



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Sambucus nigra* L.
EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA D.F.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

LETICIA BONILLA VALENCIA



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
2014**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Bonilla
Apellido materno	Valencia
Nombre(s)	Leticia
Teléfono	54264221
Universidad Nacional Autónoma de México	Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias	Facultad de Ciencias
Carrera	Biología
Número de cuenta	307034492
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Doctora
Nombre(s)	Silvia
Apellido paterno	Castillo
Apellido materno	Argüero
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Doctora
Nombre(s)	Ana Elena
Apellido paterno	Mendoza
Apellido materno	Ochoa
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	Doctor
Nombre(s)	José Alejandro
Apellido paterno	Zavala
Apellido materno	Hurtado
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	Doctora
Nombre(s)	María Guadalupe
Apellido paterno	Barajas
Apellido materno	Guzmán
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	M. en C.
Nombre(s)	Yuriana
Apellido paterno	Martínez
Apellido materno	Orea
7. Datos del trabajo escrito	7. Datos del trabajo escrito
Título	Fenología reproductiva de <i>Sambucus nigra</i> L., en la cuenca del río Magdalena D.F.
Número de páginas	76p
Año	2014

Agradecimientos

Al proyecto PAPIME con número PE4413, “Ecología de las malezas y especies introducidas en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena”, por la beca otorgada, la cual permitió la realización de esta tesis

Al proyecto PAPIME con número PE204413, proyecto “Determinación de las malezas y especies introducidas en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena”

Dedicatoria

Con profundo agradecimiento a mis padres Dolores Valencia y Crescencio Bonilla por su enorme dedicación, cuidados y su apoyo invaluable. Gracias por ser mis mejores amigos y apoyarme en todas mis metas y sobre todo por creer siempre en mí.

Con especial cariño a mi abuelita Rosa Chávez, por su dedicación en mi niñez.

A mis tíos y primos, por su apoyo moral.

Agradecimientos personales

A la Doctora Silvia Argüero, gracias por ser excelente tutora y amiga. Gracias por el apoyo constante en campo, en gabinete y en el escrito de este trabajo, por ayudarme a crecer en todos los aspectos, por mostrarme lo fantástico que es la fenología reproductiva y por hacer del trabajo científico una tarea divertida.

A mi honorable jurado, la Doctora Ana Mendoza Ochoa, al Doctor José Alejandro Zavala Hurtado, la Doctora María Guadalupe Barajas Guzmán y la M. en C. Yuriana Martínez Orea, gracias por sus valiosas observaciones que enriquecieron este trabajo.

A la M. en C. Yuriana Martínez Orea, por el apoyo constante en campo, en la organización de las salidas, así como en el trabajo de gabinete y por la revisión del trabajo escrito. Gracias por tener siempre un comentario acertado, lleno de motivación y hacer tan divertidas las salidas a campo.

A la Doctora María Guadalupe Barajas Guzmán, por su apoyo en la parte estadística y en todas mis dudas durante la carrera, y por ser tan linda conmigo.

A la M. en C. Gabriela Santibáñez, por ser excelente maestra, atender siempre mis dudas académicas durante la realización de esta tesis y ser amiga.

Al Biol. Marco Antonio Romero Romero, por su apoyo técnico en el desarrollo de la base de datos de este trabajo.

A los que me ayudaron en campo: Yaz, Fercho (Nahuatl), Carmen (Taglesita), Alfredo (Perico), Miroslava, Rosy, Néstor, Chris, Ceci, Ile y Sam.

A mis maestros del taller de evaluación de los bosques, por sus valiosos consejos: la Dra. Silvia Castillo Argüero, M. en C. Gabriela Santibáñez, M. en C. Yuriana Martínez, Dra. Lucia Almeida Leñero, M. en C. Alya Ramos, Dra. Julieta Jujnovsky y M. en C. Víctor Ávila Akerberg.

A mis compañeros del taller de evaluación de los bosques: Yeimi, Adrián, Julio, Leo, Fer y Víctor, por compartir la experiencia de escribir una tesis.

A mis maestros de la carrera que hicieron que me interesara la biología: Oswaldo Núñez Castillo, Ricardo Mariño Perez, Julieta Jujnovsky, Alya Ramos, Ariadna Istar Valdes Velázquez y Daniel Sánchez Carvajal.

Un agradecimiento especial, a mis amigos del laboratorio de Dinámica de Comunidades: Chris, Gaby, Ile, Sam, Yeimi, Tona (Sayayin 4), Adrián, Ceci, Fer, Thai y Bere, gracias por las horas de trabajo, las salidas a campo, las reuniones, los consejos y las comidas tan divertidas.

Al Laboratorio de Ecología del suelo: el Dr. Javier Álvarez, la Dra. Irene Sánchez, la Dra. Guadalupe Barajas, Juan Carlos, Carlita, Esthelita, Néstor, Nacho, Andrea, Nelly, Ana Carla y Carla Elvira por la grata convivencia diaria y el apoyo brindado.

A Mariana y Dulce, por estar desde el primer minuto de la carrera y hasta ahora. Gracias por las reuniones, los viajes y las clases.

A mis amigos de la carrera, quienes me dieron tantos buenos momentos: Ángeles, Majo, Mariela, Rosy, Alfonso, Abraham, Elena, Aura, Jane, Arturo, Cristóbal, Xoch, Mons, Mitzi, Monts (plantitas), Yosse, Miroslava y Marco.

Gracias a cada uno de mis amigos y compañeros de la carrera, con quienes compartí clases, horas de laboratorio y prácticas de campo.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 El estudio de la fenología.....	2
1.2 La fenología reproductiva.....	3
1.3 Factores bióticos y abióticos que influyen en la fenología reproductiva.....	5
1.4 La fenología reproductiva en malezas.....	7
2. ANTECEDENTES	9
2.1 La fenología reproductiva en los bosques templados de México.....	9
2.2 Fenología reproductiva y características biológicas de <i>Sambucus nigra</i>	11
3. JUSTIFICACIÓN	13
4. OBJETIVOS	14
5. HIPÓTESIS	14
6. MÉTODO	15
6.1 Área de estudio.....	15
Localización.....	15
Clima.....	17
Topografía.....	18
Suelo.....	18
Hidrología.....	19
Vegetación.....	19
6.2 Descripción de <i>Sambucus nigra</i>	21
6.3 Muestreo.....	23
6.4 Análisis de datos.....	28

7.RESULTADOS	34
7.1 Fenología reproductiva de <i>Sambucus nigra</i> L.....	34
7.2 Distribución espacial de los individuos de <i>Sambucus nigra</i> en el bosque de <i>Abies religiosa</i>	37
7.3 Relación de la fenología reproductiva de <i>Sambucus nigra</i> con sus variables diamétricas.....	38
7.4 Relación de la fenología de flores con los factores abióticos.....	41
7.5 Relación de la fenología de los frutos con los factores abióticos.....	45
7.6 Factores microambientales que se relacionan con la fenología reproductiva.....	48
8. DISCUSIÓN	53
8.1 La fenología reproductiva de <i>Sambucus nigra</i> y su relación con algunas variables diamétricas y factores ambientales.....	53
8.2 <i>Sambucus nigra</i> maleza en el bosque de <i>Abies religiosa</i>	58
9. CONCLUSIONES	60
11. LITERATURA CITADA	61
10. APENDICE	74

RESUMEN

La fenología reproductiva muestra la temporalidad de producción de flores y frutos, estructuras que permiten la polinización y la dispersión de semillas. Los patrones reproductivos de las malezas se caracterizan por tener gran éxito en la reproducción. El estudio de la fenología de las malezas, muestra la dinámica colonización de estas plantas. *Sambucus nigra* especie catalogada como indicadora de disturbio antrópico y maleza, se distribuye en áreas perturbadas y de dosel abierto en el bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, el cual forma parte del remanente de vegetación y suelo de conservación del Distrito Federal. El presente estudio muestra la relación de la fenología reproductiva de *S.nigra*, con algunas variables diamétricas de la especie y factores bióticos del sitio de estudio. Para ello, en el bosque de *A. religiosa* se registró el porcentaje de flores y frutos de 103 individuos de *S. nigra*, de abril del 2012 a mayo del 2013, en cada individuo se tomó el área basal, cobertura y altura. Así mismo se caracterizaron las condiciones de precipitación, temperatura, luz y propiedades químicas del suelo del sitio de estudio. Los resultados muestran que individuos con área basal y cobertura grande, producen mayor porcentaje de estructuras reproductivas. El porcentaje de flores incrementa en temporadas de mayor irradiación solar y menor humedad, así como, en sitios con mayor cantidad de materia orgánica y nitrógeno en el suelo. Mientras que el aumento del porcentaje de frutos, se relaciona con el incremento de la temperatura y precipitación. Este estudio demuestra que *S.nigra* presenta variación y plasticidad en su fenología reproductiva, características propias de las malezas invasoras.

PALABRAS CLAVE: Fenología reproductiva, *Sambucus nigra*, bosque de *Abies religiosa*, bosque templado, factores bióticos y abióticos y maleza.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 El estudio de la fenología

El término fenología deriva de los vocablos griegos “*phaino*” que significa mostrar o aparecer y “*logos*” tratado o estudio (Dubé *et al.*, 1984; Rathcke y Lacey, 1985), y se define como el estudio de la secuencia temporal de fases, por las que atraviesa un organismo a lo largo de su ciclo de vida, en relación a los factores bióticos y abióticos (Wright y Calderón, 1995; Talora y Morrellato 2000; Vilchez y Rocha, 2004). Los primeros trabajos fenológicos se remontan al siglo XVIII, con Reaumur en 1735 y Carl von Linné en 1751, quienes reconocieron la influencia de las condiciones ambientales en los cambios del ciclo de vida de los organismos. El enfoque científico de la fenología es relativamente reciente, la “fenología moderna” se inició con el libro de Lieth (1974), en el cual se reconoce a la fenología como un estudio interdisciplinario. En las décadas de los 80s y 90s la búsqueda de conocimiento fenológico promovió la creación del “Global Phenological Monitoring Programme” (GPM), con el fin de mejorar el uso de información fenológica a nivel mundial (Schwartz, 2013).

La fenología reproductiva es una disciplina descriptiva, de comparación y experimentación. Su propósito es entender los cambios en la organización temporal y espacial de los recursos, de una especie o entre especies y la interacción entre las plantas, los animales y el ambiente (Huxley, 1983; Wright y Calderón 1995; Williams-Linera y Meave, 2002). Los estudios fenológicos permiten comprender los procesos que regulan la función y la estructura de las comunidades, así como la evolución de la historia de vida de los organismos (van Schaik *et al.*, 1993; Newstrom *et al.*, 1994; Talora y Morellato, 2000, Vilchez y Rocha, 2004). Tiene aplicaciones en la agricultura, silvicultura, recursos genéticos, manejo de especies y en la conservación de los ecosistemas (Bullock *et al.*, 1983; Céspedes, 1991; De Cara, 2006).

El estudio de la fenología muestra los cambios de los seres vivos, a través de la identificación de patrones. Los patrones fenológicos se caracterizan por la fase y la etapa: (1) *la fase*, se define como cada uno de los estados individuales del ciclo de vida de una especie, por ejemplo la floración, la fructificación, la dispersión de semillas, etc. y (2) *la etapa*, es el intervalo de tiempo que ocurre entre fases sucesivas (De Cara, 2006).

Así mismo, el conjunto de fases y etapas conforman los patrones fenológicos, que se diferencian por: (1) *la frecuencia de ocurrencia*, número de veces que ocurre un evento en un año; (2) *el tiempo de ocurrencia*, que incluye la fecha de inicio y el periodo de mayor actividad; (3) *la intensidad de respuesta*, cantidad de producción; (4) *la sincronía*, grado de coincidencia de fases fenológicas de un individuo o poblaciones; y (5) *la duración del evento*, tiempo que tarda un fase fenológica (Rathcke y Lacey, 1985).

Los estudios fenológicos de corto plazo, generalmente de uno a tres años, hacen hincapié en los ciclos anuales y en la dinámica de las interacciones bióticas (Forrest y Miller-Rushing, 2010). Los estudios a largo plazo (décadas), buscan identificar cambios en los patrones fenológicos, ante el aumento de la temperatura global por el cambio climático (Richardson *et al.*, 2009; Dorji *et al.*, 2013). Se prevé que el aumento de la temperatura, modificará principalmente los tiempos fenológicos de las plantas. Dado que, en comparación con otros seres vivos, las plantas pueden responder de forma rápida ante cambios ambientales (Penuelas *et al.*, 2009; Dorji *et al.*, 2013).

1.2 La fenología reproductiva

La fenología reproductiva, estudia la frecuencia temporal de la fase de floración y fructificación del ciclo de vida de las plantas (Mantovani *et al.*, 2003, Schwartz, 2003; Preuhler *et al.*, 2006). **La floración**, incluye desde la formación de botones, desarrollo, anthesis o apertura de flores, hasta la fecundación y posterior pérdida de pétalos, que dará lugar a la formación de frutos. La floración

es la etapa del ciclo de vida de las plantas que permite el intercambio genético entre distintos individuos de una especie, a través de la polinización (Méndez y Díaz, 2001; Galliot *et al.*, 2006).

De acuerdo al número de flores producidas y a la duración de los tiempos de floración, Gentry (1974) identificó 3 tipos de patrones: (1) *estado estable*, las plantas presentan flores durante la mayor parte del año en pequeñas proporciones; (2) *cornucopia*, las plantas producen muchas flores en varias semanas; (3) “*big bang*” o *floración masiva*, se caracteriza por una alta sincronización en la producción de flores a nivel individual y poblacional, con periodos de floración muy cortos cada año y (4) *floración múltiple*, en donde se presentan numerosos periodos de floración cortos, distribuidos a lo largo del año.

La floración responde ante cambios ambientales de forma plástica; es decir, el momento de floración puede cambiar de acuerdo a la variación de estos factores (Elzinga *et al.*, 2007; Forrest y Miller-Rushing, 2010; Crimmins *et al.*, 2010). Además diferencias micro ambientales, pueden propiciar variabilidad en los tiempos de floración entre individuos que crecen en un espacio cercano (Theodore, 1982). Sin embargo, los patrones de floración están restringidos por la filogenia que denota características compartidas debidas a su ancestría común, lo que limita la respuesta fenológica (Kochmer y Handel, 1986).

Posterior a la floración se da paso a la formación de frutos, los patrones de fructificación suelen presentarse desfasados a los patrones de floración. **La fructificación** se caracteriza por la iniciación, el crecimiento y la maduración del fruto. La producción de frutos es un evento crítico en la historia de vida de las plantas, ya que permite la dispersión de las semillas (Rathcke y Lacey, 1985), e influye en las oportunidades de germinación, establecimiento y supervivencia de las especies (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Lacey *et al.*, 2003; Parachnowitsch y Caruso 2008).

Los patrones de fructificación están determinados principalmente por factores internos del desarrollo fisiológico, los cuales controlan la velocidad de la

maduración de los frutos (Ratchke y Lacey, 1985; Larcher *et al.*, 2003), sin embargo factores ambientales, como la temperatura y el fotoperiodo modulan los patrones de fructificación (Van Schaik *et al.*, 1993; Kudo, 1993; Lacey 1996; Donohue *et al.*, 2005; Walck *et al.*, 2011).

1.3 Factores bióticos y abióticos que influyen en la fenología reproductiva

La biomasa y la altura de los individuos de una especie, establecen los recursos que la planta puede asignar a la reproducción (Westoby *et al.*, 2002; Dahlgren *et al.*, 2007). Sin embargo, los factores bióticos y abióticos influyen de forma conjunta en la fenología reproductiva de las plantas (Sarmiento y Monasterio 1983; Zimmerman *et al.*, 1989; Friedel *et al.*, 1993). Los **factores bióticos** representados por las interacciones ecológicas como la competencia, la herbivoría, la polinización y la dispersión, han ejercido presiones de selección en los tiempos de floración y fructificación (Kochmer y Handel, 1986; Morín, 1999; van Shaik *et al.*, 1993; Morín, 1999).

