



# El capulín (*Prunus serotina* Ehrh.): árbol multipropósito con potencial forestal en México

## Black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.): a multipurpose tree with forestry potential in Mexico

Félix Alberto Guzmán<sup>1</sup>, Sergio Damián Segura-Ledesma<sup>2</sup> y Gustavo Almaguer-Vargas<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Fitotecnia. Instituto de Horticultura. Chapingo, Estado de México, México.

<sup>2</sup> Universidad Autónoma Chapingo. Centro Regional Universitario Centro Occidente (CRUCO). Morelia, Michoacán, México.

\* Autor de correspondencia.  
almaguervargas@hotmail.com

### RESUMEN

El capulín (*Prunus serotina* Ehrh.) es un árbol nativo de Norteamérica y casi todas sus partes tienen algún uso potencial. Esta especie conforma un complejo botánico de cinco subespecies morfológicamente distintas que crecen en hábitats diversos. Varios aspectos biológicos del capulín son tema de debate o han sido poco estudiados, dificultando la toma de decisiones acertadas con fines de su conservación y aprovechamiento. Esta revisión tiene como objetivo resaltar la importancia biológica, cultural y comercial del capulín, y la necesidad de incluirlo en programas de conservación y aprovechamiento sostenible de recursos genéticos. Se revisaron siete aspectos concernientes a este objetivo: diferencias morfológicas sutiles entre las subespecies, relaciones filogenéticas inciertas, supuesta variación en el nivel de ploidía, variabilidad molecular, aprovechamiento tradicional y moderno, domesticación y relevancia etnobotánica y potenciación de sus recursos genéticos. Este artículo sostiene la necesidad de darle continuidad al estudio riguroso de estos y otros aspectos, para aprovechar mejor los recursos genéticos del capulín, y enfatiza que, en el corto plazo, México debe impulsar el aprovechamiento del potencial forestal y maderero de esta especie nativa.

**PALABRAS CLAVE:** alotetraploide; complejo de subespecies; conservación y aprovechamiento sostenible; especie invasora; madera; valor etnobotánico.

### ABSTRACT

Black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) is a tree native to North America, and almost all parts of this plant have some potential use. This species makes up a complex of five subspecies with morphological differences distributed in diverse habitats. Several biological aspects of the species are currently being debated or remain poorly studied, hindering the successful planning of conservation and exploitation strategies for the species. This review aims to highlight its biological, cultural and commercial importance, and the need to include it in programs of sustainable genetic resources conservation and use. Seven relevant aspects to this aim were reviewed: subtle morphological differences among subspecies, undefined phylogeny, hypothetical variation in ploidy level, molecular variability, traditional and modern exploitation, domestication and ethnobotanical relevance, and potentiation of its genetic resources. This article argues that there is the need of persistent and rigorous studies on these, and other aspects, in order to better harness the genetic resources of black cherry; and emphasizes that, in the near future, in Mexico the exploitation of the forestry and logging potential of this native species must be fostered.

**KEYWORDS:** allotetraploid; subspecies complex; sustainable conservation and use; invasive species; timber; ethnobotanical relevance.

## INTRODUCCIÓN

El capulín (*Prunus serotina* Ehrh.) es un árbol nativo de Norteamérica conocido desde épocas prehispánicas por el consumo de su fruto y semilla, así como por el uso de sus hojas y madera (Olszewska, 2007; Adriano-Morán y McClung de Tapia, 2008; Raya-Pérez, Aguirre-Mancilla, Tapia-Aparicio, Ramírez-Pimentel y Covarrubias-Prieto, 2012). Debido a su frondoso follaje, se ha usado como árbol ornamental y barrera rompevientos; y por su tolerancia a la sequía y a los suelos pobres ha sido considerada una especie importante en rehabilitación de terrenos erosionados y restauración ecológica (Starfinger, Kowarik, Rode y Schepker, 2003; Niembro Rocas, Vázquez Torres y Sánchez Sánchez, 2010).

En el siglo XVII, el capulín fue introducido a Sudamérica, donde actualmente se considera una especie naturalizada en Colombia, Ecuador (donde alcanzó relativa importancia comercial como frutal), Perú y Bolivia (Popenoe y Pachano, 1922; Starfinger *et al.*, 2003). En ese siglo también fue introducido a Europa con fines ornamentales y forestales; pero su capacidad para regenerarse en ambientes perturbados lo convirtió en una especie invasora que actualmente amenaza la diversidad de los bosques de varios países europeos [e.g., Bélgica, Francia, Alemania, Holanda, norte de Italia según Starfinger *et al.*, (2003)].

Esta especie conforma un complejo botánico de cinco subespecies (*capuli*, *eximia*, *hirsuta*, *serotina* y *virens*), cuyas bases de identificación taxonómica y distribución geográfica fueron propuestos por McVaugh (1951). Por otro lado, Rohrer (2014) delimitó cuatro variedades botánicas (*alabamensis*, *capuli*, *rufula* y *serotina*), sugiriendo que las diferencias taxonómicas entre los grupos intraespecíficos son más sutiles que lo propuesto clásicamente por McVaugh. Este planteamiento es reforzado por los análisis de variabilidad molecular realizados por Guzmán, Segura, Aradhya y Potter (2018a), quienes mencionan que la separación taxonómica de los grupos intraespecíficos es difícil y requiere el análisis

combinado de datos de distintas fuentes (e.g., ADN, morfología, suelo, clima y etnobotánica).

Según Fresnedo-Ramírez, Segura y Muratalla-Lúa (2011) y Avendaño-Gómez *et al.* (2015), la delimitación imprecisa de los grupos intraespecíficos y la ambigüedad de sus identidades botánicas han conducido al escaso aprovechamiento de los diversos usos del capulín en México. Además de su uso hortícola en la producción de fruta fresca, el capulín tiene potencial utilidad como patrón de injertos de cerezo dulce debido a su adaptación a los suelos mexicanos (Guzmán *et al.*, 2018c), y como especie silvícola sería útil en la obtención de madera de buena calidad (Barnd y Ginzler, 2008; Rohrer, 2014; Wang y Pijut, 2014).

A pesar del gran potencial en el mercado, tanto por su apetecido fruto como por sus propiedades farmacológicas y madera valiosa, *P. serotina* sigue siendo una especie poco estudiada. En esta revisión se condensan siete aspectos relevantes del capulín (dificultad para diferenciar morfológicamente a las cinco subespecies, filogenia imprecisa, supuesta variación en el nivel de ploidía, variabilidad molecular en América y Europa, proceso de domesticación y valor etnobotánico, aprovechamiento tradicional y moderno, y opciones de potenciación y valorización de sus recursos genéticos) con el fin de resaltar su importancia biológica, cultural y comercial, así como de evidenciar la necesidad de que México lo incluya en programas formales de conservación y aprovechamiento sostenible.

## MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se realizaron búsquedas sobre aspectos biológicos, ecológicos y de interés antropocéntrico de los recursos genéticos de *P. serotina* en América y Europa. La revisión se centró en la literatura existente (intervalo 2000-2018) sobre (1) la dificultad para diferenciar morfológicamente a las cinco subespecies; (2) las relaciones filogenéticas ambiguas dentro de *Prunus*; (3) la supuesta variación en el nivel de ploidía; (4) la variabilidad molecular



en América y Europa; y, específicamente para México, en literatura sobre (5) el proceso de domesticación y la relevancia etnobotánica; (6) el aprovechamiento tradicional y moderno; y (7) la potenciación y revalorización de sus recursos genéticos. La revisión también incluyó ocho trabajos pertinentes publicados antes del intervalo de interés.

La búsqueda de literatura se hizo en la Universidad Autónoma Chapingo utilizando los buscadores electrónicos Google Académico, Consorcio Nacional de Recursos de Información Científica y Tecnológica (CONRICYT), *CrossRef* y *Scientific Electronic Library Online* (SciELO). En esta se usaron conceptos relacionados con los siete aspectos biológicos del capulín que motivaron el desarrollo del presente trabajo. Las 58 investigaciones seleccionadas se caracterizaron y relacionaron cronológicamente en las siete secciones del documento.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1. Sutil diferenciación morfológica entre las subespecies

El capulín conforma un complejo botánico de cinco subespecies [*capuli* (sur de México a Guatemala), *eximia* (Meseta Edwards de Texas), *hirsuta* (Georgia y Alabama), *serotina* (oriente de los Estados Unidos y Canadá, reapareciendo en el oriente mexicano) y *virens* (occidente de Texas hasta Arizona y el norte de México)], cuyas bases de identificación taxonómica y distribución geográfica fueron propuestos por McVaugh (1951). Este autor afirmó que las cinco subespecies son razas geográficas cuyos caracteres morfológicos y hábitats son distintivos, pero que su reconocimiento visual en el campo sería imposible si no fuera porque están geográficamente segregadas en la naturaleza, ya que presentan variación continua y cierto grado de superposición en casi todos los caracteres utilizados para distinguirlas.

