cuando la planta acumula energía reductora (azúcares) y agua debido a que esta época del año se presentan condiciones óptimas del ambiente (temperatura del aire, radiación solar y de humedad en el suelo) para la absorción de CO₂, y absorción de agua y minerales del suelo (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995 ; Pimienta y Nobel, 1998 ; Pimienta-Barrios *et al.*, 1999). El almacenamiento de energía es favorecido durante el verano cuando la actividad del crecimiento vegetativo y reproductivo es mínima, lo que induce una acumulación de fotosintatos (Nobel y Pimienta Barrios, 1995). Los azúcares almacenados son posteriormente usados como fuente de energía para los eventos vegetativo y reproductivo que ocurren durante la época seca del año (Pimienta y Nobel, 1998).

No obstante que las observaciones a largo plazo de la variación estacional de la acumulación y distribución de carbono ha recibido poca atención en plantas CAM, es aceptado ampliamente que el almidón es el principal polisacarido de

reserva (Sutton *et al.*, 1981), que proporciona carbono para la síntesis de ácido málico durante la fijación nocturna (Nobel, 1994). La concentración de almidón en tejidos de ramas de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* de las localidades en estudio, revela una menor presencia del mismo durante las fases de mayor actividad del crecimiento meristemático en ramas y durante la fase reproductiva de la especie, incrementándose de nuevo durante el final del invierno y el inicio de la primavera cuando se registran las mayores tasas de absorción de CO₂ (Pimienta-Barrios *et al.*, 1999). Sin embargo, la función del mucilago en plantas CAM aún esta bajo discusión. Algunos autores han descartado la función del mucilago en la economía del agua en cactáceas (Ting, 1994), aunque otros han demostrado que el promedio de la capacitancia relativa del parénquima almacenador de agua está relacionado con el contenido de mucilago (Nobel *et al.*, 1992). Posiblemente el mucilago puede servir tanto como un almacenador de carbono y como un compuesto bioquímico que facilita la adaptación a la sequía y bajas temperaturas durante el invierno. Los compuestos con funciones fisiológicas múltiples son comunes en plantas, y el grado al cual estos compuestos sirven como almacenamiento depende sobre el ambiente (Chapin *et al.*, 1990).

El almacenamiento de los carbohidratos durante el verano en *S. queretaroensis* es estimulado por las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis que prevalece durante el verano, y por el hecho de que al inicio del verano la formación de raíces es el único evento que ocurre. Además de lo anterior, ni el crecimiento vegetativo ni el reproductivo están activos durante el verano (Nobel y Pimienta Barrios, 1995). La ausencia del crecimiento reproductivo

y el bajo crecimiento vegetativo en *S. queretaroensis* durante la estación húmeda del verano, junto con las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis que prevalecen, le permite a sus tallos fotosintéticos abastecerse y almacenar carbohidratos y extenderse su sistema radical para absorber más agua y nutrientes minerales del suelo (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998). Este almacenamiento estacional durante el verano de carbohidratos, minerales y agua en sus tallos, así como por el hecho de que las ganancias de carbono exceden las demandas para el crecimiento (Pimienta-Barrios *et al.*, 1999) es esencial para el éxito ecológico de *S. queretaroensis*, ya que tales reservas soportan el crecimiento vegetativo durante el otoño y el crecimiento reproductivo durante la primavera, capacitando a la planta para el crecimiento cuando la humedad del suelo es escasa (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998).

LITERATURA CITADA

Arceta, G. I.E., E. Pimienta-Barrios, J. Zañudo-Hernández y V. Olalde-Portugal. 1999. Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum asociada con micorrizas vesículo-arbusculares. *Agrociencia* 33: 91-98.

Carnal, C.W. y C.C. Black. 1989. Soluble sugars as the carbohydrates reserves for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiology* 90: 91-100.

Chapin, S.F., E.d. Schulze y H.A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 : 423-447.

- Dubois, M., K.A. Gillies, J.K. Halmilton, P.A. Rebers, y F. Smith.** 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350-356.
- Goldstein , G y P.S. Nobel.** 1991. Changes in osmotic pressure and mucilage during low temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. *Plant physiology* 97: 954-961.
- Haddad, Y., D. Clair-Maczulajtys, y G. Bory.** 1995. Effects of curtain-like pruning on distribution and seasonal patterns of carbohydrates reserves in plane (*Platanus acerifolia* Wild) trees. *Tree Physiology* 15 : 135-140.
- Haissig, B.E. y R.E. Dickson.** 1979. Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolisys. *Plant Physiology* 47: 151-157.
- Hawker, J.S. y C.F. Jenner.** 1993. High temperatures affects the activity of enzymes in the commmited pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 197-209.
- Kozlowski, T. T., P.J. Kramer, y S.G. Pallardy.** 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego.
- Nobel, P.S., J. Cavelier y J.L. Andrade.** 1992. Mucilage in cacti: Its apoplastic capacitance, associated solutes, and influence on tissue water relations. *Journal of Experimental Botany* 43: 641-648.
- Nobel, P. S.** 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press, New York.
- Nobel, P.S. y Pimienta-Barrios, E.** 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: Relationships to environmental conditions, net CO₂

uptake, and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany* 35: 17-42.

Pimienta-Barrios, E. y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo for *Stenocereus queretaroensis* and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120 :1082-1086.

Pimienta, E., G. Hernandez, A. Dominguez y P.S. Nobel. 1998. Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semiarid environment, including effects of gibberellic acid. *Tree Physiology* 18 : 59-64.