La floración asincrónica en las plantas polinizadas por animales, ha sido interpretada como una estrategia adaptativa para reducir la competencia entre polinizadores y evitar la pérdida de flores. Sin embargo, los patrones de floración sincrónicos pueden aumentar la densidad de polinizadores y pueden ser una estrategia adaptativa, en sitios con reducidas poblaciones de polinizadores (Augspurger, 1981; Ratchke y Lacey, 1985). Por lo tanto, cambios en los tiempos de floración pueden alterar las interacciones planta–polinizador y sus ciclos de vida (Picó y Retana, 2000; Gómez, 2004; Memmott, 2007). Las plantas polinizadas por viento, se caracterizan por producir muchas flores durante la época seca del año, en la cual, la baja humedad y el aumento de las corrientes de viento favorecen la dispersión del polen (Frankie *et al.*, 1974; Ramírez y Nepamuceno, 1986; Barnes *et al.*, 1998).

De acuerdo a la dispersión de frutos, se ha encontrado que las plantas con frutos secos, de los bosques templados, fructifican regularmente en la temporada

seca del año (Cortés-Flores *et al.*, 2013), mientras que las plantas con frutos carnosos, tienden a dispersarse durante la temporada de lluvias, temporada que coincide con el arribo de muchas aves migratorias (Wikander, 1984; Griz y Machado, 2001; Spina *et al.*, 2001).

Los **factores abióticos** como la precipitación, los cambios de temperatura, la cantidad de luz y las características químicas del suelo, pueden estimular procesos fisiológicos en las plantas que desencadenan la formación de flores y frutos (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Borchert, 1994a; De Cara, 2006; Valdez-Hernández *et al.*, 2010). La fenología reproductiva de las plantas tiende a acoplarse a la variabilidad de la precipitación local (Reich y Borchert, 1984; Valdez-Hernández *et al.*, 2010). Las especies aumentan el número de flores con el incremento de la precipitación (Borchert, 1994 a). En los bosques tropicales y templados, a nivel de comunidad, la mayoría de las especies florece durante la estación de lluvias y muy pocas en la estación seca (Frankie *et al.*, 1974; Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

La fenología reproductiva de las plantas que viven en los bosques templados y fríos, se relaciona directamente con los cambios de temperatura estacional (Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Fitter *et al.*, 1995; Lechowicz, 1995; Dose y Menzel, 2006). Estas especies necesitan estímulos de frío, es decir requieren de la influencia de días cortos y temperaturas regularmente inferiores a 10 °C, hasta un momento determinado en el que la planta se encuentra en condiciones de iniciar un periodo vegetativo o reproductivo. Por ello las modificaciones del frío invernal, pueden ocasionar el retraso de la apertura de yemas florales y retrasar la maduración de los frutos y su dispersión (De Cara, 2006).

Los eventos fenológicos también responden a la cantidad de luz (Wright y van Schaik, 1994) y al fotoperiodo, que se define como la duración relativa del día y la noche. En la mayoría de las plantas, los periodos máximos de floración se presentan en las temporadas de mayor irradiación solar (van Schaik *et al.*, 1993; Günter *et al.*, 2008). Por ejemplo en los bosques templados, donde la luz es un

recurso limitante, la apertura de claros en el dosel permite la entrada de luz y favorece la aparición de estructuras reproductoras en las especies del sotobosque (Denslow, 1987; Valverde y Silvertown, 1997; Galloway y Burgess, 2012).

La relación entre la fenología reproductiva y las características químicas del suelo, ha sido poco estudiada (Nord y Lynch, 2009). No obstante, se ha comprobado que aumentos de la concentración del fósforo (P), y humedad en el suelo, favorecen la proporción de flores y frutos (Febles y Reyes, 1985; Borchert, 1994 b; Galen *et al.*, 1999; Ceccon *et al.*, 2003; Valdez- Hernández *et al.*, 2010). Sin embargo, el papel de la humedad es complejo, debido a la heterogeneidad espacial y a la variabilidad de las características de textura que presentan la mayoría de los suelos (Reich y Borchert, 1984).

1.4 La fenología reproductiva en malezas

Las malezas han sido catalogadas como plantas indeseables y perjudiciales para la agricultura, la arboricultura urbana y como especies indicadoras de disturbio antropogénico (Nagase *et al.*, 2013; Zimdahl, 2013). En este trabajo el término “maleza” se refiere exclusivamente a las especies indicadoras de disturbio antropogénico y se utilizan las definiciones de Harper (1977) y Navas (1991), para referirnos a las plantas que se establecen y crecen en hábitats modificados por la acción de disturbios antropogénicos. Estas plantas presentan una alta producción de semillas, polinización cruzada, adaptaciones para la dispersión lejana (Baker, 1974) y producción de flores y frutos de forma variable (Primack, 1980; Munguía–Rosas *et al.*, 2011).

Los patrones de floración y fructificación variables, favorecen la persistencia de las malezas en condiciones ambientales altamente impredecibles y adversas, ya que les confieren mayor tiempo y probabilidad de polinización y dispersión (Primack, 1980; Bishop y Schemske, 1998; Wolkovich y Cleland, 2010). Así mismo, las malezas son altamente competitivas para la absorción de nutrientes y agua del suelo, por lo que pueden reducir el rendimiento de plantas cercanas (Cunningham *et al.*, 2004; James *et al.*, 2010; Cleland *et al.*, 2012).

Las malezas cuando aumentan su densidad poblacional y expanden su distribución, se comportan como especies invasoras (Richardson *et al.*, 2006; Godoy *et al.*, 2009). El Convenio sobre la Diversidad Biológica CDB (2009) define a las especies invasoras, como plantas que colonizan fácilmente territorios naturales o seminaturales, fuera de su área habitual de distribución (CONABIO-SEMARNAT,. 2009).

La mayoría de las malezas invasoras, presentan plasticidad fenotípica en sus patrones fenológicos reproductivos, es decir son capaces de cambiar sus tiempos de floración y fructificación rápidamente ante cambios ambientales (Griffith y Watson, 2006; Godoy *et al.*, 2009; Munguía-Rosas *et al.*, 2013). Sin embargo, la plasticidad fenotípica depende de los límites del genotipo y representa un costo en la asignación de recursos, por lo que puede repercutir en la adecuación y en el ciclo de vida de las especies de plantas (Richardson y Pyšek, 2006; Barrett *et al.*, 2008) Así mismo, los factores ambientales limitan la respuesta plástica, por ello varios estudios caracterizan a la fenología de las malezas en relación a factores ambientales, tales como la precipitación, la temperatura y la luz (Deen *et al.*, 1998; Valladares *et al.*, 2007; Auld *et al.*, 2010).

El comportamiento de las malezas invasoras depende de su origen, que puede ser nativo o introducido. Es importante destacar que el comportamiento invasivo no se refiere únicamente a las especies introducidas, ya que algunas especies nativas pueden comportarse como invasoras, cuando se altera la dinámica ecológica de su hábitat (CANEI, 2010). El impacto de las malezas introducidas en una comunidad frecuentemente es mayor que el de las malezas nativas, ya que al colonizar territorios diferentes al de su historia evolutiva, pueden presentar tiempos de floración y fructificación distintos a los de las especies nativas (Sutherland, 2004).

Wolkovich y Cleland (2010) establecen que las especies introducidas invasoras, que florecen y fructifican en momentos distintos al de las especies nativas, pueden tener un mayor aprovechamiento de los recursos bióticos y abióticos disponibles. De acuerdo a esto, los autores proponen tres hipótesis: (1)

nicho vacante, las especies invasoras producen estructuras reproductivas, en los tiempos en que las especies nativas no producen flores y frutos; (2) *efecto prioritario*, la fenología reproductiva de las plantas introducidas, inicia antes que el de las especies nativas; (3) *amplitud del nicho*, las especies introducidas presentan patrones fenológicos de mayor duración que las especies nativas; y (3) *plasticidad y clima*, las plantas introducidas, tienen mayor plasticidad fenotípica en sus tiempo fenológicos que las plantas nativas.

La persistencia de las especies introducidas, con frecuencia modifica las propiedades químicas del suelo y el reciclaje de nutrientes, provocando con ello, cambios en la biota microbiana, la disponibilidad de nitrógeno (N), el carbono (C) y el pH. Estos cambios a largo plazo pueden reducir la aptitud y abundancia de especies nativas y favorecer el establecimiento de otras plantas invasoras (Vitousek, 1990; Ehrenfeld *et al.*, 2003; 2010).

2. ANTECEDENTES

2.1 La fenología reproductiva en los bosques templados de México

Los bosques templados de México presentan una estacionalidad marcada, debida a los cambios drásticos de precipitación y temperatura estacional. A nivel de comunidad vegetal, se ha encontrado que la floración se presenta en la temporada de lluvias y la fructificación en la época de secas (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés-Flores, 2010). La fenología reproductiva de las plantas que habitan los bosques templados de México, se relaciona directamente con los cambios de precipitación y en menor grado con los cambios de temperatura ambiental. Dado que se ha establecido de manera general, que la fenología reproductiva de los bosques templados se relaciona directamente con la temperatura y la de los bosques tropicales con la precipitación, los patrones fenológicos reproductivos de los bosques templados de México, son más

semejantes al de los bosques tropicales (Lechowicz; 1995; Borchert *et al.*, 2005; Cortés-Flores *et al.*, 2013).

La temporalidad de la fenología reproductiva varía de acuerdo a la forma de crecimiento, las especies arbóreas y arbustivas, florecen y fructifican principalmente en la temporada de secas, mientras que las herbáceas presentan estructuras reproductivas en la época de lluvias (Ramírez-García y Nepomuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). Sin embargo, la temporalidad de la producción de flores y frutos en la mayoría de las especies, mantiene una relación con el síndrome de polinización y el tipo de dispersión (Cortés-Flores *et al.*, 2013). Generalmente las especies arbóreas, polinizadas o dispersadas por viento producen estructuras reproductivas en la temporada seca, mientras que las plantas polinizadas o dispersadas por animales, presentan flores y frutos durante la temporada de lluvia (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Bello-González, 1994; Cortés-Flores *et al.*, 2011).

Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez (2007), en un estudio realizado en el bosque templado del cerro Altamirano de Michoacán, encontraron que los arbustos producen flores y frutos durante todo el año y los árboles florecen durante la temporada de secas y fructifican continuamente a lo largo del año. Así mismo, los autores señalan que existe una correlación negativa y significativa entre la producción de frutos de los árboles y arbustos con la precipitación. Estas correlaciones son similares a las reportadas por Cortés-Flores (2010), en el bosque templado del cerro del Águila Michoacán, en donde la floración de los arbustos se correlaciona de manera negativa y significativa con la temperatura. Además, en este sitio Cortés-Flores *et al.*, (2013) señalan que la autocoría es el síndrome de dispersión más frecuente seguido de la zoocoría y la anemocoría.

Díaz-López (datos no publicados), en el bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal, reporta que la mayoría de las especies a nivel de comunidad vegetal, florecen durante la época de secas y producen frutos en la temporada de lluvias. El autor señala que no hay correlaciones significativas, entre la producción de flores y frutos con la

precipitación y la temperatura. Sin embargo, se muestran seis patrones fenológicos de acuerdo a su ocurrencia con la temporada de lluvia y seca: (1) durante las secas, (2) antes de las lluvias, (3) durante las lluvias, (4) después de las lluvias, (5) periodo corto que abarca la temporada de secas y lluvias, y (6) durante todo el año. Así mismo, el autor identificó los patrones reproductivos de las especies nativas, introducidas y malezas, encontrando que las malezas producen mayor cantidad de frutos los meses de agosto y octubre, y las especies introducidas el mes de abril.

2.2 Fenología reproductiva y características biológicas de *Sambucus nigra*

Observaciones fenológicas en Worcestershire en el Reino Unido entre los años de 1915 a 1931, reportan que *Sambucus nigra* es un arbusto o árbol, que crece de 10 a 15 m de alto. Produce flores de mayo a julio, y comienza a desarrollar frutos en julio, los cuales maduran en agosto y completan su maduración a principios de septiembre (Clark y Adames, 1916–21; Clark *et al.*, 1922–23; Clark *et al.*, 1924–27; Clark *et al.*, 1928–32; Atkinson y Atkinson, 2002).

En el bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena D.F., Díaz-López (datos no publicados) reporta que *S. nigra* florece de diciembre a abril y de junio a octubre, y produce frutos de forma variable durante el año, excepto en el mes de mayo. En este bosque, la distribución de *S.nigra* se relaciona con la pendiente, la humedad y la temperatura (Santibáñez-Andrade, 2009). En cuanto al síndrome de polinización, se reconoce que las flores son nectaríferas y presentan fragancias fuertes, son frecuentemente visitadas por escarabajos y en menor grado por moscas y abejas (Bolli, 1994). Sus frutos forman una drupa, de color purpúreo a morado y son principalmente dispersados por aves (Debussche y Isenmann, 1994).

S. nigra es catalogada como especie indicadora de disturbio antropogénico en Europa, ya que coloniza fácilmente suelos eutróficos y perturbados, ricos en

nitrógeno, fósforo y sodio (Pollard *et al.*, 1974; Rackham, 1986; Atkinson y Atkinson, 2002). Esta especie crece principalmente en áreas de mucha luz, pero es capaz de establecerse bajo sombra profunda (Gilbert, 1991; Kollmann y Reiner, 1996; Atkinson y Atkinson, 2002). Pollard y Cussans (1976, 1981) establecen que *S. nigra* es una maleza ocasional de invierno en Inglaterra. Por otro lado, Hultén y Fries (1986) la denominan especie nativa de Europa e introducida en América del norte, este de Asia y el sur de Australia. Sin embargo la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO (2013) la cataloga como maleza nativa de México.

3. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la fenología reproductiva en los bosques templados a nivel mundial es muy escaso (Mantovani *et al.*, 2003). La mayoría de los estudios fenológicos en México, se han realizado en bosques tropicales y muy pocos en bosques templados (Palacio-Prieto *et al.*, 2000), pese a que estos ocupan el 16.45% de la superficie del territorio nacional (INEGI, 2005). El bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (CRM) forma parte del remanente de vegetación y suelo de conservación del Distrito Federal (SMA D.F., 2009 PUEC, 2008), y participa en la recarga de acuíferos, captura de carbono y mantenimiento de la biodiversidad (Fernández *et al.*, 2002). Sin embargo, actualmente es perturbado por la acción continua de disturbios antropogénicos como el ganado intensivo, la tala ilegal y los asentamientos humanos (SMA, 2008; PUEC, 2008).

La mayoría de las malezas, presentan patrones reproductivos variables y plásticos, que favorecen su establecimiento en áreas perturbadas, provocando con ello la reducción del rendimiento de plantas cercanas, así como, la pérdida y función de las comunidades (Baker, 1974; Harper, 1977; Primack, 1980; Navas, 1991; Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

En el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena se han reportado 23 especies con estatus de Maleza (Reyes-Ronquillo, datos no publicados). La maleza nativa *Sambucus nigra*, se distribuye de forma agregada, en zonas perturbadas y de dosel abierto en el bosque de *Abies religiosa* (Santibáñez- Andrade, 2009). Por lo tanto, resulta importante conocer los tiempos y periodos, en los que los individuos de esta especie producen flores y frutos, los cuales son eventos involucrados en el éxito reproductivo, dispersión y colonización (Ratchke y Lacey, 1985; Elzinga *et al.*, 2007), así como determinar los factores abióticos que influyen en el desarrollo de estructuras reproductivas. Este conocimiento ayudará a tomar decisiones apropiadas para el monitoreo y manejo de la especie.