En México se han hecho algunas revisiones parciales del complejo botánico, diferenciando morfológicamente con dificultad a las tres subespecies presentes en el país (*capuli*, *serotina* y *virens*; Rzedowski y Calderón de Rzedowski,

2005; Fresno-Ramírez *et al.*, 2011). Por otro lado, Rohrer (2014) delimitó cuatro variedades botánicas [variedades *alabamensis*, *capuli* y *rufula* que respectivamente corresponden a las subespecies *hirsuta*, *capuli* y *virens* propuestas por McVaugh (1951); y var. *serotina* que agrupa a las subespecies *serotina* y *eximia* de McVaugh] y sugirió que las diferencias taxonómicas entre los grupos intraespecíficos son más sutiles que lo propuesto clásicamente por McVaugh (1951). Todos estos trabajos han resaltado la complejidad para separar los grupos intraespecíficos debido a las similitudes morfológicas y, según Fresno-Ramírez *et al.* (2011), esto ha conducido a la subutilización de los recursos genéticos del capulín.

Basándose en la clasificación de McVaugh (1951), los análisis de variabilidad molecular realizados por Guzmán *et al.* (2018a), usando 16 microsátelites, muestran poca diferenciación molecular entre 18 poblaciones naturales de cuatro subespecies [*capuli* (3), *eximia* (2), *serotina* (5) y *virens* (8)], a pesar de la estructuración geográfica de las muestras analizadas, y sugieren que el flujo de genes entre las subespecies distribuidas en México sería un factor que dificulta la determinación de sus identidades taxonómicas.

En conjunto, estos trabajos robustecen la idea de que la variación morfológica de la especie sería una respuesta a distintos factores (e.g., genes y ambientes heterogéneos a lo largo del área de distribución natural del complejo *P. serotina*). Por lo tanto, para ampliar el aprovechamiento del capulín se requieren estudios complementarios que permitan mejorar el entendimiento de la distribución geográfica y taxonómica de su diversidad genética.

### 2. Relaciones filogenéticas ambiguas con otras especies de *Prunus*

*Prunus serotina* (familia Rosaceae) está incluida en el subgénero *Padus* (Rehder, 1940) y se ha usado en algunos estudios filogenéticos que evalúan la clasificación infra genérica de *Prunus*; sin embargo, la identificación incorrecta de las accesiones usadas habría conducido a errores de interpretación de las especies más emparentadas con el capulín.

Lee y Wen (2001) evaluaron la clasificación infra genérica de *Prunus*, analizando secuencias ITS nucleares de 35 especies (39 taxones), y encontraron que *P. serotina* es especie hermana de *Prunus virginiana* L. Posteriormente, Bortiri *et al.* (2001) reconstruyeron la filogenia del género usando 48 especies y analizando secuencias nucleares ITS y del espaciador de cloroplasto *trnL-trnF*. La accesión de *P. serotina* usada por estos autores fue diferente a la de Lee y Wen (2001) y sirvió para mostrar que *Prunus mahaleb* L. (subgénero *Cerasus*) sería especie hermana del capulín.

Shaw y Small (2004) usaron la secuencia de siete regiones no-codificantes de cloroplasto (cuatro intrones y tres espaciadores intergénicos) para evaluar la monofilia de la sección *Prunocerasus* del subgénero *Prunus*. Sus resultados indicaron que *P. serotina* sería cercana a un clado conformado por *P. virginiana* y *Prunus laurocerasus* L. y que *Prunus caroliniana* Aiton está emparentada con estas tres; pero, no apoyaron la relación estrecha entre *P. serotina* y *P. mahaleb* planteada por Bortiri *et al.* (2001).

Debido a estos contrastes, Bortiri, Vanden Heuvel y Potter (2006) utilizaron una accesión de *P. serotina* distinta a la usada por Bortiri *et al.* (2001) y Lee y Wen (2001), para incluirla en su estudio filogenético del género. La identidad de esta accesión fue confirmada morfológicamente, antes de incluirla en los análisis. En este trabajo se utilizaron 25 caracteres morfológicos de 38 especies y datos de secuencia de una región ITS nuclear y de tres de cloroplasto (dos espaciadores intergénicos y un intrón). Según los resultados, con esta nueva accesión, *P. serotina* es especie hermana de *P. caroliniana*. A su vez, el clado integrado por estas dos especies es muy cercano a *Prunus ilicifolia* (Nutt. ex Hook. y Arn.) D. Dietr., y el clado más cercano a estas tres quedó conformado por *P. virginiana* y *Prunus padus* L. (European bird cherry). En conclusión, este trabajo y el de Shaw y Small (2004), no encontraron evidencia de que el capulín se relacione estrechamente con *P. virginiana* (Lee y Wen, 2001) o con *P. mahaleb* (Bortiri *et al.*, 2001); pero, contrastan en la cercanía de *P. serotina* con *P. laurocerasus* y *P. caroliniana*.

Para Bortiri *et al.* (2006), la explicación más admisible de las diferencias entre los resultados de estos trabajos es

que la accesión usada por Lee y Wen (2001) realmente era *P. virginiana*, y estaba erróneamente identificada como *P. serotina*. Según estos autores, las dos especies son similares morfológicamente; pero, difieren principalmente en que *P. serotina* tiene hipantio persistente, y esta característica solo es observable cuando el espécimen tiene frutos. Del mismo modo, sugirieron que la accesión usada por Bortiri *et al.* (2001) probablemente también fue mal identificada y en realidad sería *P. mahaleb*. En resumen, los estudios filogenéticos de *Prunus* basados en caracteres morfológicos, secuencias de ITS de genes ribosomales y secuencias espaciadoras de cloroplasto indican que las especies del género más emparentadas con el capulín son *P. laurocerasus*, *P. virginiana*, *P. caroliniana*, *P. ilicifolia* y *P. padus*.

Complementariamente, Chin, Shaw, Haberle, Wen y Potter (2014) realizaron una amplia revisión del género, que no solo incluyó especies cultivadas y a sus parientes cercanos, sino especies de las regiones tropicales de América y del sureste de Asia. Para hacerlo, utilizaron cuatro marcadores de plastidio y una región nuclear ITS. Los resultados mostraron un grupo al que se denominó Templado-racemoso, y en el que se resolvieron tres subclados: 1) *P. laurocerasus* – *Prunus wallichii* Steud., 2) *P. serotina* – *Prunus hypoleuca* (Koehne) J. Wen y 3) *P. virginiana* – *P. padus* – *Prunus grayana* Maxim. Sin embargo, las relaciones entre estos clados no se resolvieron, sino que se unieron en una politomía.

Luan, Gao, He, Bi, y He (2017) realizaron análisis filogenéticos con la secuencia del genoma de cloroplasto del capulín, los cuales lo relacionaron cercanamente con una especie frutal silvestre multipropósito originaria de Asia, localmente conocida como *Sobiong* (*Prunus nepalensis* L.). Esta secuencia tendrá gran utilidad en estudios genómicos poblacionales para obtener información valiosa con fines de conservación y uso sustentable de la especie.

El conocimiento sobre la historia evolutiva de una especie es muy valioso para establecer programas eficientes de conservación y aprovechamiento, ya que proporciona información básica sobre el nivel de variación genética, el patrón histórico de subdivisión de sus poblaciones y el flujo genético, entre otros. Por lo tanto, *P. serotina* merece ser



incluida en trabajos de filogenia que permitan refinar el conocimiento de sus relaciones interespecíficas y de la diferenciación intraespecífica.