Pimienta-Barrios, E. y P.S. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany* 52: 401-411.

Pimienta-Barrios, E., J. Zañudo, E. Yopez, E. Pimienta y P.S. Nobel. 1999. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment. 43. En prensa.

Somogyi, M. 1952. Notes on sugar determination. *J. of Biological Chemistry* 195:19-23.

Sutton, B.G., I. Ting, y P. Sutton. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiology* 68: 784-787.

Ting, P.I. 1994. Carbohydrate metabolism in cacti: gums and mucilage. pp. 7-12. En : E. P. Felker, eds., *Proceedings of the 5th Annual Texas Prickly Pear Council*. Kingsville, Texas.

Zañudo, H. J. 1998. Relación de los factores climáticos con el desarrollo y la actividad fisiológica en poblaciones silvestres y cultivadas de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara.

8. CONCLUSIONES GENERALES

1. Las poblaciones silvestres de pitayo (*S. queretaroensis*) que se localizan en las regiones semiáridas subtropicales de los estados de Jalisco y Zacatecas constituyen una fuente alimenticia y económica valiosa para los campesinos pobladores de éstas regiones superando su volumen total de frutos cosechados al obtenido de las poblaciones cultivadas.
2. Las poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* son un alimento estratégico para diferentes consumidores particularmente animales frugívoros (murcielagos) migratorios, ya que los frutos de pitayo constituyen la única fuente de agua y energía durante la estación seca del año, lo cual contribuye a conservar la biodiversidad y la estabilidad de los ecosistemas semiáridos subtropicales.
3. Las poblaciones silvestres de pitayo están fuertemente afectadas debido al impacto que ha tenido el cambio en el uso del suelo con fines agrícolas y ganaderos, así como la eliminación y extracción excesiva de la vegetación nativa asociada al pitayo. Estas prácticas ponen de manifiesto la necesidad de desarrollar estrategias de manejo y conservación de este importante recurso genético que juega un papel preponderante para la conservación y estabilidad de los ecosistemas semiáridos.
4. Es factible llevar la especie a un sistema de explotación más intenso del cual se obtendrían mayores rendimientos de fruta por unidad de superficie. Sin

embargo, previamente se requeriría de estudios de mercado con la finalidad de ampliarlos y proteger el precio de la fruta y en especial, se requiere de estudios sobre manejo de poscosecha (almacenamiento y transporte) para disminuir el problema del alto grado de perecibilidad de los frutos, así como la definición de zonas agroecológicas aptas para la introducción de esta especie.

5. El éxito ecológico y agronómico de las poblaciones silvestres de pitayo en los ambientes subtropicales semiáridos depende de varias características adaptativas a varios niveles morfológico, anatómico y fisiológicos, destacando la succulencia de tallos y la presencia del metabolismo del ácido de las crasuláceas.
6. El desarrollo y productividad de las poblaciones silvestres y cultivadas de *S. queretaroensis* en los estados de Jalisco y Zacatecas dependen de la adquisición y almacenamiento en tallos de agua, nutrimentos y carbohidratos durante la época húmeda en el verano, en la cual no se presenta ningún evento fenológico y reproductivo, excepto la formación de raíces de "lluvia".
7. La presencia de los principales eventos fenológico y reproductivo durante la época seca del otoño y la primavera, le confiere una estrategia ventajosa al permitirle a la planta extender la energía formada en la fotosíntesis durante el verano a su sistema radical mediante un mayor forrajeo de agua y nutrimentos minerales del suelo. Además, la succulencia de los tallos en *S. queretaroensis*

le permite la acumulación de agua y carbohidratos de reserva para sostener durante la época seca (noviembre a mayo) la actividad de los tejidos fotosintéticos, el crecimiento vegetativo y el subsecuente reproductivo.

8. Las mayores tasas de asimilación de CO₂ se registraron al final del otoño e inicio del invierno (noviembre-diciembre), justamente cuando cesó el crecimiento en ramas de *S. queretaroensis*, época en la cual se incrementa el flujo de fotones fotosintéticos y las temperaturas de día/noche aún son moderadas.
9. El almacenamiento de energía reductora (carbohidratos, almidón y mucilago) durante el verano en *S. queretaroensis* fue estimulado por las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis que prevalecieron durante el verano, y por el hecho de que al inicio del verano la formación de raíces fue el único evento que ocurrió, y de esta forma disminuyó la competencia entre los sitios de demanda de energía.
10. La concentración estacional de los carbohidratos de reserva en tejido de ramas fotosintéticas de *S. queretaroensis* reveló una estrecha relación con las fechas en que se tiene mayor crecimiento vegetativo y reproductivo de esta especie, ya que durante estos eventos su concentración disminuyó.

11. La mayor acumulación de almidón en tejidos de ramas fotosintéticas se presentó al final del invierno e inicio de la primavera cuando se registraron las mayores tasas de asimilación de CO₂, una vez que cesaron los eventos fenológicos y reproductivos en *S. queretaroensis*.

12. En la localidad de Autlán, Jalisco (AJ) se presentaron las condiciones físicas y biológicas más favorables con una mayor disponibilidad de humedad en el suelo, temperaturas del aire menos extremas y una mayor colonización por hongos micorrícicos, especialmente de arbusculos. Estas condiciones se relacionaron con un mayor crecimiento primario en plantas jóvenes y adultas, mayor rendimiento de fruta, mayor peso individual de frutos y de concentración de azúcares en los mismos.