4. OBJETIVOS

- Determinar el patrón de la fenología reproductiva de *S. nigra* en el bosque de *A. religiosa* en la cuenca del río Magdalena D.F.
- Relacionar la producción de flores y frutos de *S. nigra*, con su cobertura, área basal y altura, así como con los factores abióticos de temperatura, precipitación, cantidad de luz y características químicas del suelo.

5. HIPÓTESIS

- El área basal, la cobertura y la altura determinan la asignación de recursos a la reproducción en las plantas, por lo tanto, estas variables mantendrán una relación directa y positiva con la producción de flores y frutos de *S. nigra*.
- El aumento de la precipitación, la temperatura y la luz, inducen procesos fisiológicos que desencadenan en la producción de flores y frutos, por lo cual estas variables mostrarán una relación positiva con la cantidad de flores y frutos de la especie de estudio.
- Las propiedades químicas del suelo favorecen la formación de estructuras reproductivas, por consiguiente las características de humedad, cantidad de fósforo, nitrógeno y materia orgánica del suelo, tendrán una relación positiva con en el desarrollo de flores y frutos de *S. nigra*.

6. MÉTODO

6.1 Área de estudio

El bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena D. F.

Localización

El bosque de *Abies religiosa* se localiza dentro de la cuenca del río Magdalena (CRM), la cual ocupa parte del territorio de las delegaciones políticas Cuajimalpa, Álvaro Obregón y Magdalena Contreras, al SO del valle de México en el Distrito Federal, entre las coordenadas 19° 13' 53 " y 19° 18' 12" N y 99° 14' 50" y 99° 20' 30" O (Álvarez, 2000). La zona natural de la CRM es clasificada como Zona protectora forestal "los bosques de la cañada de Conteras" decretada desde 1932 (SMA D.F., 2009). El bosque de *A. religiosa* ocupa una superficie de 1071 ha, por lo que es el bosque con mayor superficie de la CRM (44.6 %); se distribuye en la parte media y sur, colinda con el bosque de *Quercus spp* y bosque mixto entre los 2600 y 2700 m s.n.m. y en su límite altitudinal superior a 3650 m s. n. m. con el bosque de *Pinus hartwegii* (Figura 1).

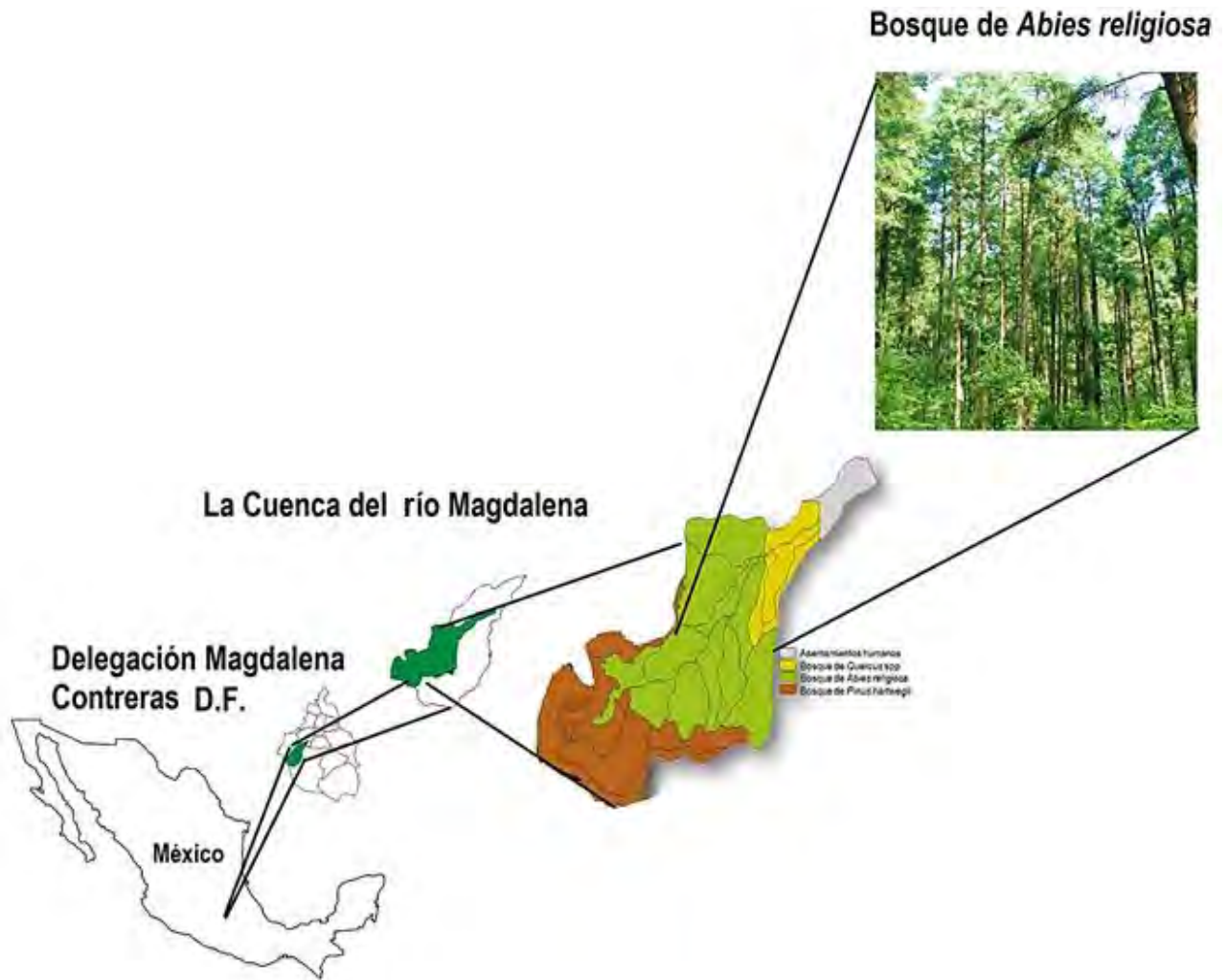


Figura 1. Localización del bosque de *A. religiosa* en la cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal (D.F). México (Tomado de Galeana-Pizaña *et al.*, 2009 y Santibáñez-Andrade, 2009).

Clima

De acuerdo a la clasificación de Köppen en el bosque de *A. religiosa* se presentan dos subtipos de clima templado subhúmedo, entre los 2 400 y 2 800 m s.n.m. el subtipo C (w₂) (w) b (i') el más húmedo de los húmedos, y entre 2800 y 3500 m s.n.m. el subtipo C (b') (w) b i, subhúmedo semifrío con verano fresco (García, 1978; Álvarez, 2000). Con base en las estaciones meteorológicas cercanas y similares en altitud al bosque de *A. religiosa*, se reporta que la temporada de lluvias se presentan en verano, con una precipitación anual de 950-1300 mm, temperatura mínima de 0-6 °C, media de 5-13 °C y una máxima que varía entre los 9-20 °C; el periodo más frío es de noviembre a diciembre y el más cálido comprende de marzo a septiembre (Dobler-Morales, 2010; Delgadillo-Durán, 2011) (Figura 2).

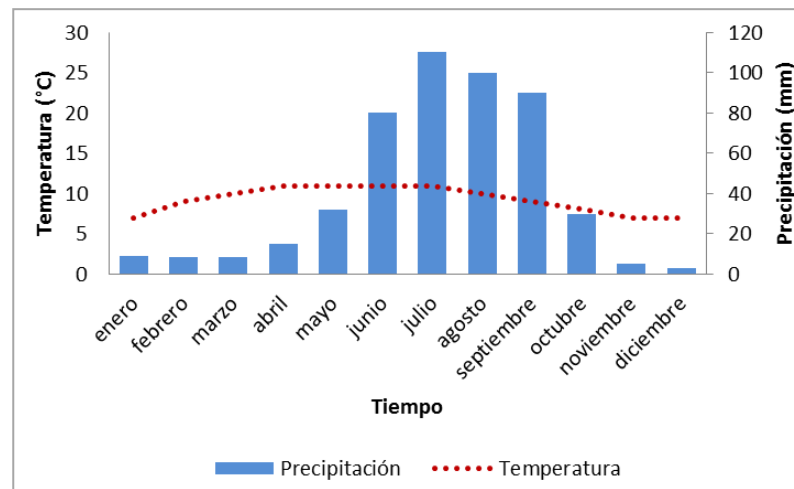


Figura 2. Climograma obtenido a partir de los datos de la estación meteorológica Desviación Alta al Pedregal (19°18 '00 " N -99° 14"00" O, a una altitud de 2470 m s.n.m), en el periodo de 1967-2000; y de la estación meteorológica Monte Alegre (19°13'00" O, a una altitud de 3450 m s.n.m) en el periodo de 1967-1987). Ambas estaciones se encuentran dentro de la delegación Magdalena Contreras (Delgadillo-Durán, 2011).

Topografía

El bosque de *A. religiosa* se establece en una zona que proviene de roca ígnea extrusiva intermedia, de tipo andesitas, dacitas, tobas andesíticas y brechas, producto de procesos volcánicos y tectónicos que se desarrollaron durante el Terciario Medio hasta el Plioceno en el Cuaternario (Lugo-Hubp, 1989; Álvarez, 2000). Este bosque se desarrolla en un relieve montañoso con un ascenso continuo en altitud. Las condiciones de pendiente varían, ya que presenta pendientes desde planas (2°) hasta muy inclinadas (50°) y laderas agudas de más de 45° de inclinación (Ávila-Akerberg, 2002; Jujnovsky, 2003).

Suelo

El suelo del bosque de *A. religiosa* es principalmente de tipo Andosol húmico, que se distingue por presentar en la superficie una capa de color oscuro o negro, rica en materia orgánica (INEGI, 2004). La parte superior está compuesta de hojarasca, presenta una textura de migajón arenoso muy fino y tiene una alta porosidad. En menores altitudes se encuentran suelos de tipo Andosol húmico con litosoles, en sitios de mayor altitud se encuentran litosoles con Andosoles húmicos (Álvarez, 2000). De acuerdo a las propiedades químicas promedio presenta un pH (H₂O) de 6.1, conductividad de 2.7 dS/m, una humedad de 45.1%, un porcentaje de materia orgánica de 10.9%, 0.46 % de nitrógeno total, 11.4 mg/kg de fósforo, carbono orgánico total de 6.2% (León-Gutiérrez, 2011). Presenta variación en las condiciones de potasio y conductividad eléctrica, a lo largo del gradiente altitudinal (Santibáñez-Andrade, 2009).

Hidrología

En el bosque de *A. religiosa* sigue su curso el río Magdalena, el cual nace en las estribaciones de los cerros Palma, San Miguel, Cochinos y Coconetla entre los más importantes, a una elevación aproximada de 3,650 m s.n.m; tiene un curso en dirección NE con una longitud aproximada de 21,600 m (Álvarez, 2000). De los tres tipos de bosque de la CRM, el bosque de *A. religiosa* proporciona mayor cantidad de agua, pese a que a la precipitación no es tan grande como en la parte alta el escurrimiento total es mayor, debido a que presenta mayor extensión en superficie de los tres tipos de bosque. El bosque de *A. religiosa*, genera el 52% de agua disponible de toda la cuenca, presenta un escurrimiento anual de 742 mm y su escurrimiento en aguas subterráneas es de 300 mm (Jujnovsky, 2006; 2012).

Vegetación

Fisonómicamente el bosque de *Abies religiosa* es perennifolio semicerrado, alto y medianamente denso. Presenta una alta heterogeneidad en su composición y estructura arbórea. La mayoría de especies que lo componen son de afinidad templada y cosmopolita. En este bosque se pueden encontrar áreas naturales, con coberturas arbóreas entre 40% - 75%, y áreas perturbadas por disturbios antrópicos, con coberturas arbóreas de 15% - 30 % (Figura 3) (Ávila-Akerberg, 2002; Santibáñez-Andrade, 2009).

El bosque de *Abies religiosa* presenta dos estratos arbóreos, uno alto (35 m) dominado por *Abies religiosa*, que tiene asociaciones con otras especies arbóreas como *Pinus hartwegii* en las zonas de mayor altitud y *Quercus rugosa* en las áreas con menor altitud (Santibáñez-Andrade, 2009). El segundo estrato arbóreo es el bajo (menor a 35 m), en donde están presentes de forma dominante, *Sambucus nigra* y *Salix paradoxa* (SMA, 2008; PUEC, 2008). Entre las especies

que caracterizan al estrato arbustivo, se encuentran *Quercus rugosa*, *Ceanothus coeruleus*, *Prunus serotina*, *Pinus hartwegii*, *Pinus montezumae*, *Pinus ayacahuite* y *Buddleia cordata* (Ávila-Akerberg, 2002; Santibáñez-Andrade, 2009). En el estrato herbáceo la mayoría de la especies son nativas, los géneros más representados son *Senecio*, *Salvia* y *Ageratina*, la especie representativa es *Acaena enlongata* (Pizarro-Hernández, 2012).

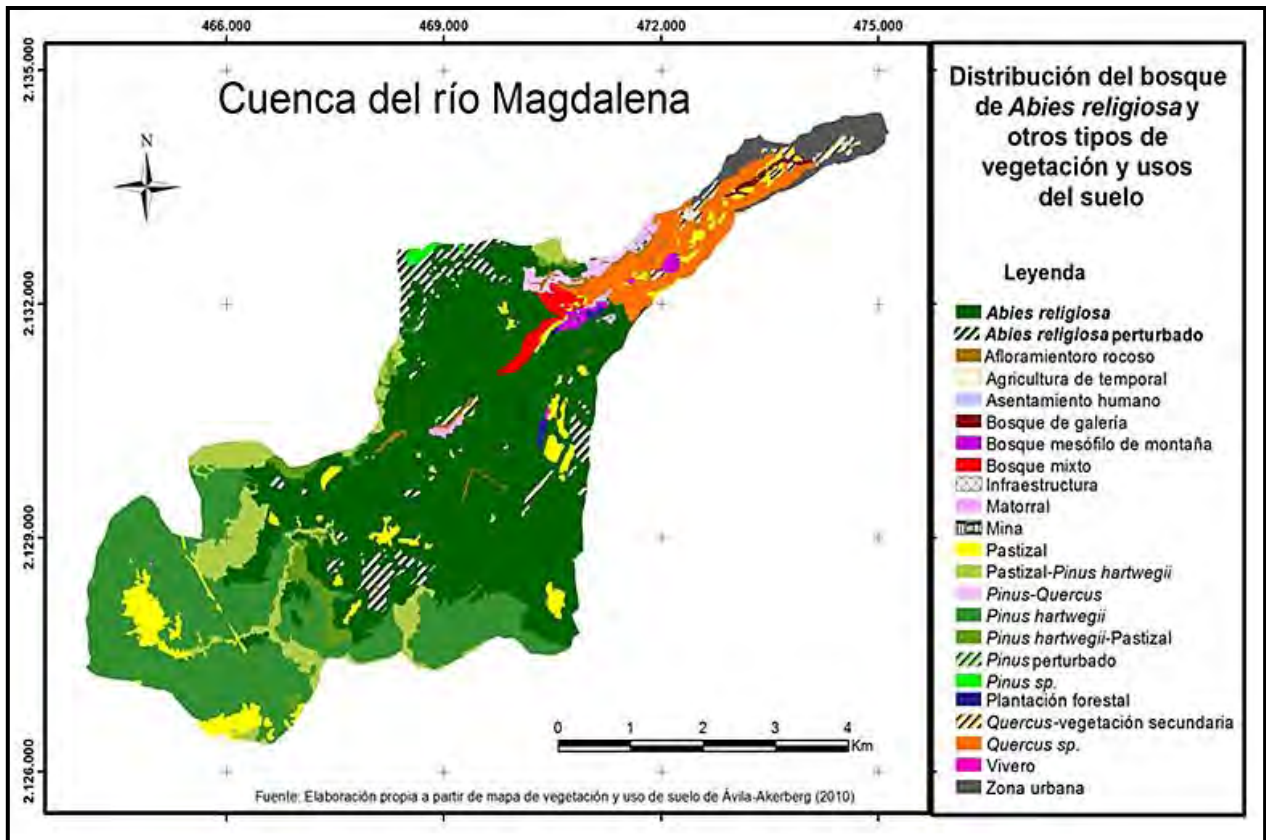


Figura 3. Mapa de los tipos de bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena.