### 3. Hipotética variación en el nivel de ploidía

Se ha establecido que el número cromosómico básico del género *Prunus* es  $x = 8$  (Ewert, 1922) y que el capulín es un alotetraploide ( $2n = 4x = 32$ ), aunque se desconocen sus especies progenitoras (Pairon y Jacquemart, 2005). En la base de datos del Jardín Botánico del Kew se indica que el valor-C (peso y número de bases del genoma de una especie) de *P. serotina* es no-cambiante e indica tetraploidía ( $4x$ ) (Bennett y Leitch, 2012).

Sin embargo, Forbes (1969) realizó cariotipos a partir de semilla y observó 32 cromosomas en individuos tetraploides de Tennessee y manifestó haber observado claramente individuos diploides con 22 a 25 cromosomas y segmentos de estos. Por su parte, Dickson, Arumuganathan, Kresovich y Doyle (1992) referenciaron individuos pentaploides ( $5x$ ) y hexaploides ( $6x$ ). Por lo tanto, en el capulín las variaciones de ploidía irían desde diploides hasta hexaploides, aunque no se han referenciado individuos haploides y triploides. Infortunadamente, la subutilización de la especie se evidencia en la escasez de estudios citológicos que la hayan incluido; por lo tanto, la potencial variación en el número cromosómico no ha sido esclarecida, ni atribuida a diferencias entre grupos intraespecíficos.

Establecer con certeza la ploidía de las subespecies de *P. serotina* permitiría usarlas más efectivamente en programas de aprovechamiento de sus recursos genéticos. En este sentido, la determinación del contenido de ADN nuclear por citometría de flujo está convirtiéndose en el punto de partida para las primeras fases de la evaluación de la utilidad frutícola del complejo *P. serotina* como portainjerto de variedades comerciales de cerezo dulce con bajo requerimiento de horas frío (Guzmán y Segura, 2016; Guzmán *et al.*, 2018c).

### 4. Análisis de la variabilidad molecular en América y Europa

El primer estudio de diversidad genética del capulín fue realizado por Downey y Iezzoni (2000). Ellos estudiaron 66 accesiones de capulín originarias de EE. UU., México y Ecuador, evaluando un marcador de ADN de cloroplasto derivado de cerezo ácido (*P. cerasus*) y ocho microsatélites, que originalmente habían sido desarrollados en cerezo ácido, durazno (*P. persica*) y cerezo dulce (*P. avium*). Estos autores detectaron polimorfismo en el marcador de cloroplasto y en cuatro SSR, mostrando la utilidad de las técnicas moleculares en estudios genéticos (poblacionales y evolutivos) del capulín, sin necesidad de desarrollar nuevos cebadores.

Pairon y Jacquemart (2005) aumentaron el uso potencial de los SSR en capulín al realizar el primer estudio de patrones de herencia en esta especie. Su objetivo era determinar si *P. serotina* es alotetraploide o autotetraploide, usando ocho SSR nucleares (seis de durazno, uno de cerezo dulce y otro de cerezo ácido). Cuatro de estos ya habían sido probados en capulín por Downey y Iezzoni (2000) y los otros cuatro fueron descritos en durazno por Yamamoto *et al.* (2002). La evaluación de la progenie obtenida de tres cruces controlados permitió describir la herencia disómica de los seis SSR polimórficos (dos de estos presentaron la típica herencia diploide mendeliana), ofreciendo argumentos a favor del origen alopoliploide del capulín.

Posteriormente, Pairon, Jacquemart y Potter (2008) realizaron cinco cruces controlados en una población invasora de capulín en Bélgica y evaluaron 67 microsatélites que habían sido desarrollados en tres especies de *Prunus* con importancia económica, para identificar SSR genoma-específicos en *P. serotina* (i.e., los cebadores son específicos a uno de los dos genomas que inicialmente formaron la especie alopoliploide). Veintiséis SSR amplificaron exitosamente, tanto en los progenitores como en la progenie: cinco fueron monomórficos, y entre los 21 SSR

restantes se identificaron cinco loci genoma-específicos. Estos últimos permitieron demostrar un típico patrón de herencia disómica en los embriones resultantes, en el que no existía evidencia de recombinación intergenómica de estos cinco SSR.

El capulín fue introducido a Europa entre los años 1623 y 1629 y, actualmente, se considera una especie invasora que amenaza la diversidad de los bosques europeos (Starfinger *et al.*, 2003), por esto se han realizado trabajos que buscan entender su comportamiento invasor para establecer estrategias de control eficientes. Pairon, Chabrierie, Casado y Jacquemart (2006) usaron dos enfoques para modelizar la dispersión de la semilla de *P. serotina* producida en el dosel de un área dominada por pinos, considerando la fuerza de gravedad (distancias cortas) y la mediación de las aves (distancias largas): un enfoque fue el modelo matemático tradicional o no-genético, y el genético se fundamentó en el uso de SSR polimórficos para relacionar la semilla dispersada con su progenitor materno. La respectiva genotipificación se realizó usando cuatro SSR previamente publicados por Pairon y Jacquemart (2005). En sus conclusiones, los autores resaltaron que el enfoque no-genético fue preciso en la predicción del destino de las semillas dispersadas por la gravedad y poco confiable con las de larga distancia. Por su parte, los SSR presentaron información más precisa sobre los eventos individuales de dispersión de semilla mediada por aves y condujeron a un mejor entendimiento del proceso general, mostrando que un gran número de semillas caen cerca del árbol progenitor y sugiriendo que las aves permanecen perchadas mientras comen frutos y regurgitan su semilla.

Petitpierre *et al.* (2009) evaluaron polimorfismos de cloroplasto de *P. serotina* var. *serotina* muestreando cinco individuos por población en siete poblaciones del área de distribución natural (EE. UU.) y en cuatro invasoras europeas (Italia, Francia, Reino Unido y Dinamarca); adicionalmente incluyeron dos de *P. serotina* var. *rufula* obtenidos en Arizona (EE. UU.) y dos individuos de *P. virginiana*. Su objetivo era deducir el patrón de introducción a Europa. Para hacerlo usaron polimorfismos de la longitud

de los fragmentos de restricción (RFLP) de tres espaciadores intergénicos y siete loci microsatélite amplificados con cebadores universales publicados por Weising y Gardner (1999). En conjunto, el polimorfismo de tres loci SSR y dos RFLP sugirieron que no hubo reducción importante de la diversidad genética durante la invasión; además, la combinación de estos cinco loci permitió identificar seis haplotipos de cloroplasto que sustentan la hipótesis de múltiples introducciones de *P. serotina*. y serían particularmente útiles en estudios poblacionales. Según estos autores, el uso combinado de estos cinco loci con los SSR nucleares disponibles (*e.g.*, los de Pairon *et al.* 2008) favorecería la descripción del origen materno de las poblaciones invasoras presentes en Europa. Otro hallazgo interesante de este trabajo es que el locus SSR (ccmp5) presentó una variante rara de 125 pb en los dos individuos de var. *rufula*, que los diferenció de los var. *serotina*.

Pairon *et al.* (2010) analizaron la variabilidad genética de 23 poblaciones invasoras (442 individuos) de ocho países europeos y de 22 poblaciones norteamericanas (321 individuos de EE. UU. y Canadá), usando ocho SSR nucleares descritos por Pairon *et al.* (2008) y cinco regiones no-codificantes de cloroplasto descritas previamente (Petitpierre *et al.*, 2009). Este estudio fue realizado para buscar las posibles fuentes de las poblaciones europeas de *P. serotina* y para determinar si las poblaciones invasoras tienen menos diversidad genética que las nativas. La diversidad detectada en el cloroplasto sugirió que hubo múltiples introducciones desde una sola región, el noreste de EE. UU., concretamente del este de los Montes Apalaches y principalmente de la meseta de Allegheny. Además, los marcadores de ambos genomas permitieron estimar que en el área de invasión hubo poca reducción de la diversidad genética. Poblaciones de Dinamarca, Países Bajos, Bélgica y Alemania mostraron alta diversidad genética pero poca diferenciación entre poblaciones, sustentando la hipótesis de que varios eventos de introducción han ocurrido durante los dos siglos de plantación de *P. serotina* en Europa.