6.2 Descripción de *Sambucus nigra*

Sambucus nigra pertenece a la familia Adoxaceae (Caprifoliaceae) es un arbusto o árbol de hasta 15 m de alto (raramente hasta 20 m) (Figura 4). Presenta ramas frecuentemente arqueadas, las plantas jóvenes tienen numerosas ramas derivadas de la base y una gran capacidad de formar brotes nuevos, el tallo es de color gris, con lenticelas, las hojas son opuestas, ovaladas a lanceoladas con márgenes aserrados a profundamente divididos en segmentos, a veces con pelillos sobre las venas (Barnola, 1972; Bolli, 1994).

Forma inflorescencias en forma de corimbo multifloro agrupadas en panículas muy anchas (de hasta 50 cm de diámetro) y redondeadas, que se ubican generalmente hacia las puntas de las ramas. Las flores son pequeñas, pentámeras, bisexuales, actinomorfas y fragantes, presentan cáliz pequeño con un tubo corto, adherido al ovario y con cinco dientes muy cortos en el ápice. La corola es blanca, de menos de 1 cm de diámetro, generalmente de 4 a 9 mm de diámetro (Figura 5a) (Bolli, 1994; Wade *et al.*, 1994; Rzedowski y Rzedowski, 2001). El fruto al madurar, es una drupa globosa u ovoide de color purpura a negro, de 3-8 mm de diámetro, las cuales contienen 3-5 semillas comprimidas (Figura 5b) (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Atkinson y Atkinson, 2002).

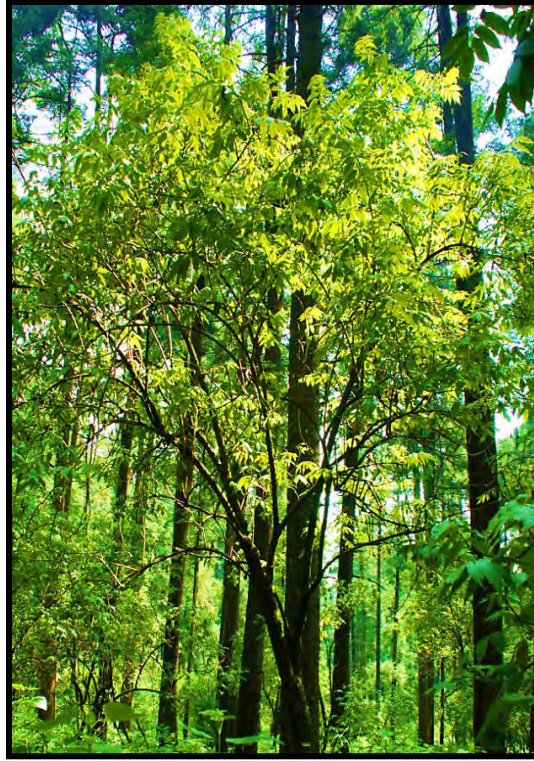


Figura 4. Individuo de *Sambucus nigra* en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, D.F.

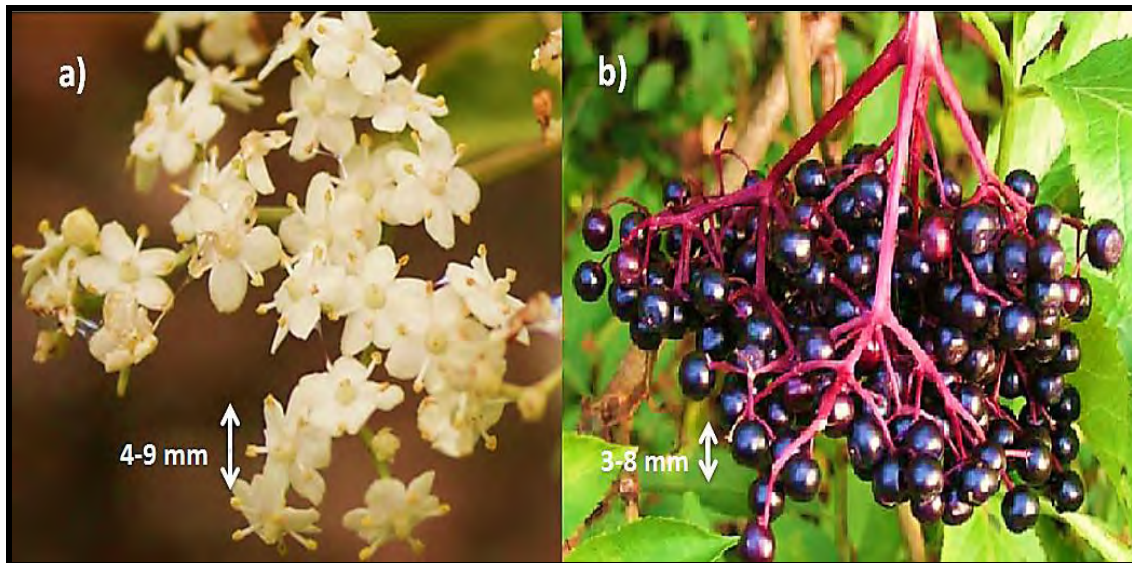


Figura 5. Estructuras reproductivas maduras de *Sambucus nigra*, a) Inflorescencias en forma de corimbo, la corola tiene una longitud de 4-9 mm (Tomado de Lim, 2012), b) frutos drupáceos que miden de 3-8 mm (Tomado de Kabuce y Priede, 2006).

6.3 Muestreo

Delimitación de las parcelas

De acuerdo a la alta heterogeneidad de topografía, vegetación y condiciones ambientales, en el bosque de *A. religiosa* se pueden distinguir 11 unidades de paisaje. El estudio se realizó en la unidad número 8, la cual se localiza entre las coordenadas 19° 15' 39" N y 99° 18' 55" O, a una altitud de 3200-3500 m s.n.m., dado que esta unidad presenta una alta proporción de individuos de *S. nigra* y que es considerada como una zona con disturbio antropogénico y de dosel abierto (Santibáñez-Andrade, 2009).

En la unidad 8 se delimitaron siete parcelas de 25 x 25 m, con 20 m de distancia entre ellas. En estas parcelas, se marcaron un total de 103 individuos de *Sambucus nigra*, con etiquetas de metal que incluían la información del número del individuo y de parcela. A cada individuo se le registró el porcentaje de flores y frutos mensualmente, se midieron variables diamétricas de los 103 individuos y se registraron las variables abióticas del sitio de estudio (Figura 6).

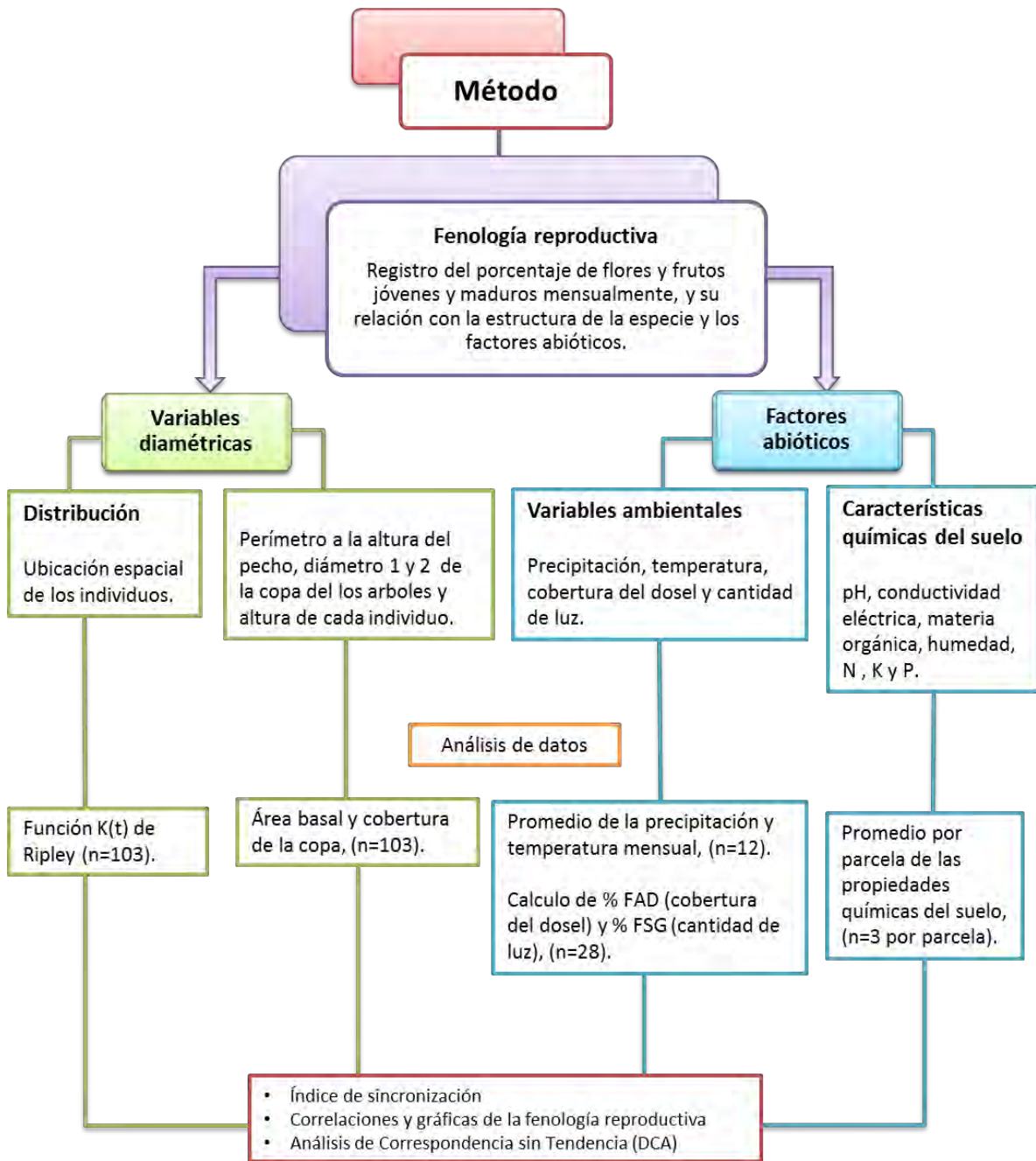


Figura 6. Mapa conceptual del método de trabajo. %FAD= fracción de apertura del dosel y %FSG= factor de sitio global.

Registro de la fenología reproductiva

A partir de abril del 2012 y hasta mayo del 2013, a cada individuo marcado dentro de las parcelas, se le registró la proporción de flores y frutos jóvenes y maduros con observaciones directas o con la ayuda de binoculares.

La proporción de flores y frutos se registró utilizando la escala porcentual propuesta por Fournier y Charpantier (1975) y modificada por Carabias-Lillo y Guevara- Sada (1985) (Cuadro 1). Dicha escala se aplicó, con relación a las ramas observadas en cada individuo. Por ejemplo el 10% significa que el 10% de las ramas del árbol presentan estructuras reproductivas y el 100% significa que más del 75% de las ramas del individuo muestran estructuras reproductivas.

Se tomaron como flores jóvenes a los botones florales de color verde y como flores maduras a las inflorescencias con corolas blancas, los frutos de color verde fueron tomados como frutos jóvenes y los frutos de color morado a purpúreo fueron asignados como frutos maduros.

Cuadro 1. Escala fenológica propuesta por Fournier y Charpantier (1974) y modificada por Carabias-Lillo y Guevara- Sada (1985).

Rango	Cantidad de estructuras
0=	Ausencia de la característica
1=	Presencia de la característica, con un intervalo desde 1-10%
2=	Presencia de la característica, con un intervalo desde 11-25%
3=	Presencia de la característica, con un intervalo desde 26-50%
4=	Presencia de la característica, con un intervalo desde 51-75%
5=	Presencia de la característica, con un intervalo desde 76-100%

Variables diamétricas de los individuos

Con el fin de conocer la ubicación de los individuos, dentro de cada parcela, se trazaron dos ejes perpendiculares, un eje X y un eje Y, tomando como origen 0 al norte. A cada individuo de *Sambucus nigra* se le registró su posición en relación al eje X y Y.

Para tener una caracterización de las variables diamétricas de los individuos de la especie, se midió con una cinta métrica, el perímetro a la altura del pecho, a partir de los 1.30 m de altura, los 2 diámetros perpendiculares de la copa de cada árbol ($d1$ y $d2$) y se registró la altura de los árboles con una pistola láser de medición Trimble Laser Ace 100 rangefinder (Mostacedo y Fredericksen, 2000) (Figura 7).

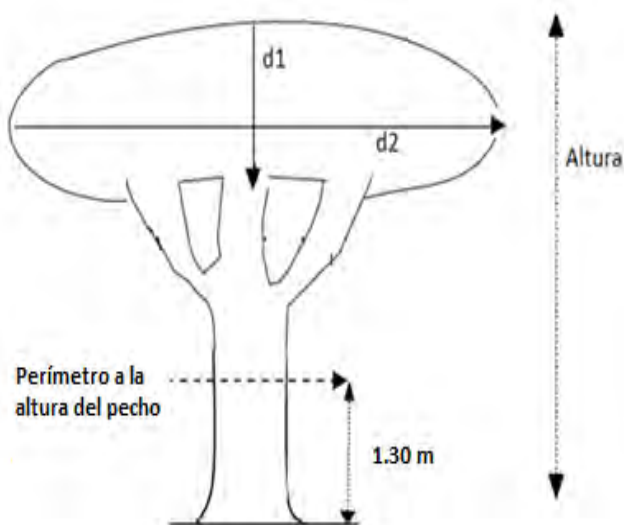


Figura 7. Representación de las variables diamétricas registradas en cada uno de los individuos: **perímetro a la altura del pecho** a partir de 1,3 m de altura; **d1**, diámetro de la copa, **d2**, diámetro de la copa perpendicular al $d1$; **altura**, distancia de la base a la copa del individuo.

Factores abióticos

Con el propósito de conocer los factores abióticos que se relacionan con la fenología reproductiva de *Sambucus nigra*, se tomaron los promedios de precipitación mensual del Distrito Federal, de la base de datos del Servicio Meteorológico Nacional (SMN, 2013), dado que presenta los valores de precipitación más confiables y afines a la zona de estudio, de abril de 2012 a mayo del 2013.

Para conocer la temperatura del sitio, del mes de abril del 2012 a mayo del 2013, se colocó un medidor de temperatura HOBO Data Logger en el suelo., en una parcela intermedia a las siete parcelas delimitadas, el cual, registró la temperatura cada dos horas.

La cantidad de luz y apertura del dosel, se calculó mediante la toma de tres fotografías hemisféricas por parcela, los meses de febrero, abril, agosto y diciembre, con una cámara digital Nikon D80 con “lente de ojo de pescado” EX SIGMA 4.5 1:28 DC HSM, la cual fue fijada en un trípode.

Para conocer la humedad del suelo, en cada una de las parcelas se tomaron muestras de suelo los meses de febrero, abril, junio, septiembre y diciembre, estas muestras fueron pesadas y posteriormente secadas en un horno a 100°C, durante tres días para registrar el peso seco.