El capulín también fue introducido a algunos países de Sudamérica; pero, solo en Ecuador alcanzó relevancia regional en las actividades comerciales (Popenoe y Pachano, 1922). Intriago-Baldeón, Torres, Arahana y Tobar (2013) usaron 12 SSR heterólogos probados anteriormente (Downey y Iezzoni, 2000; Testolin *et al.*, 2000; Dirlewanger *et al.*, 2002; Pairon *et al.*, 2008;) para evaluar la diversidad genética de 88 individuos de *P. serotina* recolectados en tres provincias de la Sierra ecuatoriana (Pichincha, Cañar y Azuay). Los resultados de los ocho SSR polimórficos sugirieron una ligera diferenciación genética entre dos grupos, uno formado por los individuos obtenidos en el norte de Ecuador (Pichincha) y otro por individuos del sur (Cañar y Azuay). Sin embargo, los autores resaltaron la necesidad de aumentar la validez de sus observaciones mejorando la representatividad del muestreo con poblaciones de todas las provincias de la Sierra ecuatoriana. En este sentido, Guadalupe *et al.* (2015) usaron estos ocho SSR polimórficos para evaluar la diversidad genética de 217 individuos de *P. serotina* que representaban ocho provincias a lo largo de la Sierra ecuatoriana. Los análisis revelaron que la diversidad genética de *P. serotina* en Ecuador ( $H_e = 0,71$ ) es equivalente a la que encontraron Pairon *et al.* (2010) en poblaciones de Norteamérica ( $H_s = 0,76$ ) y Europa ( $H_s = 0,70$ ); y que la riqueza alélica de las poblaciones ecuatorianas es menor que la documentada para poblaciones de México por Downey y Iezzoni (2000) y de EE. UU. y Canadá por Pairon *et al.* (2010). Estos hallazgos se atribuirían respectivamente a la reproducción alógama del capulín y al efecto fundador inherente a su introducción en Ecuador. Nuevamente se detectó diferenciación genética sutil entre las poblaciones del norte y del sur de la Sierra, sugiriendo que en este país la diversidad genética del capulín está estructurada geográficamente. Según Guadalupe *et al.* (2015), antropocéntricamente, la tenue diferenciación geográfica se derivaría del papel activo del capulín en el intercambio comercial propio del norte y de su poca participación en la del sur; asimismo, podría explicarse con base en las diferencias de las condiciones agroclimáticas y agroecológicas entre las dos regiones. Adicionalmente, sugirieron que la escasa diferenciación poblacional se

explicaría considerando la reciente introducción de *P. serotina* y, principalmente, la homogenización ocasionada por sus altas tasas de alogamia y su autoincompatibilidad.

Una característica de los frutales de las rosáceas es la incompatibilidad gametofítica, es decir que los pistilos rechazan el polen de la misma planta. Esta incompatibilidad es determinada por el locus S, que es multialélico, altamente polimórfico y contiene dos genes muy ligados físicamente. En este contexto, Gordillo *et al.* (2015) evaluaron 80 individuos de la subespecie *capuli* obtenidos en ocho provincias de la Sierra ecuatoriana, para estimar la diversidad alélica del locus S analizando la secuencia de 15 amplicones polimórficos obtenidos con cebadores degenerados, que se diseñaron de regiones conservadas del gen S-RNasa en varias especies *Prunus*. En este trabajo, pionero para *P. serotina*, el análisis de las secuencias permitió identificar 11 alelos putativos del intrón I del gen S-RNasa, que presentaron alta identidad ( $> 82\%$ ) con los de otras especies *Prunus*.

En cuanto a la evaluación molecular de poblaciones nativas de Norteamérica, Beck, Ferguson, Mayfield y Shaw (2014) compararon la variación genética de cinco SSR en siete poblaciones de la subespecie *serotina*, tres recolectadas en el borde occidental (Kansas) de su área de distribución natural (este de los EE. UU.) y cuatro del centro de esta área (Wisconsin, Missouri, Tennessee y Georgia). Cuatro de los SSR evaluados habían sido señalados previamente como genoma-específicos (Pairon y Jacquemart, 2005; Pairon *et al.*, 2008) y los resultados de este estudio lo confirmaron. La heterocigosidad esperada no mostró diferencias entre los dos conjuntos de poblaciones; pero, la riqueza alélica fue significativamente más baja en las poblaciones del borde. Basándose en la Hipótesis Centro-Abundante (Brown, 1984), los autores resaltaron que este resultado es análogo a la pérdida de alelos raros por deriva genética esperada en poblaciones demográficamente inestables del borde.

Guzmán *et al.* (2018a) evaluaron por primera vez la estructuración genética en poblaciones naturales de capulín recolectadas en siete estados mexicanos (16 poblaciones) y en Texas (dos poblaciones). Los 168 individuos recolectados representaban a cuatro de las cinco

subespecies [*capuli* (38), *eximia* (14), *serotina* (53) y *virens* (73)] y fueron evaluados con 16 marcadores microsatélites desarrollados previamente para cinco especies *Prunus* con importancia comercial. Estos marcadores detectaron 246 alelos y su análisis estadístico sugirió estructuración geográfica de las muestras analizadas, discriminándolas en seis grupos genéticos principales, que no correspondieron con claridad a las cuatro subespecies evaluadas, y flujo de genes entre las poblaciones geográficamente más próximas entre sí. Estos resultados serán útiles en la toma de decisiones relacionadas con la conservación *in situ* y *ex situ* del capulín, y con la ampliación de sus beneficios derivados en México.

En el contexto del uso forestal del capulín en EE. UU., Wang y Pijut (2014) desarrollaron protocolos para su micropropagación *in vitro*, la regeneración adventicia y enraizamiento de brotes y la transformación genética mediada por *Agrobacterium*, orientándose al desarrollo de capulín transgénico más resistente al ataque de insectos, para reducir la ocurrencia de gomosis y mejorar las ganancias económicas que ofrece el uso de su madera. Según estos autores, el entendimiento de la interacción planta-insecto y la comprensión del mecanismo molecular de floración, gracias a la previa clonación y caracterización de genes relacionados con este evento (*AG* y *TFL1*, homólogos de *Arabidopsis*) les han permitido plantear varias estrategias que podrían conocerse en el futuro cercano y que modificarían la reproducción y la resistencia del capulín. En esencia, este trabajo sienta las bases del mejoramiento del capulín usando ingeniería genética para favorecer su esterilidad reproductiva y resistencia a plagas.

En relación con el desarrollo de recursos genómicos, se ha llevado a cabo la caracterización preliminar del genoma nuclear del capulín y otras nueve especies forestales que carecen de programas de mejoramiento, usando tecnologías de secuenciación de bajo costo (Staton *et al.*, 2015). Sin embargo, en este momento los resultados finales no están disponibles públicamente.

## 5. Proceso de domesticación y valor etnobotánico en México

Actualmente se conocen tres trabajos cuyos enfoques estiman el efecto del proceso de domesticación sobre el capulín: uno evaluó la variación morfológica de poblaciones del centro y occidente mexicano (Fresnedo-Ramírez *et al.*, 2011), otro documentó el manejo tradicional en una comunidad de Michoacán (Rodríguez y Farfán, 2014) y el más reciente se centró en aspectos de manejo y síndromes de domesticación en cuatro comunidades del estado de Tlaxcala (Avendaño-Gómez *et al.*, 2015).

Fresnedo-Ramírez *et al.* (2011) usaron 39 descriptores morfológicos (22 cuantitativos y 17 cualitativos) de diferentes órganos de la planta para describir la variabilidad morfológica de las subespecies *serotina*, *capuli* y *virens* en la región centro-occidental de México. Los análisis permitieron identificar dos grandes ecorregiones: una formada por individuos de ssp. *capuli* y ssp. *serotina* recolectados en los estados de Tlaxcala, Querétaro y México (grupo de la región central de México); y la otra incluyó individuos de ssp. *serotina* y ssp. *virens* recolectados en Michoacán (grupo del occidente). Para estos autores, las similitudes morfológicas encontradas en las poblaciones del centro posiblemente son una consecuencia de la selección humana, ya que en esta zona el capulín es usado para producir frutos y semillas para consumo humano. De otra parte, argumentaron que las poblaciones del occidente, a diferencia de las del centro, han estado menos sujetas al interés antropocéntrico por el fruto y más al servicio agroecológico en barreras rompevientos de parcelas de cultivo (i.e., los árboles con fruto se usan como distractor de aves que se alimentan del maíz), y en consecuencia parecen estar sometidas a un proceso de domesticación incipiente.