Con el fin de determinar las características químicas del suelo, en cada parcela se tomaron cinco muestras de suelo, cuatro correspondientes a las esquinas y la 5a muestra en el centro de la parcela. Estas muestras fueron combinadas por parcela y posteriormente enviadas al laboratorio de fertilidad de suelos, en el Colegio de Posgraduados campus Montecillos (COLPOS). Las variables que se analizaron fueron: pH en agua, mediante la relación 1:2 (Bates, 1964), conductividad eléctrica en agua, de acuerdo a la relación 1:5 y un puente de conductividad (Jackson, 1982), porcentaje de materia orgánica por medio de una digestión húmeda (Walkley y Black, 1934), concentración de fósforo inorgánico disponible según Olsen, con una extracción de NaHCO_3 al 0.5 M, con un pH 8.5 y determinación colorimétrica (Olsen *et al.*, 1954), porcentaje de

nitrógeno mediante una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico y una destilación semi-micro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N (Bremner, 1965) y concentración de potasio con la extracción de NH_4OAc , 1N, pH 7 y por fotometría de llama (Knudsen *et al.*, 1989). A pesar de que el potasio no es un nutriente limitante, su concentración es un indicador de la sanidad de los suelos. La cantidad de potasio en el suelo se relaciona con otros nutrientes como el nitrógeno (Bugarín- Montoya *et al.*, 2007)

6.4 Análisis de datos

Fenología reproductiva

Para conocer el patrón de la fenología reproductiva de *Sambucus nigra*, se promedió la cantidad de flores y frutos jóvenes y maduros producidos cada mes y se determinó el porcentaje de individuos que presentan estructuras reproductivas cada mes.

Índice de sincronización

Con el fin de conocer la superposición del tiempo de floración y fructificación, entre los individuos de *S. nigra*, se calculó el índice de sincronización de Augspurger (1983). Este índice calcula la sincronía de una población a partir de la sincronía individual. La sincronía individual se define como la superposición de días de un evento fenológico de un individuo en relación con la de todos los individuos de la población. Cuando el índice de sincronización $X = 1$, significa que hay completa sincronía, cuando $X = 0$, significa que no hay sincronía y se calcula mediante la siguiente fórmula.

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

X_i = índice de sincronización individual; n = número de individuos en la población; f_i = número de días en el que el individuo i tiene un evento fenológico; e_j = número de días en el que ambos individuos i y j tienen un evento fenológico común

Con el índice de sincronización individual, se calculó el índice de sincronización de la población, el cual es la medida de la de superposición de todos los días de floración o fructificación de todos los individuos, donde $Z = 1$ significa que hay perfecta sincronía, y cuando $Z = 0$ significa que no hay sincronía. El índice de sincronización se calcula mediante la siguiente fórmula (Augspurger, 1983)

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n X_i$$

Z = índice de sincronización poblacional; n = número de individuos en la población; X_i = índice de sincronía por individuo

Los patrones de distribución espacial, fueron analizados mediante la función $K(t)$ de Ripley y su transformación $L(t)$ (Ripley, 1976,1981). Si el resultado de $L(t) = 0$ significa que el patrón de distribución espacial es aleatorio, si $L(t) > 0$ el patrón de distribución espacial es agrupado y si $L(t) < 0$ el patrón espacial es regular, y se obtiene mediante las siguientes formulas.

$$K(t) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_t(u_{ij})$$

$K(t)$ = función de Ripley; A = área de la unidad de muestreo en m^2 ; n = número de puntos en la unidad de muestreo; w_{ij} =factor de corrección del efecto de borde para los respectivos puntos i y j ; I = indicador si el punto está en el radio de búsqueda t ; u_{ij} = distancia entre i -ésimo árbol y el j -ésimo árbol, expresado en m .

$$L(t) = \sqrt{K(t)/\pi}$$

$L(t)$ = transformación de la función $K(t)$; $K(t)$ = función de Ripley; $\pi=3.1416$

Variables diamétricas

Bajo el supuesto, que la cobertura de la copa de cada individuo arbóreo tiende a ser un círculo, se calculó la cobertura de cada individuo, con los dos diámetros perpendiculares de la copa de los árboles (d_1 y d_2), mediante la siguiente fórmula (Mueller–Dombois y Ellenberg, 1974).

$$C = \pi \frac{(D1 + D2)^2}{4}$$

C = cobertura; $D1$ = diámetro 1; $D2$ = diámetro 2 y $\pi=3.1416$

El área basal, definida como la superficie transversal del tallo o tronco expresada en metros de materia vegetal por unidad de superficie, se determinó con el perímetro a la altura del pecho de cada uno de los individuos de *Sambucus nigra*. En el caso de individuos policaulescentes (con más de un tallo) se sumó el área basal para obtener el área total por individuo, y se calculó con la siguiente fórmula (Matteucci y Colma, 1982).

$$AB = \frac{P^2}{4\pi}$$

AB = área basal; P = perímetro a la altura del pecho; $\pi=3.1416$

Con las medidas de la cobertura de la copa, del área basal y de la altura de cada individuos de *Sambucus nigra*, se definieron tres intervalos de tamaños. Para el área basal, las tres categorías comprenden los siguientes tamaños, *área basal*, 1 = 0.007- 0.71 m², 2 = 0.72 - 1.43 m², 3 = 1.44 - 2.87 m²; *cobertura* 1= 1.45- 11.25 m², 2= 11.35 - 21.15 m² 3 = 21.25 m² - 40.95 m²; *altura*, 1 = 1.45 - 3.65 m, 2 = 3.75 - 5.95 m y 3 = 6.05-10.55 m.

Factores abióticos

Con los datos de temperatura se obtuvo el promedio mensual de la temperatura del sitio y sus desviaciones estándar. Para conocer la cantidad de luz, se analizaron las fotografías hemisféricas con el programa Gap Light Analyzer GLA, 2.0, y se determinó la fracción de apertura del dosel (FAD), el porcentaje de transmisión de luz directa (FSD) y el porcentaje de transmisión de luz difusa (FSI), estos dos últimos parámetros representan en porcentaje la cantidad de luz recibida en moles (Frazer *et al.*, 1999 y 2000) y permiten calcular el factor de sitio global (FSG), que se define como el porcentaje de transmisión de luz total (Canham *et al.*, 1990).

$$FSG = \frac{FSD + FSI}{2}$$

FSG= factor de sitio global; FSD= porcentaje de luz directa; FSI= porcentaje de luz difusa

El contenido de humedad del suelo, se refiere a la cantidad de agua que puede ser extraída a una temperatura de 100 °C, el cual, se calculó mediante el método gravimétrico que consiste en expresar el porcentaje la humedad del suelo, en relación al peso del suelo húmedo y el peso del suelo seco, y se determinó con la siguiente fórmula (Reynolds, 1970).

$$H = \left(\frac{Pehu - Pese}{Pese} \right) * 100$$

H= porcentaje de humedad del suelo; Pehu= peso húmedo; Pese= peso seco

Análisis estadístico

Con las coordenadas X y Y , de cada uno de los individuos arbóreos de *Sambucus nigra* y mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001), se determinó la distribución de los individuos con la función $K(t)$ de Ripley con significancia de $P < 0.05$.

Mediante la prueba de Shapiro-Wilk y el programa STATISTICA versión 8.0 (StatSoft Inc, 2007), se determinó la normalidad de las variables diamétricas, los factores abióticos y los porcentajes mensuales de flores y frutos. Dado que no tienen una distribución normal, se calculó el coeficiente de correlación no paramétrico Spearman (Zar, 1999), entre la proporción de flores y frutos, con los parámetros de las variables diamétricas y los factores abióticos. El número de muestras utilizadas en cada correlación se indica en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Número de muestras (n), utilizadas en cada correlación realizada.

	Área basal Cobertura Altura	Temperatura Precipitación	Cobertura (%FAD) Luz (%FSG)	Humedad del suelo
Flores jóvenes	n=103	n=12	n=28	n=35
Flores maduras	n=103	n=12	n=28	n=35
Frutos Jóvenes	n=103	n=12	n=28	n=35
Frutos maduros	n=103	n=12	n=28	n=35

Con el objetivo de probar diferencias significativas en la producción de flores y frutos, entre individuos de *Sambucus nigra* de distintas categorías diamétricas, se realizó una prueba estadística no paramétrica Kruskal–Wallis (Prueba H) de los porcentajes de estructuras reproductivas producidas, entre las categorías diamétricas.

Para conocer la relación de los factores microambientales y la fenología reproductiva de *S. nigra*, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), con el programa PC-ORD versión 5.10 (Mc Cune y Mefford, 2006), con el porcentaje de flores y frutos y los factores ambientales entre las siete parcelas.

Para comprobar si existían diferencias significativas de las propiedades químicas del suelo, entre los grupos formados a partir del análisis de CCA, se hizo un análisis de varianza ANdeVa, y en caso de encontrar diferencias significativas, se realizó una prueba de comparación múltiple Tukey, con un valor de significancia de $P < 0.05$. Con los datos que no mostraron una distribución normal se realizó la prueba estadística no paramétrica Kruskal–Wallis (Prueba H) la cual muestra diferencias significativas con un valor de significancia de $P < 0.05$ (Zar, 1999).

7. RESULTADOS

7.1 Fenología reproductiva de *Sambucus nigra* L

Floración

Las flores jóvenes se presentan de febrero a junio y tiene su mayor porcentaje en marzo (25.82%). La producción de flores maduras comprende de marzo a junio y septiembre, la mayor cantidad de flores maduras se produce en mayo con un 26.67% (Figura 8).

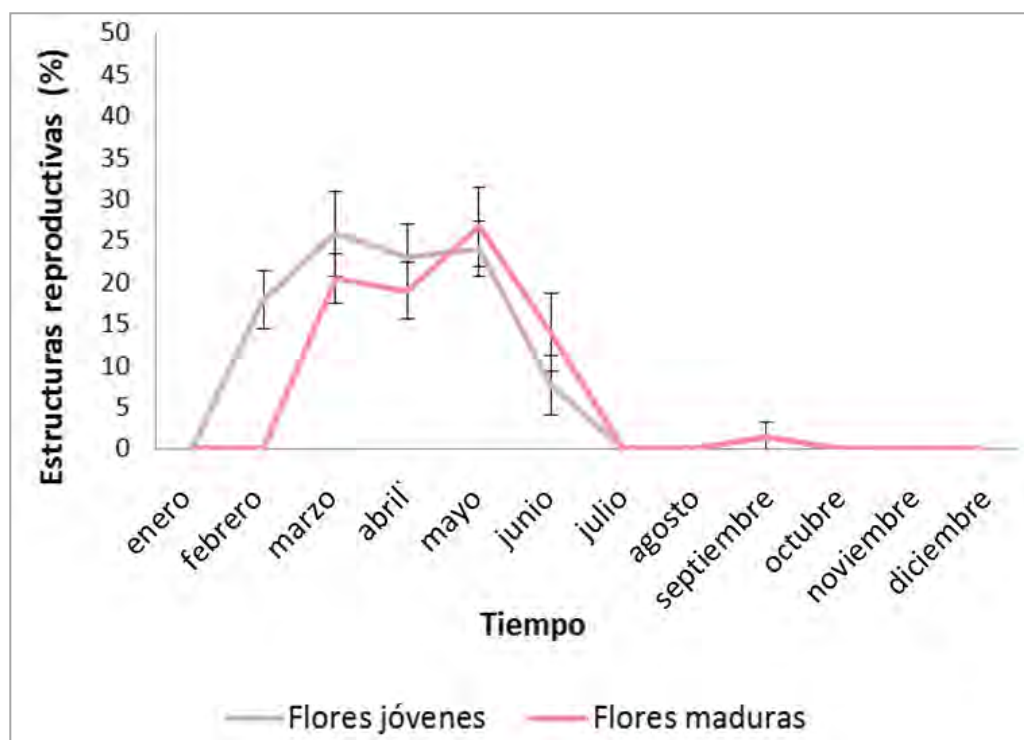


Figura 8. Porcentaje de flores jóvenes y maduras producidos cada mes ($\bar{x} \pm EE$).

Fructificación

Los frutos jóvenes se observan a partir de abril y hasta noviembre, presentan sus mayores porcentajes los meses de junio (24.13%), agosto (24.97%) y septiembre (24.91%). Los frutos maduros comprenden de mayo a octubre, su mayor pico de producción es en julio con un 30.15%. De diciembre a marzo no hay producción de frutos (Figura 9).

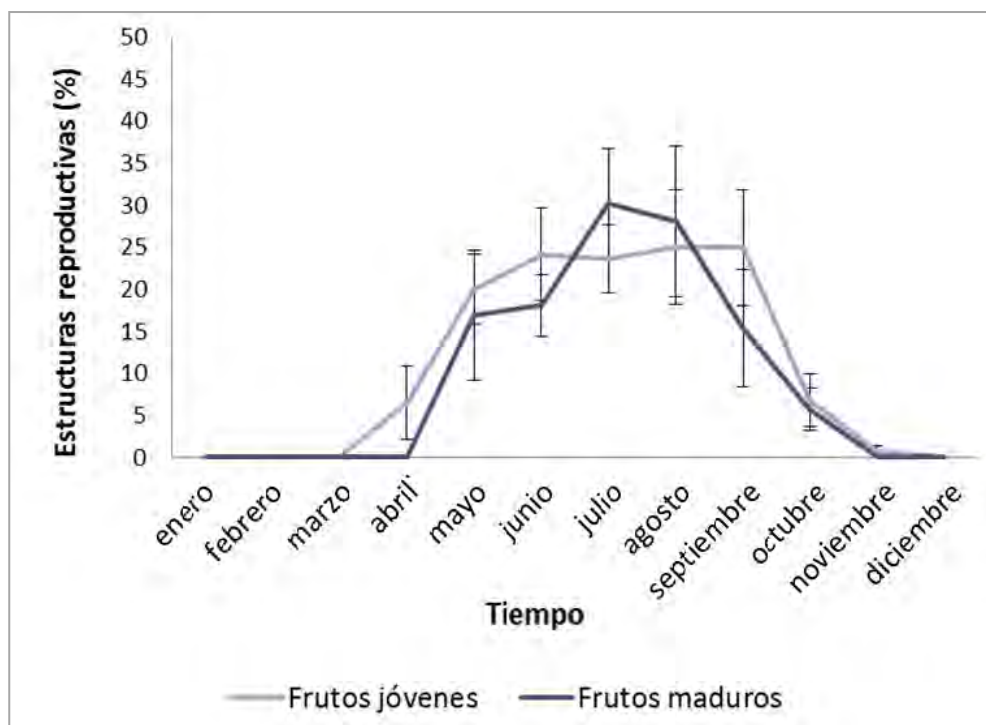


Figura 9. Porcentaje de frutos jóvenes y maduros producidos cada mes ($\bar{x} \pm EE$).

Porcentaje de individuos con estructuras reproductivas maduras

La producción de flores maduras comprende de marzo a junio y se registró también en septiembre. El mes de mayo la mayoría de los individuos (66%) presenta la mayor cantidad de flores maduras (26.67%). El índice de sincronización para los individuos que presentan flores es de $Z=0.47$, por lo que hay una mediana sincronización.

La fase de floración coincide con la de fructificación los meses de mayo, junio y septiembre. Los frutos maduros se presentan de mayo a octubre. Así mismo, la mayoría de los individuos produce frutos maduros en agosto (47.01 %) y la mayor cantidad de frutos maduros se presenta en julio (30.15%), el índice de sincronización para este evento reproductivo, es de $Z=0.24$ por lo que hay una baja sincronización (Figura 10).

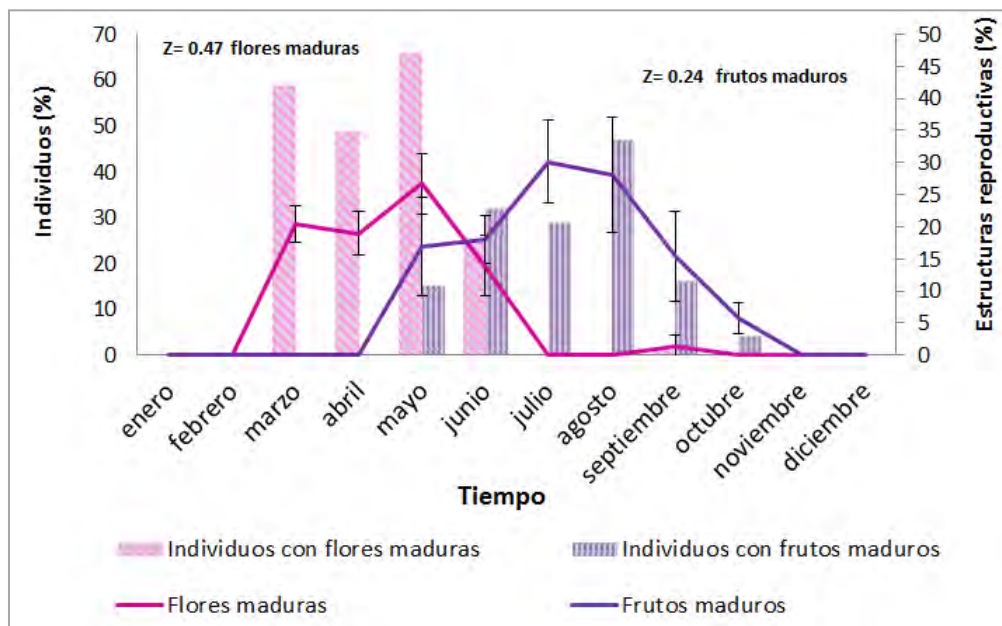


Figura 10. Se muestra con barras el porcentaje de individuos con estructuras reproductivas y con líneas el porcentaje de estructuras reproductivas producidos cada mes ($\bar{x} \pm EE$) (Z =índice de sincronización).

7.2 Distribución espacial de los individuos de *Sambucus nigra* en el bosque de *Abies religiosa*

De acuerdo a la distribución espacial de los individuos de *Sambucus nigra*, se puede observar que presentan un patrón aleatorio desde 1 m hasta los 2.5 m y a partir de esta distancia y hasta los 11 m tienen un patrón agregado (Figura 11). Así mismo, la distribución espacial de los individuos por parcela se muestra en el Apendice 1.

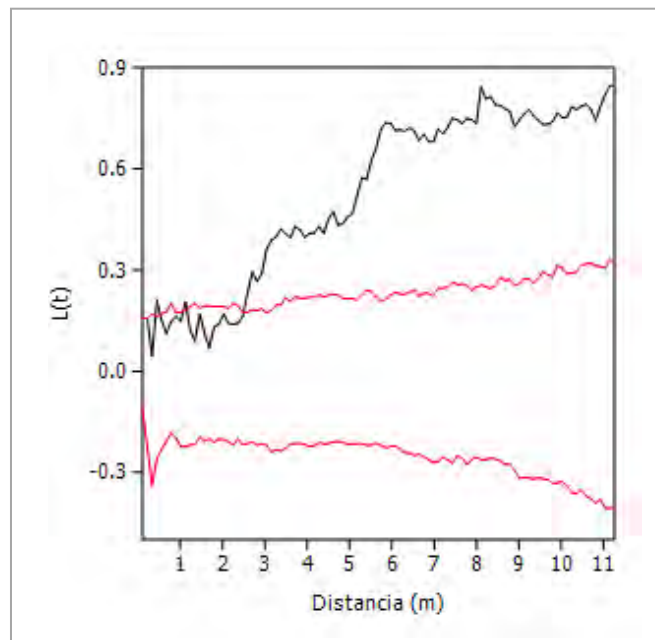


Figura 11. Índice de distribución espacial $L(t)$ de los individuos de *Sambucus nigra* en el bosque de *Abies religiosa*. La línea negra representa la función $L(t)$ empírica, las líneas rojas representan los porcentajes 2, 5% y 97,5% de los valores alcanzados para la hipótesis de aleatoriedad espacial ($P < 0.05$).

7.3 Relación de la fenología reproductiva de *Sambucus nigra* con sus variables diamétricas

De acuerdo a las categorías de tamaños de las variables diamétricas de los individuos de *Sambucus nigra*, se encontraron diferencias significativas entre los tamaños de área basal ($K=45.50$ $P<0.00.1$) (Figura 12a), cobertura ($K=83.18$; $P<0.00.1$) (Figura 12b) y altura ($K=86.14$; $P<0.00.1$) (Figura 12c).

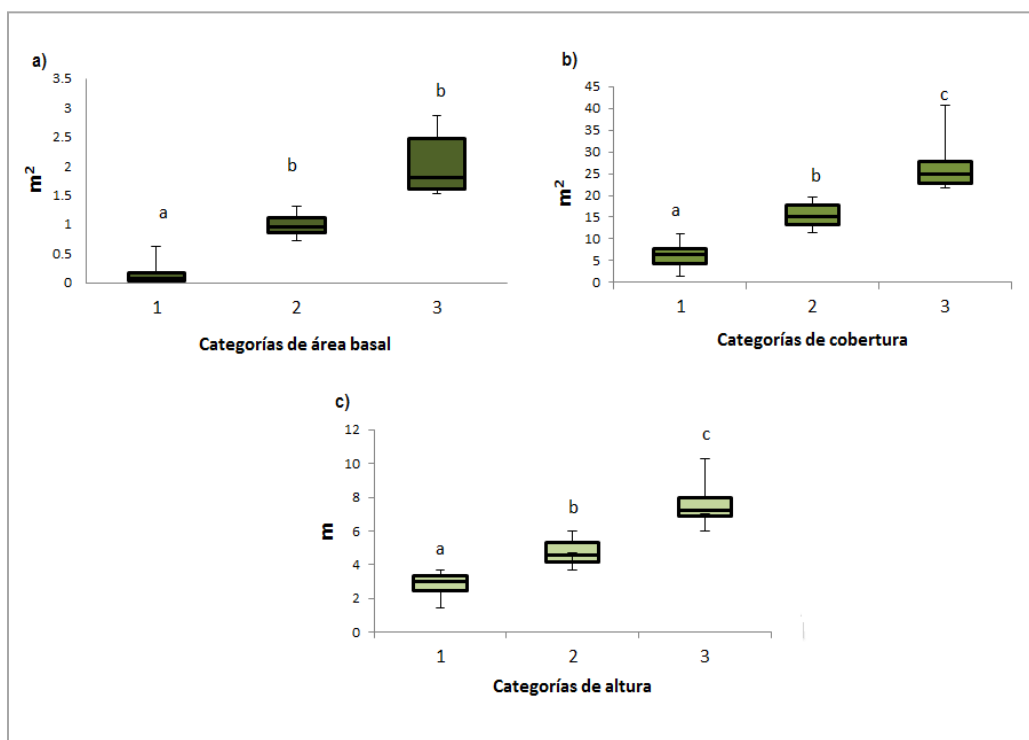


Figura 12. Cajas de bigotes, que muestran la media y los cuartiles de las variables diamétricas, **a) área basal**, 1 =0.007- 0.71 m^2 , 2 = 0.72 - 1.43 m^2 , 3 = 1.44 -2.87 m^2 ; **b) cobertura** 1= 1.45-11.25 m^2 , 2= 11.35 - 21.15 m^2 3 = 21.25 - 40.95 m^2 ; **c) altura**, 1 = 1.45 - 3.65 m, 2 = 3.75 - 5.95 m y 3 = 6.05-10.55 m.

Con respecto al porcentaje de individuos que se encuentra dentro de cada categoría diamétrica, el 83.49%, de los individuos tiene un área basal de 0.007-0.71 m² (Figura 13a), el 51.45% tiene una cobertura de 1.45-11.25 m² (Figura 13b) y el 47.57% de los individuos presenta una altura de 3.75 - 5.95 m (Figura 13c).

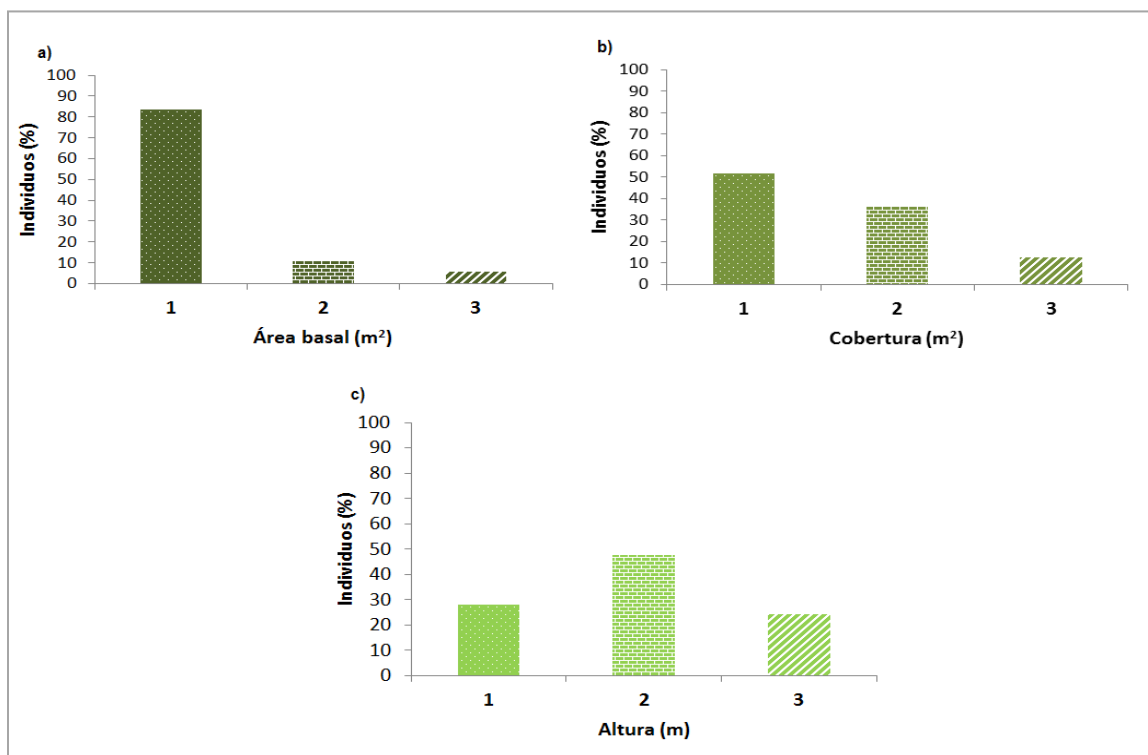


Figura 13. Gráfica de barras que muestran el porcentaje de individuos en cada categoría diamétrica; **a) área basal**, 1 = 0.007- 0.71 m², 2 = 0.72 - 1.43 m², 3 = 1.44 -2.87 m²; **b) cobertura** 1= 1.45-11.25 m², 2= 11.35 - 21.15 m² 3 = 21.25 - 40.95 m²; **c) altura**, 1 = 1.45 - 3.65 m, 2 = 3.75 - 5.95 m y 3 = 6.05-10.55 m.

Individuos con área basal grande (1.44 - 2.87 m²) presentan mayor cantidad de flores maduras (27.63%) (Figura 14a), e individuos con cobertura grande (21.25 - 40.95 m²), tienen mayor cantidad de frutos maduros (28.23%) (Figura 14b). Así mismo, individuos con mayor altura 6.05-10.55 m, muestran mayor porcentaje de flores maduras (26.28%) (Figura 14c). Entre las categorías de altura, se encontraron diferencias significativas en la producciones flores y frutos (k=9.27; P<0.05 flores y k=9.60; P<0.05 frutos) (Figura 14c), para las otras categorías diamétricas no se encontraron diferencias significativas (Apéndice 2).

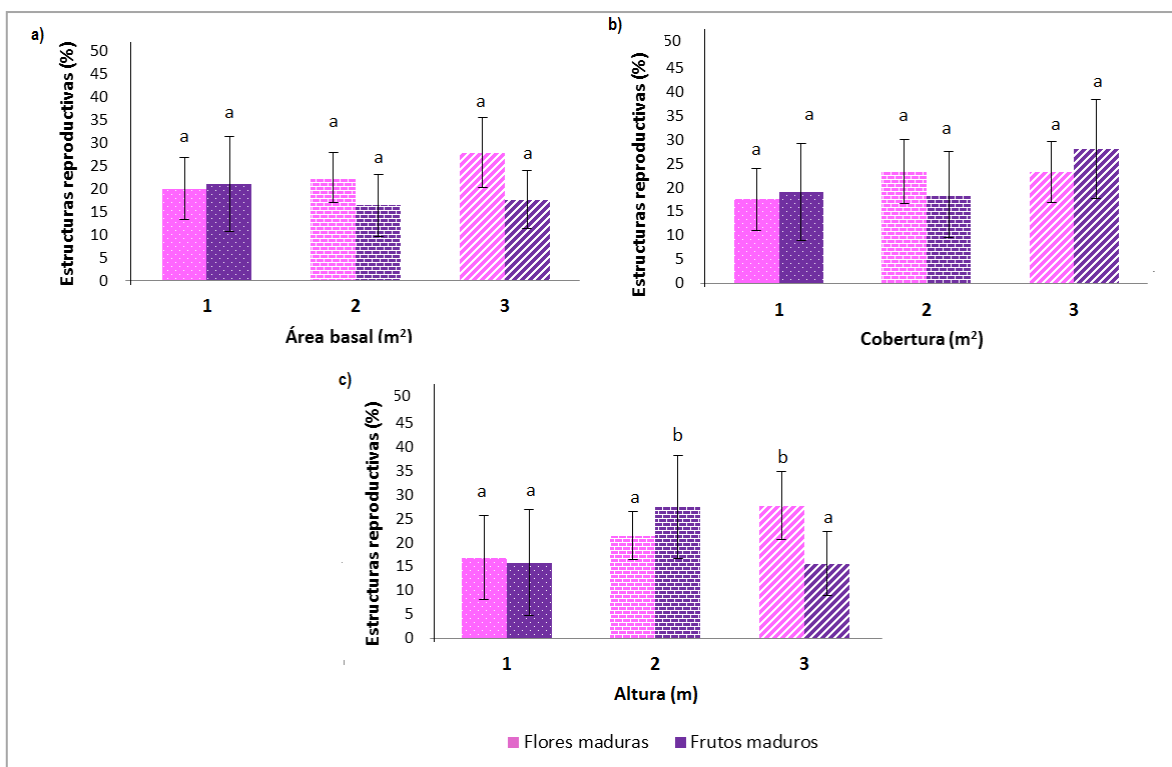


Figura 14. Gráfica de barras que muestran el porcentaje de estructuras reproductivas maduras producidas en cada categoría diamétrica ($\bar{x} \pm E$), **a) área basal**, 1 = 0.007- 0.71 m², 2 = 0.72 - 1.43 m², 3 = 1.44 - 2.87 m²; **b) cobertura** 1 = 1.45-11.25 m², 2 = 11.35 - 21.15 m², 3 = 21.25 - 40.95 m²; **c) altura**, 1 = 1.45 - 3.65 m, 2 = 3.75 - 5.95 m y 3 = 6.05-10.55 m.

hay una baja correlación entre variables diamétricas y la producción de flores y frutos, ya que no son significativos los coeficientes de correlación entre los porcentajes de flores y frutos con el área basal ($r_s = 0.08$ flores jóvenes, $r_s = 0.21$ flores maduras, $r_s = 0.13$ frutos jóvenes y $r_s < 0.01$ frutos maduros; $P > 0.05$), la cobertura ($r_s = 0.13$ flores jóvenes, $r_s = 0.24$ flores maduras, $r_s = 0.20$ frutos jóvenes y $r_s = 0.14$ frutos maduros; $P > 0.05$) y altura ($r_s = 0.11$ flores jóvenes, $r_s = 0.27$ flores maduras, $r_s = 0.20$ frutos jóvenes y frutos maduros $r_s = 0.12$; $P > 0.05$).