Rodríguez y Farfán (2014) realizaron 60 encuestas para documentar el conocimiento del ciclo de vida del capulín, de las características de sus variedades, de las formas de uso del fruto y el árbol, así como de las actividades del manejo





tradicional de los árboles en zonas agrícolas, ruderales y forestales. El análisis de las respuestas permitió documentar que en la zona de estudio: 1) se conocen detalladamente las tres etapas de vida del capulín; 2) se diferencian tres variedades morfológicas de frutos, distinguiéndolos con base en el color (negro, blanco y “colorado” – este último hace referencia al color rojo) y subdividiéndolos por tamaño (grande, mediano y pequeño); y 3) la intensidad de las prácticas *in situ* de manejo silvícola han establecido tres tipos de poblaciones [silvestre, manejada *in situ* (o tolerada) y cultivada] que se diferencian en gradiente de manejo, intensidad de selección, presencia de variedades y abundancia de árboles. En las poblaciones silvestres se hace recolección selectiva de los frutos con mayor tamaño y mejor sabor; mientras que en las toleradas el aprovechamiento del capulín es más intenso porque se realiza junto a otros frutales dentro del huerto y se usa en cercos vivos. Los frutos de las poblaciones cultivadas presentan las características más deseadas por la gente de la zona, por esto son los preferidos para consumo doméstico y comercialización.

Avendaño-Gómez *et al.* (2015) buscaron evidencia etnobotánica, morfológica y fitoquímica que pudiera relacionarse con el proceso de domesticación del capulín en el estado de Tlaxcala (México). El trabajo se realizó durante cuatro años en cuatro comunidades para documentar el consumo y comercio de la semilla de capulín, además de la presencia de la especie en los sistemas agrícolas (i.e., las formas de manejo en la zona de estudio). Se midieron 32 caracteres morfológicos (13 de hoja, nueve de flor y 10 de semilla) y se determinó el contenido de glucósidos cianogénicos de la semilla para establecer si la selección artificial había disminuido estos compuestos. Según estos autores, el uso del fruto es secundario en las comunidades documentadas, por esto no lo estudiaron profundamente.

Los resultados de este trabajo mostraron que en el área de estudio: 1) a pesar de que hay dos subespecies (*serotina* y *capuli*), los caracteres morfológicos de los individuos evaluados correspondieron a la subespecie *capuli*; 2) hay tres grados de manejo (tolerado, fomentado y cultivado) cuyas diferencias en el contenido de glucósidos cianogénicos son

estadísticamente no significativas; 3) los individuos tolerados son usados como fuente de sombra en parcelas de temporal, los fomentados tanto por su semilla como en metepantles, y los cultivados para aprovechar su semilla; 4) la selección artificial produjo variedades que se diferencian por la semilla (tamaño, forma y textura) y las comunidades se organizan para aprovecharlas. En sus conclusiones, los autores destacaron que la domesticación del capulín en el área de estudio se advierte en el reconocimiento de la variación de la especie y en la influencia de la selección en las formas y tamaños de semilla de individuos con diferentes grados de manejo; además, en la organización social para aprovechar la especie, lo que destaca la integración, pertenencia y el valor del capulín en la región.

Por consiguiente, los aspectos culturales abordados en estos tres trabajos resaltan que los pueblos mexicanos han interactuado con el capulín por medio de un proceso dinámico y continuo de domesticación e introducción a la agricultura productiva, el cual ha conducido a modificaciones y adaptaciones de su morfología, distribución, composición química del fruto y usos etnobotánicos.

## 6. Aprovechamiento tradicional y moderno en México

El capulín tradicionalmente se ha utilizado como productor de fruta, madera, y planta ornamental (Niembro Rocas *et al.*, 2010). En el ámbito alimenticio, el capulín forma parte de la dieta mexicana y popularmente sus frutos se consumen frescos, secos o como ingredientes de otras preparaciones (e.g., jaleas, tamales o licores) (Niembro Rocas *et al.*, 2010; Raya-Pérez *et al.*, 2012). Su madera se utiliza como fuente de energía (leña) o como materia prima para realizar diversos trabajos de ebanistería (Adriano-Morán y McClung de Tapia, 2008; Niembro Rocas *et al.*, 2010), en EE. UU. hay plantaciones comerciales con fines forestales (Barnd y Ginzel, 2008; Wang y Pijut, 2014). Además, por su follaje ha sido usada como cerco vivo, barrera rompevientos y ornamental (Niembro Rocas *et al.*, 2010).

Adriano-Morán y McClung de Tapia (2008) usaron vestigios de carbón de leña, recuperados de 15 excavaciones arqueológicas de México, para reconstruir los patrones de uso y explotación de la madera desde el período Preclásico hasta el Postclásico (c.a. 400 a.C. – 1500 d.C.) por parte de los habitantes del Valle de Teotihuacán. Sus análisis identificaron 16 taxones de árboles y arbustos que fueron usados como leña. El capulín fue identificado en siete excavaciones, conformando un grupo secundario de especies usadas como combustible por los habitantes prehispánicos de la zona estudiada.

A la especie se le han atribuido propiedades medicinales como expectorante, sedante y antiespasmódica; por esto sus frutos y hojas se usan en infusiones para combatir la tos (Mendoza-Castelán y Lugo-Pérez, 2010). También se ha demostrado que sus inflorescencias y hojas son excelente fuente de antioxidantes (Olszewska, 2007).

En México están en aumento los estudios bioquímicos que buscan implementar su uso innovador en el desarrollo de nuevos productos en las industrias de alimentos funcionales, cosmética, terapéutica y nutracéutica. El consumo de la decocción de sus hojas tiene efectos benéficos en el tratamiento de la hipertensión (Ibarra-Alvarado *et al.*, 2009; 2010). La evaluación del valor nutracéutico y propiedades antihipertensivas de sus frutos permitió determinar que el extracto podría usarse en la prevención de la hipertensión y como coadyuvante en su tratamiento (Luna-Vázquez *et al.*, 2013). Posteriormente se estableció que el ácido ursólico y el uvaol son los principales compuestos vasodilatadores no-polares en los frutos de capulín (Luna-Vázquez *et al.*, 2016).

Asimismo, se ha establecido que su contenido de fenoles totales es superior al de cultivos comercialmente importantes, como la ciruela y la fresa (Vasco, Riihinen, Ruales y Kamal-Eldin, 2009). Del mismo modo, se ha encontrado que el extracto etanólico del fruto de capulín tiene alta actividad antioxidante y mayor actividad antimicrobiana contra cuatro bacterias gram negativas y una gram positiva; lo cual resalta su potencial como aditivo en alimentos (Jiménez, Castillo, Azuara y Beristain, 2011).

La almendra del capulín es consumida en los estados de México, Hidalgo y Tlaxcala; en estos lugares pueden encontrarse sitios de comercio donde se vende el hueso de capulín crudo o tostado (Raya-Pérez *et al.*, 2012). El perfil electroforético de las proteínas de reserva de la almendra indicó que la fracción mayoritaria son las albúminas y que la solubilidad de las proteínas se incrementa a pH alcalino; además, se estableció que la actividad inhibitoria contra enzimas tipo tripsina prácticamente desaparece al tostar la semilla (Raya-Pérez *et al.*, 2012).

Por otro lado, los análisis de la almendra sugieren que es fuente de aceite para usos especiales (Aguerrebere, Rojas Molina, Oomah y Drover, 2011). Por ejemplo, el ácido  $\alpha$ -eleosteárico ha sido efectivo para suprimir el crecimiento de células cancerígenas y se ha propuesto como agente quimioterapéutico contra el cáncer de seno (Aguerrebere *et al.*, 2011). Por lo tanto, el potencial de aprovechamiento de la almendra del capulín aumentaría si se tiene en cuenta que puede ser fuente valiosa de proteína, minerales y aceite.

Recientemente, Palomares-Alonso *et al.* (2017) aumentaron el conocimiento fitoquímico y farmacológico de la especie al señalar la actividad cisticida de extractos orgánicos de su corteza contra quistes de *Taenia crassiceps* e identificar a la naringenina (NGN) como el principal compuesto activo.

En consecuencia, hay un conjunto de estudios recientes y modernos cuyos hallazgos aumentan significativamente el potencial del capulín como alimento funcional, ingrediente nutracéutico, suplemento alimenticio y producto terapéutico.

## 7. Potenciación y valorización de sus recursos genéticos en México

La valorización de la especie puede hacerse con base en distintos factores, pero es importante iniciarla desde el punto de vista frutal, por ser el aprovechamiento antropocéntrico más tradicional que se conoce de la especie. Primordialmente, es importante divulgar sus cualidades alimenticias las cuales, como se presenta en esta



revisión, son tan importantes como las de otras especies frutales del género *Prunus*.

La valorización alimenticia aumentaría la importancia económica de la especie y la revalorizaría culturalmente. La revalorización cultural es importante porque ayuda a generar sentido de pertenencia y despierta interés por la conservación y aprovechamiento sustentable de las especies. En el contexto gastronómico, la utilización como ingrediente de licores y otras preparaciones sugiere que el capulín puede someterse a procesos de transformación agroindustrial, que le conferirían valor agregado en los mercados tradicionales. Por otro lado, algunas investigaciones multidisciplinarias han ampliado el conocimiento terapéutico de la especie (Ibarra-Alvarado *et al.*, 2010; Palomares-Alonso *et al.*, 2017), lo cual es un factor clave para que se despierte interés por hacerle estudios de mercado.

Concretamente en México, el capulín podría incluirse en la Macro Red Frutales (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, 2017), en la cual el trabajo interdisciplinario es fundamental. Al pertenecer a esta red, se necesitaría la participación activa y articulada de distintas áreas (e.g., agronomía, botánica, taxonomía, sociología y economía) para fomentar actividades de planificación y ejecución de la conservación *ex situ* e *in situ* de los recursos genéticos del capulín. Además, la intervención de productores y pobladores de las áreas de distribución de la especie es imprescindible con el fin de realizar propuestas adecuadas a sus condiciones de vida y búsqueda de apoyos, así como para la realización de proyectos de conservación, investigación y producción.

Otras dos particularidades que pueden usarse para potenciar el aprovechamiento hortícola del capulín en México, aunque han sido parcialmente estudiadas y divulgadas, es su uso como portainjerto de variedades comerciales de cerezo dulce con bajo requerimiento de horas frío (Guzmán *et al.*, 2018c) y también como especie distractora de aves en parcelas de cultivo (Fresnedo-Ramírez *et al.*, 2011).

El uso forestal es otro aspecto verdaderamente substancial para fomentar la conservación y aprove-

chamiento de esta especie. En algunos estados mexicanos, como Tlaxcala y Michoacán, el capulín se usa artesanalmente en la ebanistería. Por lo tanto, caracterizar la madera y sus cualidades es importante para descubrir en qué otro ámbito maderero puede ser utilizada la especie. Esto traería aumento del valor de la especie ya que, al igual que en EE. UU., se contaría con una especie nativa que tiene madera de buena calidad y de manejo sencillo. Una forma alternativa de potenciar el uso maderable de la especie es introduciendo germoplasma que se considere élite en la industria maderera de EE. UU. y que pueda aprovecharse en las condiciones ambientales mexicanas (Guzmán, Segura y Fresnedo-Ramírez, 2018b).

Estudios realizados para comprender el impacto potencial del cambio climático en los hábitats y áreas de distribución natural del capulín, sugieren que en México desaparecerán áreas actualmente aptas para la especie y la consecuente erosión genética inevitablemente resultaría en la pérdida de la variabilidad del complejo (Guzmán *et al.* 2018b; Segura, Guzmán-Díaz, López-Upton, Mathuriau y López-Medina, 2018). No obstante, estos trabajos también indican que en México el clima del futuro favorecerá la aparición de nuevas áreas aptas para la especie, y estas podrían usarse para establecer zonas de cultivo de la especie con fines forestales. Adicionalmente, el comportamiento invasor de la especie en Europa (Camenen, Porté y Benito Garzón, 2016; Aerts *et al.*, 2017) muestra que el capulín es capaz de enfrentar exitosamente los retos ambientales propios de la colonización de nuevos hábitats y estimula a pensar que podrá hacer lo mismo frente a la variación climática ocasionada por el calentamiento global.

En el contexto especializado de la silvicultura urbana, Ramírez y Davenport (2016) estudiaron la fenología del capulín en Bogotá (Colombia) para impulsar su aprovechamiento como especie silvícola en la planeación urbana. Estos autores plantean que estimar cambios fenológicos en árboles de capulín plantados en diferentes localidades de la ciudad ayuda a detectar islas urbanas de calor y, en consecuencia, estos servirán como indicadores de cambio climático urbano.

## CONCLUSIONES

La literatura revisada permite concluir que (1) la delimitación de las subespecies, filogenia, nivel de ploidía y la diversidad genética del capulín requieren estudios rigurosos con metodologías de avanzada que permitan resolver las ambigüedades existentes en estos aspectos biológicos de la especie; (2) a pesar de los vacíos de conocimiento debido a que es una especie subutilizada, el capulín es un recurso genético multipropósito con importancia, real y potencial, en el mejoramiento de especies *Prunus* con valor comercial y en las industrias farmacológica, nutraceutica y silvícola; (3) distintos aspectos de interés antropocéntrico (e.g., hoja, flor y fruto, por sus propiedades bioquímicas; y la madera por su calidad) pueden usarse para promover, coordinar, apoyar y realizar actividades con fines de conservación y aprovechamiento sustentable que beneficien a las comunidades que habitan sus zonas de distribución natural; (4) en el corto plazo, en México deben impulsarse el aprovechamiento forestal y maderero de esta especie nativa y su utilidad para evaluar y mitigar los efectos del cambio climático.

## RECONOCIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo del Proyecto CB 2011-01 169334 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México). El primer autor también agradece al Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA) y al CONACYT, por la beca doctoral No. 307933.

## REFERENCIAS

- Adriano-Morán, C.C., & McClung de Tapia, E. (2008). Trees and shrubs: the use of wood in prehispanic Teotihuacan. *Journal of Archaeological Science*, 35(11), 2927-2936. doi: 10.1016/j.jas.2008.06.001
- Aerts, R., Ewald, M., Nicolas, M., Piat, J., Skowronek, S., Lenoir, J., Hattab, T., Garzón-López, C.X., Feilhauer, H., Schmidlein, S., Rocchini, D., Decocq, G., Somers, B., Van De Kerchove, R., Deneff, K., & Honnay, O. (2017). Invasion by the alien tree *Prunus serotina* alters ecosystem functions in a temperate deciduous forest. *Frontiers in Plant Science*, 8, 179. doi: 10.3389/fpls.2017.00179
- Aguerreberre, I.A., Rojas Molina, A., Oomah, B.D., & Drover, J.C.G. (2011). Characteristics of *Prunus serotina* seed oil. *Food Chemistry*, 124, 983-990. doi: 10.1016/j.foodchem.2010.07.040
- Avendaño-Gómez, A., Lira-Saade, R., Madrigal-Calle, B., García-Moya, E., Soto-Hernández, M., & Romo de Vivar-Romo, A. (2015). Management and domestication syndromes of capulín (*Prunus serotina* Ehrh ssp. *capuli* (Cav.) Mc Vaugh) in communities of the state of Tlaxcala. *Agrociencia*, 49, 189-204.
- Barnd, B. D. & Ginzel, M. D. (2008). *Causes of gummosis in black cherry* (*Prunus serotina*). FNR-229-W. USDA Forest Service and Purdue University. Recuperado de <https://www.extension.purdue.edu/extmedia/FNR/FNR-229-W.pdf>
- Beck, J. B., Ferguson, C. J., Mayfield, M. H., & Shaw, J. (2014). Reduced genetic variation in populations of black cherry (*Prunus serotina* subsp. *serotina*, Rosaceae) at its western range limit in Kansas. *Northeastern Naturalist*, 21(3), 472-478. doi: 10.1656/045.021.0313
- Bennett, M. D. & Leitch, I. J. (2012). *Angiosperm DNA C-values database* (release 8.0, Dec. 2012). Recuperado de <http://data.kew.org/cvalues/CvalServlet?querytype=2>.
- Bortiri, E., Oh, S. H., Jiang, J., Baggett, S., Granger, A., Weeks, C., Buckingham, M., Potter, D., & Parfitt, D. E. (2001). Phylogeny and systematics of *Prunus* (Rosaceae) as determined by sequence analysis of ITS and the chloroplast trnL-trnF spacer DNA. *Systematic Botany*, 26(4), 797-807. doi: 10.1043/0363-6445-26.4.797
- Bortiri, E., Vanden Heuvel, B., & Potter, D. (2006). Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Plant Systematics and Evolution*, 259, 53-71. doi: 10.1007/s00606-006-0427-8
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279. doi: 10.1086/284267
- Camenen, E., Porté, A., & Benito Garzón, M. (2016) American trees shift their niches when invading Western Europe: evaluating invasion risks in a changing climate. *Ecology and Evolution*, 6, 7263-7275. doi: 10.1002/ece3.2376
- Chin, S. W., Shaw, J., Haberle, R., Wen, J., & Potter, D. (2014). Diversification of almonds, peaches, plums and cherries – Molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (Rosaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76, 34-48. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.024
- Dickson, E. E., Arumuganathan, K., Kresovich, S., & Doyle, J. J. (1992). Nuclear DNA content variation within the Rosaceae. *American*