7.4 Relación de la fenología de flores con los factores abióticos

El porcentaje de flores aumenta a mayor apertura del dosel y cantidad de luz, ya que son significativos y positivos los coeficientes de correlación entre el porcentaje de flores con la apertura del dosel ($r_s = 0.69$ flores jóvenes, $r_s = 0.67$ flores maduras, $P < 0.05$) y la cantidad de luz ($r_s = 0.79$ flores jóvenes, $r_s = 0.43$ flores maduras; $P < 0.05$) (Figura 15 a, b, c y d). Así mismo, el porcentaje de flores aumenta a menor porcentaje de humedad del suelo, dado que el coeficiente de correlación entre estos porcentajes es significativo y negativo ($r_s = -0.74$ flores jóvenes, $r_s = -0.63$ flores maduras; $P < 0.05$) (Figura 15 e y f).

El porcentaje de flores tiene una baja relación con la temperatura y precipitación, dado que se obtuvieron coeficientes de correlación no significativos y positivos, entre los porcentajes de flores producidos, con los promedios de temperatura (flores jóvenes $r_s = 0.27$, flores maduras $r_s = 0.45$; $P > 0.05$) y precipitación ($r_s = -0.20$ flores jóvenes, flores maduras $r_s = 0.07$; $P > 0.05$).

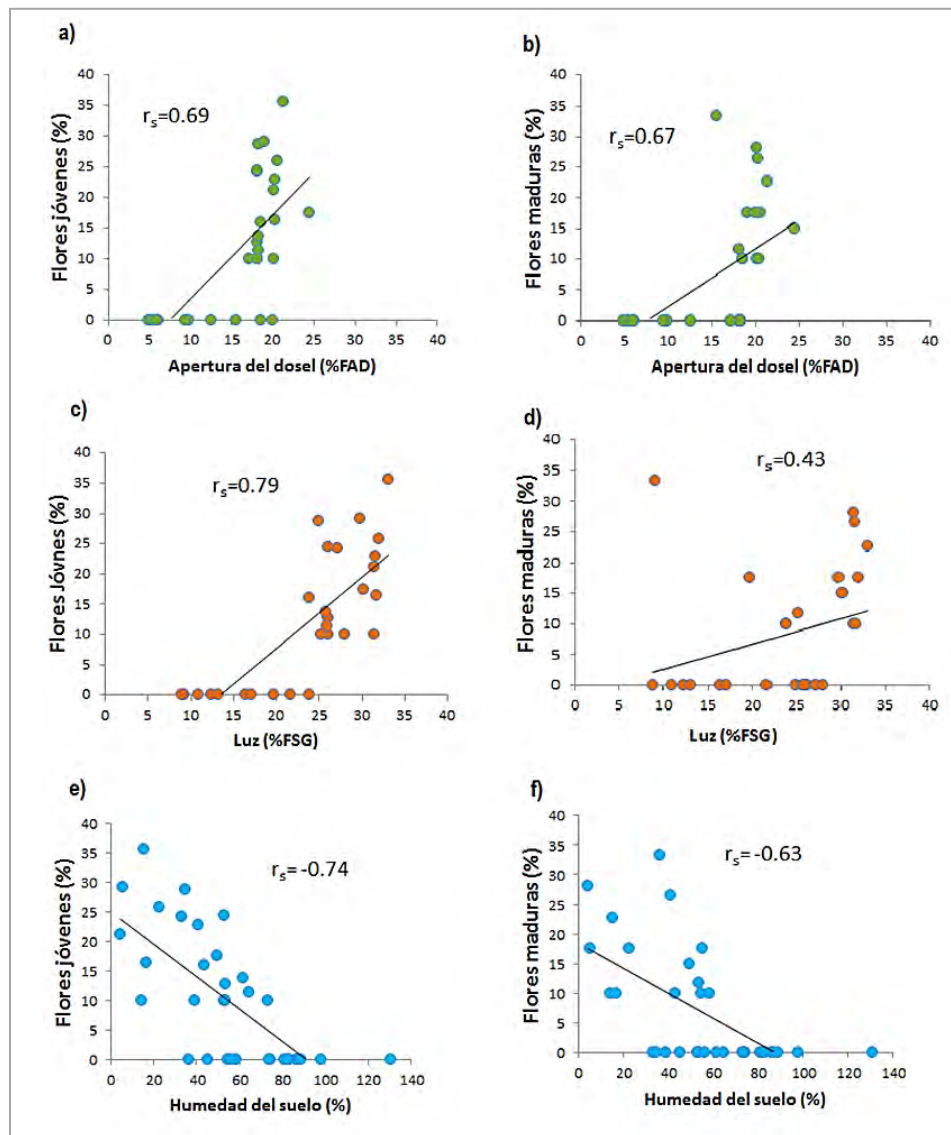


Figura 15. Se muestra los coeficientes correlaciones de Spearman (r_s) entre la producción de estructuras reproductivas con la apertura del dosel, cantidad de luz y humedad del suelo ($P < 0.05$).

En marzo cuando la temperatura alcanzó los 7.59 °C, se presentan flores maduras (20.44%); en el mes de mayo al registrarse la mayor temperatura (9.34 °C), la floración alcanza el máximo porcentaje (26.67%). La floración y la precipitación presentan un patrón diferente (Figura 16).

La floración comprende de marzo a junio y la precipitación aumenta notablemente de junio a septiembre. Los meses con valores más bajos de precipitación y temperatura, que comprenden de noviembre a febrero, coinciden con los meses de nula producción de flores maduras (Figura 16).

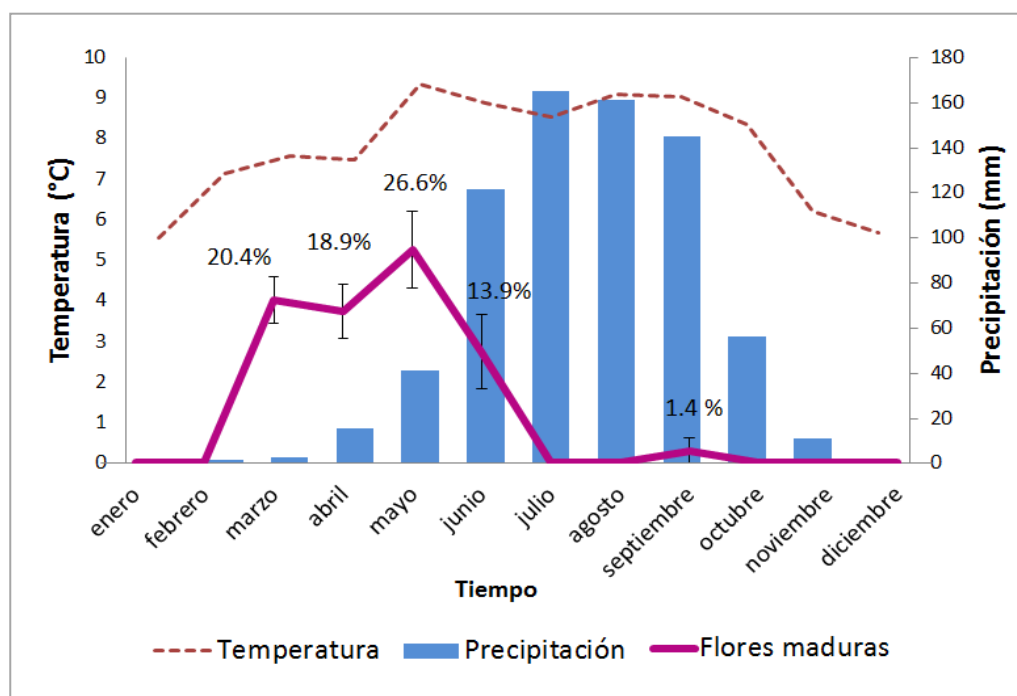


Figura 16. Se muestra la temperatura y precipitación mensual y en línea rosa los porcentajes de flores maduras producidas cada mes ($\bar{X} \pm EE$)

El porcentaje de luz aumenta en febrero (26.04% FSG) y la producción de flores maduras comienza un mes después en marzo (20.44%). A partir del mes de agosto cuando se reduce la cantidad de luz (22.86% FSG) la presencia de flores maduras decrece (Figura 17a).

En abril cuando se registró el menor porcentaje de humedad en el suelo (17.13%), se observó uno de los porcentajes más altos de flores maduras (18.91%). Así mismo, con el aumento del porcentaje de humedad en el suelo de septiembre a diciembre (78.54% - 81.50%), la presencia de flores se reduce hasta 0% (Figura 17b).

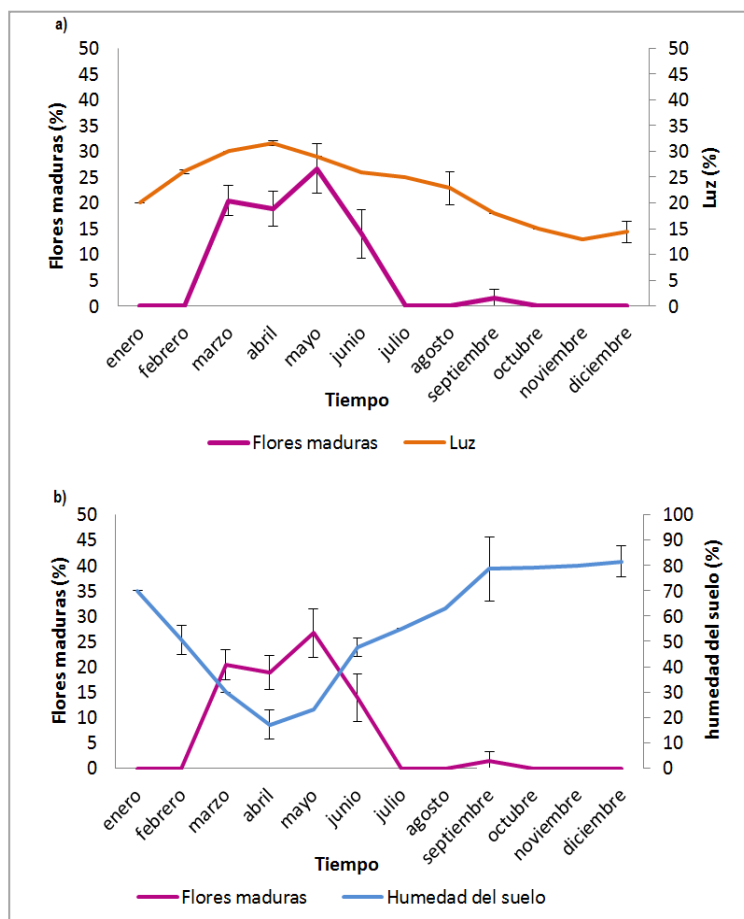


Figura 17. a) Cantidad de luz y porcentaje de flores producidas cada mes ($\bar{x} \pm EE$), b) Cantidad de humedad del suelo y porcentajes de flores maduras producidas cada mes ($\bar{X} \pm EE$).

7.5 Relación de la fenología de los frutos con los factores abióticos

El porcentaje de frutos aumenta, a mayor temperatura y precipitación, dado que se presentaron coeficientes de correlación significativos y positivos entre el porcentaje de frutos con los promedios de temperatura ($r_s = 0.85$ frutos jóvenes, frutos maduros $r_s = 0.82$; $P < 0.05$) (Figura 18 a y b) y precipitación ($r_s = 0.93$ frutos jóvenes, frutos maduros $r_s = 0.89$; $P < 0.05$) (Figura 18 c y d).

El porcentaje de frutos tiene una baja relación con la apertura del dosel, cantidad de luz y humedad del suelo, dado que se presentaron coeficientes de correlación no significativos y positivos, entre los porcentajes de frutos y los porcentajes de apertura del dosel ($r_s = 0.35$ frutos jóvenes, $r_s = 0.15$ frutos maduros; $P > 0.05$), cantidad de luz ($r_s = 0.10$ frutos jóvenes, $r_s = -0.16$ frutos maduros; $P > 0.05$) y humedad del suelo ($r_s = 0.01$ frutos jóvenes, $r_s = 0.06$ frutos maduros; $P > 0.05$).

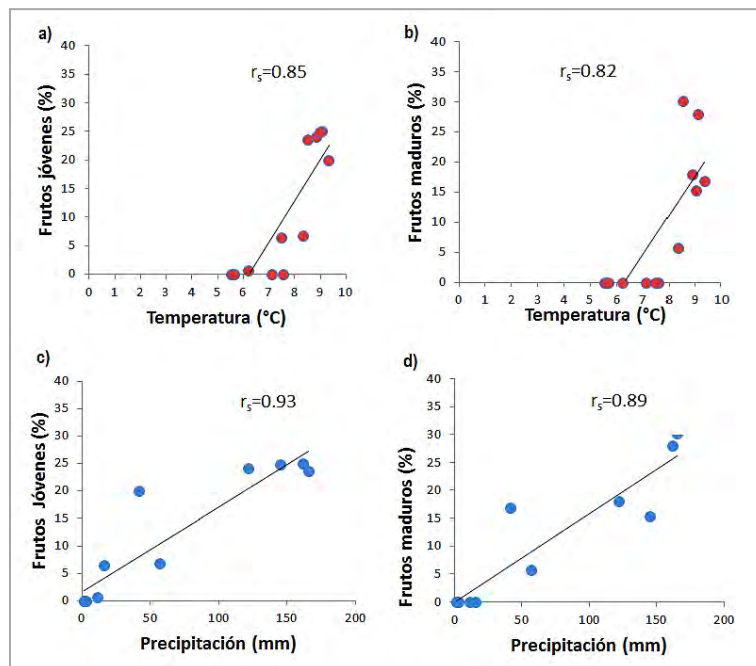


Figura 18. Se muestra los coeficientes correlaciones de Spearman (r_s) entre la producción de estructuras reproductivas con la temperatura y precipitación ($P < 0.05$).

Con relación a la temperatura y la presencia de frutos maduros su relación no es clara, sin embargo se observa un incremento en la presencia de frutos maduros cuando la temperatura alcanzó su valor más alto (9.39 °C) (Figura 19).

La presencia de frutos maduros, presenta una relación directa con la cantidad de precipitación, dado que se observa en la Figura 19, que en mayo cuando aumenta la precipitación (41.10 mm), hay presencia de frutos maduros (16.85%). El porcentaje de frutos alcanza su valor más alto el mes de julio 30.15% cuando la precipitación incrementa (165 mm). El mes de octubre disminuye la presencia de frutos maduros coincidiendo con una menor precipitación (Figura 19).

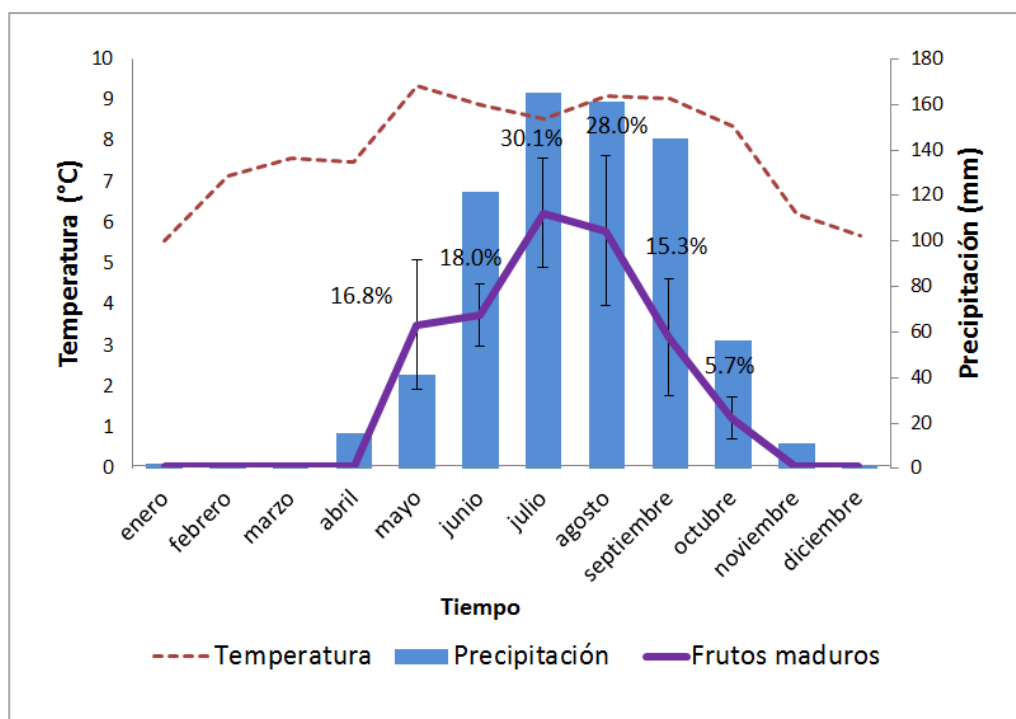


Figura 19. Se muestra la temperatura y precipitación mensual y en línea morada los porcentajes de frutos maduros producidos cada mes ($\bar{X} \pm EE$).