- Journal of Botany*, 79(9), 1081-1086. doi: 10.1002/j.1537-2197.1992.tb13697.x
- Dirlewanger, E., Cosson, P., Tavaud, M., Aranzana, M., Poizat, C., Zanetto, A., Arús, P., & Laigret, F. (2002). Development of microsatellite markers in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 105, 127-138. doi: 10.1007/s00122-002-0867-7
- Downey, S. L. & Iezzoni, A.F. (2000). Polymorphic DNA markers in black cherry (*Prunus serotina*) are identified using sequences from sweet cherry, peach, and sour cherry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(1), 76-80. doi: 10.21273/JASHS.125.1.76
- Ewert, R. (1922). The influence of bee-keeping upon the fertilization and yield of fruit plantations. *Bee World*, 4(1), 22-23. doi: 10.1080/0005772X.1922.11096310
- Forbes, D. (1969). *Self incompatibility and cross-incompatibility in black cherry (Prunus serotina)* (Ph.D. dissertation). Gainesville, USA: University of Florida. Recuperado de <http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/UF/00/09/77/57/00001/selfandcrossinco00forbrich.pdf>
- Fresnedo-Ramírez, J., Segura, S., & Muratalla-Lúa, A. (2011). Morphovariability of capulín (*Prunus serotina* Ehrh.) in the central-western region of Mexico from a plant genetic resources perspective. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58(4), 481-495. doi: 10.1007/s10722-010-9592-2
- Gordillo, M., Tobar, J., Arahana, V. S., & Torres, M. L. (2015). Identification of S alleles associated with self-incompatibility in capulí (*Prunus serotina* subsp. *capulí*) samples by amplification of the Intron I of the S-RNase gene. *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 7(1), B17-B23. Recuperado de [http://www.usfq.edu.ec/publicaciones/avances/archivo\\_de\\_contenidos/Documents/volumen\\_7\\_numero\\_1/B17-7-1-2015.pdf](http://www.usfq.edu.ec/publicaciones/avances/archivo_de_contenidos/Documents/volumen_7_numero_1/B17-7-1-2015.pdf)
- Guadalupe, J. J., Gutiérrez, B., Intriago-Baldeón, D. P., Arahana, V., Tobar, J., Torres A. F., & Torres, M. L. (2015). Genetic diversity and distribution patterns of Ecuadorian capulí (*Prunus serotina*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 60, 67-73. doi: 10.1016/j.bse.2015.04.001
- Guzmán, F. A., & Segura, S. (2016). *Genetic resources of black cherry complex in North America*. Documento presentado en el International symposium, genetic diversity: the key to modern crop improvement and food security. CIMMYT/DuPont Pioneer. México. doi: 10.13140/RG.2.2.12824.90884
- Guzmán, F. A., Segura, S., Aradhya, M., & Potter, D. (2018a). Evaluation of the genetic structure present in natural populations of four subspecies of black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) from North America using SSR markers. *Scientia Horticulturae*, 232, 206-215. doi: 10.106/j.scienta.2018.01013
- Guzmán, F. A., Segura, S., & Fresnedo-Ramírez, J. (2018b). Morphological variation in black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) associated with environmental conditions in Mexico and the United States. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65, 2151-2168. doi: 10.1007/s10722-018-0681-y
- Guzmán, F. A., Torres, M., Herrera, M. C., Nieto, R., Almaguer, G., López, J., & Segura, S. (2018c). Incompatibility of the capulín (*Prunus serotina* ssp. *capulí* (Cav.) McVaugh) as rootstock of the sweet cherry tree (*Prunus avium* L.). *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9(5), 1035-1044. doi: 10.29312/remexca.v9i5.242
- Ibarra-Alvarado, C., Rojas, A., Luna, F., Rojas, J. I., Rivero-Cruz B., & Rivero-Cruz, J. F. (2009). Vasorelaxant constituents of the leaves of *Prunus serotina* "capulín". *Revista Latinoamericana de Química*, 37, 164-173. Recuperado de <http://relaquim.com/archive/2009/p2009372-164.pdf>
- Ibarra-Alvarado, C., Rojas, A., Mendoza, S., Bah, M., Gutiérrez, D. M., Hernández-Sandoval, L., & Martínez, M. (2010). Vasoactive and antioxidant activities of plants used in Mexican traditional medicine for the treatment of cardiovascular diseases. *Pharmaceutical Biology*, 48(7), 732-739. doi: 10.3109/13880200903271280
- Intriago-Baldeón, D. P., Torres, M. L., Arahana, V., & Tobar, J. (2013). Evaluación de la variabilidad genética del capulí (*Prunus serotina* subsp. *capulí*) en tres provincias del Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, 34, 11-24. doi: 10.26807/remcb.v34i1-2.231
- Jiménez, M., Castillo, I., Azuara, E., & Beristain, C.I. (2011). Antioxidant and antimicrobial activity of capulín (*Prunus serotina* subsp. *capulí*) extracts. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 10(1), 29-37. Recuperado de <http://www.rmiq.org/iqfvp/Pdfs/Vol.%2010,%20No.%201/4.pdf>
- Lee, S. & Wen, J. (2001). A phylogenetic analysis of *Prunus* and the Amygaloideae (Rosaceae) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *American Journal of Botany*, 88(1), 150-160. doi: 10.2307/2657135
- Luan, A., Gao, A., He, J., Bi, G., & He, Y. (2017). Characterization of the complete chloroplast genome of black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). *Conservation Genetics Resources*, 10, 367. doi: 10.1007/s12686-017-0826-x
- Luna-Vázquez, F. J., Ibarra-Alvarado, C., Rojas-Molina, A., Rojas-Molina, J. I., Yahia, E. M., Rivera-Pastrana, D. M., Rojas-Molina, A., & Zavala-Sánchez, A. M. (2013). Nutraceutical value of black cherry *Prunus serotina* Ehrh. Fruits: antioxidant and

- antihypertensive properties. *Molecules*, *18*, 14597-14612. doi: 10.3390/molecules181214597
- Luna-Vázquez, F. J., Ibarra-Alvarado, C., Rojas-Molina, A., Romo-Mancillas, A., López-Vallejo, F. H., Solís-Gutiérrez, M., Rojas-Molina, J. I., & Rivero-Cruz, F. (2016). Role of nitric oxide and hydrogen sulfide in the vasodilator effect of ursolic acid and uvaol from black cherry *Prunus serotina* fruits. *Molecules*, *21*, 78. doi: 10.3390/molecules21010078
- McVaugh, R. (1951). A revision of the North American black cherries (*Prunus serotina* Ehrh., and relatives). *Brittonia*, *7*(4), 279-315. doi: 10.2307/2804698
- Mendoza-Castelán, G., & Lugo-Pérez, R. (2010). *Farmacia viviente: conceptos, reflexiones y aplicaciones*. Universidad Autónoma Chapingo. Recuperado de [http://www.sagarpa.gob.mx/Delegaciones/hidalgo/Documents/Agricultura%20Familiar/LIBRO%20GMC\\_Farmacia\\_Viviente\\_2010%20DR.%20GUILLERMO%20MENDOZA%20CASTELAN.pdf](http://www.sagarpa.gob.mx/Delegaciones/hidalgo/Documents/Agricultura%20Familiar/LIBRO%20GMC_Farmacia_Viviente_2010%20DR.%20GUILLERMO%20MENDOZA%20CASTELAN.pdf)
- Niembro Rocas, A., Vázquez Torres, M., & Sánchez Sánchez, O. (2010). *Árboles de Veracruz: 100 especies para la reforestación estratégica* (pp. 86-87). México: Gobierno del Estado de Veracruz. Recuperado de [https://www.sev.gob.mx/servicios/publicaciones/colec\\_veracruzsigloXXI/ArbolesVeracruz100especies.pdf](https://www.sev.gob.mx/servicios/publicaciones/colec_veracruzsigloXXI/ArbolesVeracruz100especies.pdf)
- Olszewska, M. (2007). Quantitative HPLC analysis of flavonoids and chlorogenic acid in the leaves and inflorescences of *Prunus serotina* Ehrh. *Acta chromatographica*, *19*, 253-269.
- Pairon, M. & Jacquemart, A.L. (2005). Disomic segregation of microsatellites in the tetraploid *Prunus serotina* Ehrh. (Rosaceae). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *130*(5), 729-734.
- Pairon, M, Chabrierie, O., Casado, C. M., & Jacquemart, A. L. (2006). Sexual regeneration traits linked to black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) invasiveness. *Acta Oecologica*, *30*(2), 238-247. doi: 10.1016/j.actao.2006.05.002
- Pairon, M., Jacquemart, A. L., & Potter, D. (2008). Detection and characterization of genome specific microsatellite markers in allotetraploid *Prunus serotina*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *133*(3), 390-395.
- Pairon, M., Petitpierre, B., Campbell, M., Guisan, A., Broennimann, O., Baret, P. V., Jacquemart, A.L., & Besnard, G. (2010). Multiple introductions boosted genetic diversity in the invasive range of black cherry (*Prunus serotina*; Rosaceae). *Annals of Botany*, *105*(6), 881-890. doi: 10.1093/aob/mcq065
- Palomares-Alonso, F., Rojas-Tomé, I. S., Palencia-Hernández, G., Jiménez-Arellanes, M. A., Macías-Rubalcava, M. L., González-Maciél, A., Ramos-Morales, A., Santiago-Reyes, R., Castro, N., González-Hernández, I., Rufino-González, Y., & Jung-Cook, H. (2017). *In vitro* and *in vivo* cysticidal activity of extracts and isolated flavanone from the bark of *Prunus serotina*: a bio-guided study. *Acta Tropica*, *170*, 1-7. doi: 10.1016/j.actatropica.2017.02.023
- Petitpierre, B., Pairon, M., Broennimann, O., Jacquemart, A. L., Guisan, A., & Besnard, G. (2009). Plastid DNA variation in *Prunus serotina* var. *serotina* (Rosaceae), a North American tree invading Europe. *European Journal of Forest Research*, *128*(5), 431-436. doi: 10.1007/s10342-009-0287-1
- Popenoe, W. & Pachano, A. (1922). The capulín cherry: a superior form of the Northern black cherry developed in the highlands of tropical America. *Journal of Heredity*, *13*(2), 51-62. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a102156
- Ramírez, F. & Davenport, T. L. (2016). The phenology of the capulín cherry [*Prunus serotina* subsp. *capulí* (Cav.) McVaugh] characterized by the BBCH scale, landmark stages and implications for urban forestry in Bogotá, Colombia. *Urban Forestry & Urban Greening*, *19*, 202-211. doi: 10.1016/j.ufug.2016.06.028
- Raya-Pérez, J. C., Aguirre-Mancilla, C. L., Tapia-Aparicio, R., Ramírez-Pimentel, J. G., & Covarrubias-Prieto, J. (2012). Storage proteins characterization and mineral composition of black cherry seed (*Prunus serotina*). *Polibotánica*, *34*, 203-215. Recuperado de <http://www.scielo.org.mx/pdf/polib/n34/n34a11.pdf>
- Rehder, A. (1940). Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America exclusive of the subtropical and warmer temperate regions. New York, USA: The Macmillan Company. Recuperado de <http://krishikosh.egranth.ac.in/handle/1/2025702>
- Rodríguez, L. & Farfán, B. (2014). Manejo tradicional del capulín (*Prunus serotina* spp. *capulí*) en San Francisco Pichátaro, Michoacán. En G. Arias, F. Zurita & M. L. Uranga (Eds.), *Sustentabilidad e interculturalidad paradigmas entre la relación cultura y naturaleza* (pp. 145-152). Michoacán, México.
- Rohrer, J. R. (2014). *Prunus* (Rosaceae). In Flora of North America Editorial Committee (Eds.), *Flora of North America North of Mexico*. New York, Oxford. 20+ vols. and. Vol 9, 1993+. pp. 363-365. Recuperado de [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=1&taxon\\_id=242417060](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=242417060)
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2005). *Prunus serotina* Ehrh. In J. Rzedowski and G. Calderón de Rzedowski (Eds.), *Flora del Bajío y regiones adyacentes* (pp. 101-111). Pátzcuaro, Michoacán, México: Instituto de Ecología A. C. Recuperado de <http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumeness/FLOBA/Flora%20135-Rosaceae.pdf>
- Segura, S., Guzmán-Díaz, F., López-Upton, J., Mathuriau, C., & López-Medina, J. (2018). Distribution of *Prunus serotina* Ehrh. in North



- America and its invasion in Europe. *Journal of Geoscience and Environment Protection*, 6, 111-124. doi: 10.4236/gep.2018.69009
- Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. (2017). Macro Red Frutales. *Cultivos nativos de México para la alimentación y la agricultura*. Recuperado de <https://www.gob.mx/snics/acciones-y-programas/macro-red-frutales>
- Shaw, J. & Small, R. L. (2004). Addressing the “hardest puzzle in American pomology”: phylogeny of *Prunus* sect. *Prunocerasus* (Rosaceae) based on seven noncoding chloroplast DNA regions. *American Journal of Botany*, 91(6), 985-996. doi: 10.3732/ajb.91.6.985
- Starfinger, U., Kowarik, I., Rode, M., & Schepker, H. (2003). From desirable ornamental plant to pest to accepted addition to the flora? – the perception of an alien tree species through the centuries. *Biological Invasions*, 5, 323-335. doi: 10.1023/B:BINV.0000005573.14800.07
- Staton, M., Best, T., Khodwekar, S., Owusu, S., Xu, T., Xu, Y., Jennings, T., Cronn, R., Arumuganathan, A. K., Coggeshall, M., Gailing, O., Liang, H., Romero-Severson, J., Schlarbaum, S., & Carlson, J.E. (2015). Preliminary genomic characterization of ten hardwood tree species from multiplexed low coverage whole genome sequencing. *PLOS ONE*, 10(12), e0145031. doi: 10.1371/journal.pone.0145031
- Testolin, R., Marrasso, T., Cipriani, G., Quarta, R., Verde, I., Dettori, M. T., Pancaldi, M., & Sansavini, S. (2000). Microsatellite DNA in peach and its use in fingerprinting and testing the genetic origin of cultivars. *Genome*, 43(3), 512-520. doi: 10.1139/g00-010
- Vasco, C., Riihinen, K., Ruales, J., & Kamal-Eldin, A. (2009). Phenolic compounds in *Rosaceae* fruits from Ecuador. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(4), 1204-1212. doi: 10.1021/jf802656r
- Wang, Y. & Pijut, P. M. (2014). Can *Prunus serotina* be genetically engineered for reproductive sterility and insect pest resistance? *Springer Science Reviews*, 2, 75-93. doi: 10.1007/s40362-014-0024-0
- Weising, K. & Gardner, R.C. (1999). A set of conserved PCR primers for the analysis of simple sequence repeat polymorphisms in chloroplast genomes of dicotyledonous angiosperms. *Genome*, 42(1), 9-19. doi: 10.1139/g98-104
- Yamamoto, T., Mochida, K., Imai, T., Shi, Y.Z., Ogiwara, I., & Hayashi, T. (2002). Microsatellite markers in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) derived from an enriched genomic and cDNA libraries. *Molecular Ecology Resources*, 2(3), 298-301. doi: 10.1046/j.1471-8286.2002.00242.x

Manuscrito recibido el 24 de septiembre de 2018

Aceptado el 17 de abril de 2019

Publicado el 17 de febrero de 2020

Este documento se debe citar como:

Guzmán, F. A., Segura-Ledesma, S. D., & Almaguer-Vargas, G. (2020). El capulín (*Prunus serotina* Ehrh.): árbol multipropósito con potencial forestal en México. *Madera y Bosques*, 26(1), e2611866. doi: 10.21829/myb.2020.2611866



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.