De febrero a abril se registró el mayor porcentaje de luz (26.04% - 31.55% FSG) y nula presencia de frutos maduros. De agosto a diciembre se observa una reducción de luz (22.86% - 14.35% FSG) y de producción de frutos maduros (28.00% - 0%) (Figura 20a).

El incremento en el porcentaje de humedad en el suelo en junio (47.53%) coincidió con el aumento de la producción de frutos maduros (18.01%). De septiembre a diciembre, cuando se registran los mayores porcentajes de humedad en el suelo (78.54% - 81.50%), la fructificación se reduce (15.32% - 0%) (Figura 20b).

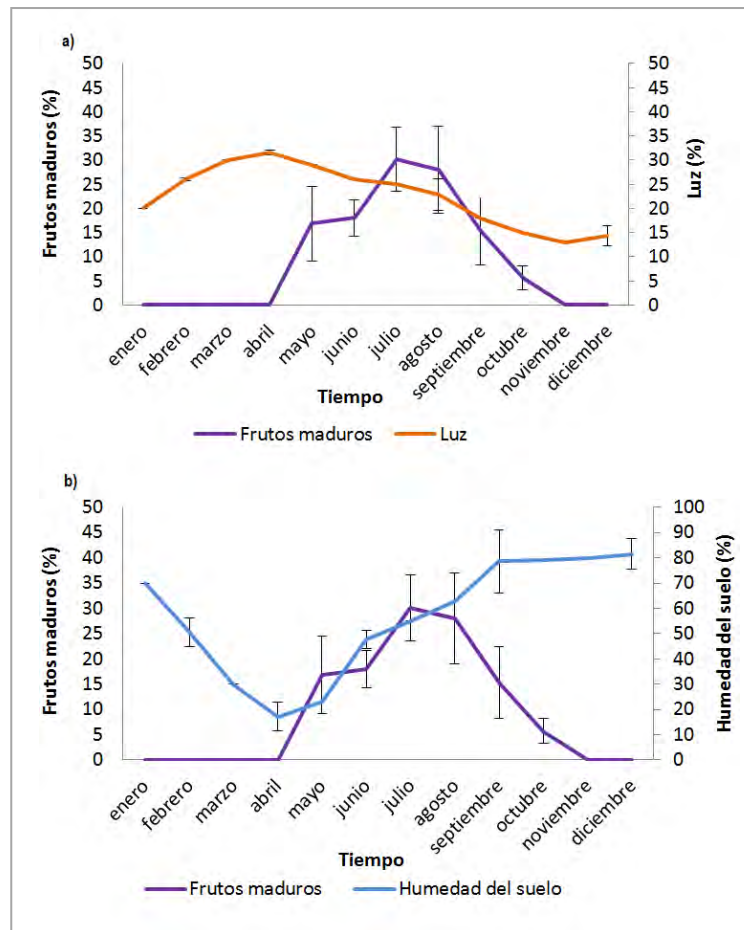


Figura 20. a) Cantidad de luz y porcentaje de frutos producidos cada mes ($\bar{x} \pm EE$), b) Cantidad de humedad del suelo y porcentajes de frutos maduros producidos cada mes ($\bar{X} \pm EE$).

7.6 Factores microambientales que se relacionan con la fenología reproductiva

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), mostró que el porcentaje de luz se relaciona en sentido positivo con la fenología de frutos del grupo 1, integrada por los individuos distribuidos en las parcelas 2 y 5. Así mismo, la cantidad de luz se relaciona en sentido negativo con la fenología reproductiva de las parcelas 1 y 3, que integran el grupo 2 (Figura 21).

La humedad relativa del suelo, la cantidad de materia orgánica (M.O.) y el nitrógeno (N), se relaciona en sentido positivo con la fenología de flores del grupo 2, estas propiedades químicas se relacionan en sentido negativo con la fenología reproductiva de frutos del grupo 1

El grupo 3 integrado por los individuos de las parcelas 4 y 7 no están relacionados directamente con ningún factor ambiental de los evaluados. Por lo que el fósforo (P), es un factor que no determina de manera directa la fenología reproductiva de *S. nigra* (Figura 21, Cuadro 3).

Cuadro 3. Resumen estadístico del Análisis de correspondencia sin Tendencia (DCA).

	Eje 1	Eje 2
Raíces características (valores “eigenvalores”)	0.071	0.039
Varianza explicada (%).	50.9	28.3
Varianza acumulada	50.9	79.2
Correlación de Pearson	1.000	1.00

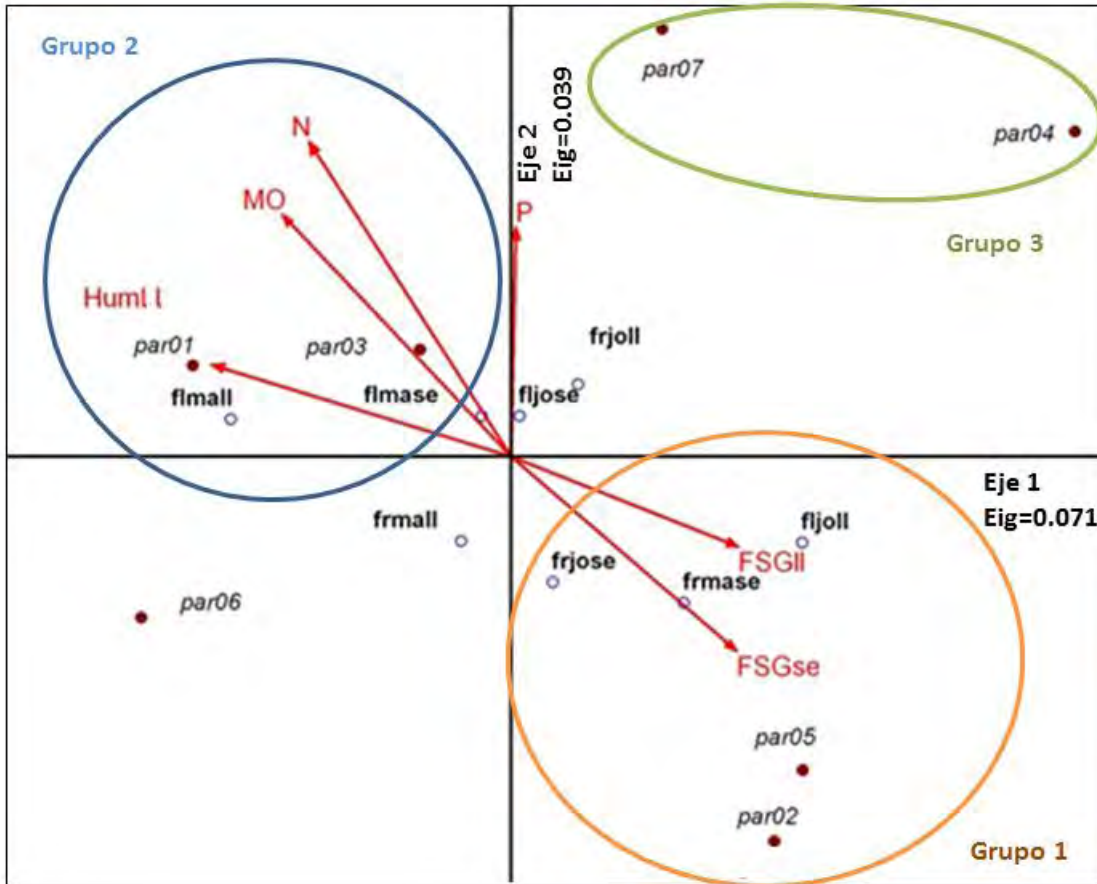


Figura 21. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la fenología reproductiva de *Sambucus nigra* y los factores abióticos en la época de secas y lluvias; par = parcela, fl=flores, fr=frutos, jo=jóvenes, ma=maduros, se= temporada de secas ll= temporada de lluvias. Huml I = humedad del suelo en lluvias, MO = materia orgánica, N =nitrógeno, P = fósforo, FSGII= factor de sitio global en la temporada de lluvias (cantidad de luz en la época de lluvias), FSGse = Factor de sitio global en la temporada de secas (cantidad de luz en la época de secas).

Fenología reproductiva y factores microambientales

En el grupo 1, presenta un patrón de floración de marzo a junio y de fructificación de mayo a octubre. En las parcelas de este grupo, el porcentaje de luz es constante durante todo el año ($25.34 \pm 7.09\%$ FSG) y es donde se presenta la mayor apertura del dosel ($17.39 \pm 5.92\%$ FAD). Cabe resaltar que los individuos de *Sambucus nigra* en este grupo presentan el mayor porcentaje de frutos maduros (julio 47.85%), así como el mayor índice de sincronización de frutos maduros ($Z=0.23$) (Figura 22a)

Los individuos del grupo 2, presenta un patrón de floración de marzo a junio y de fructificación de mayo a octubre. En este grupo, se presenta el mayor porcentaje de flores maduras (mayo 33.63 %) e índice de sincronización de flores maduras ($Z=0.22$). A medida de que la humedad en el suelo aumento en septiembre (97.20%), hay ausencia de flores; cuando se presenta valores bajos de humedad en el suelo en abril (17.01%), hay mayor porcentaje de flores maduras (24.06%), (Figura 22b).

De los tres grupos, las parcelas del grupo 2 tienen la mayor cantidad de humedad en el suelo ($60.42 \pm 3.426\%$), materia orgánica ($20.50 \pm 0.41\%$) y nitrógeno ($0.66 \pm 0.017\%$) (Figura 20 a, b y c). Además, se mostraron diferencias significativas para la cantidad de materia orgánica ($K=13.91$; $p<0.001$) (Figura 22 b) y el contenido de nitrógeno ($F_{1,215}=15.4$; $p<0.001$) (Figura 23 c). Cabe señalar que para otras propiedades químicas del suelo no hubo diferencias significativas (Apéndice 3).

Los individuos del grupo 3, presenta un patrón de floración de marzo a junio y de fructificación de mayo a agosto, siendo el grupo que tiene los menores porcentajes de estructuras reproductivas producidas en el año ($<21.71\%$) y los valores más bajos de sincronización de flores y frutos ($z=0.12$ flores y $z=0.07$ frutos) (Figura 19 c).

Por otro lado, en los tres grupos los valores promedio de humedad de suelo fueron de 46.76 %-60.42 %, materia orgánica de 16.20%-20.50%, nitrógeno

de 0.59%-0.66%, fósforo de 4-6 mg/Kg, pH de 5.5-5.7, conductividad eléctrica de 0.05 dS/m y potasio de 0.7-0.8 meq/100g (Figura 23, y Apéndice 4).

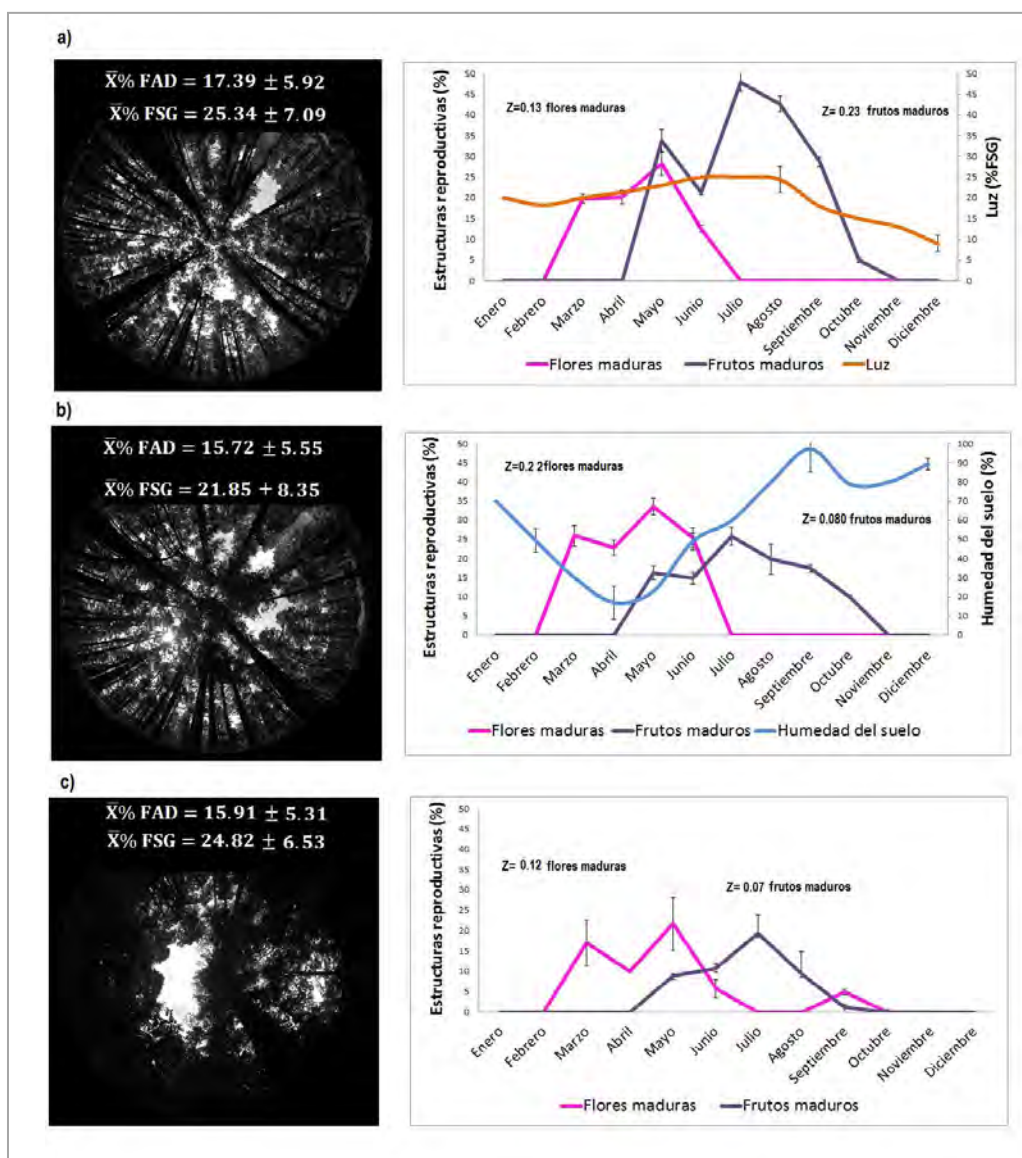


Figura 22. A la izquierda, fotografías hemisféricas con el promedio y desviación estándar de la apertura del dosel (%FAD) y cantidad de luz (%FSG) en cada grupo microambiental. Del lado derecho, gráficas que muestran el porcentaje de flores y frutos mensual en cada grupo microambiental ($\bar{x} \pm EE$). La gráfica a) presenta el porcentaje de luz mensual en el grupo1 y la gráfica b) presenta el porcentaje de humedad en el suelo mensual en el grupo 2 (Z= índice de sincronización).

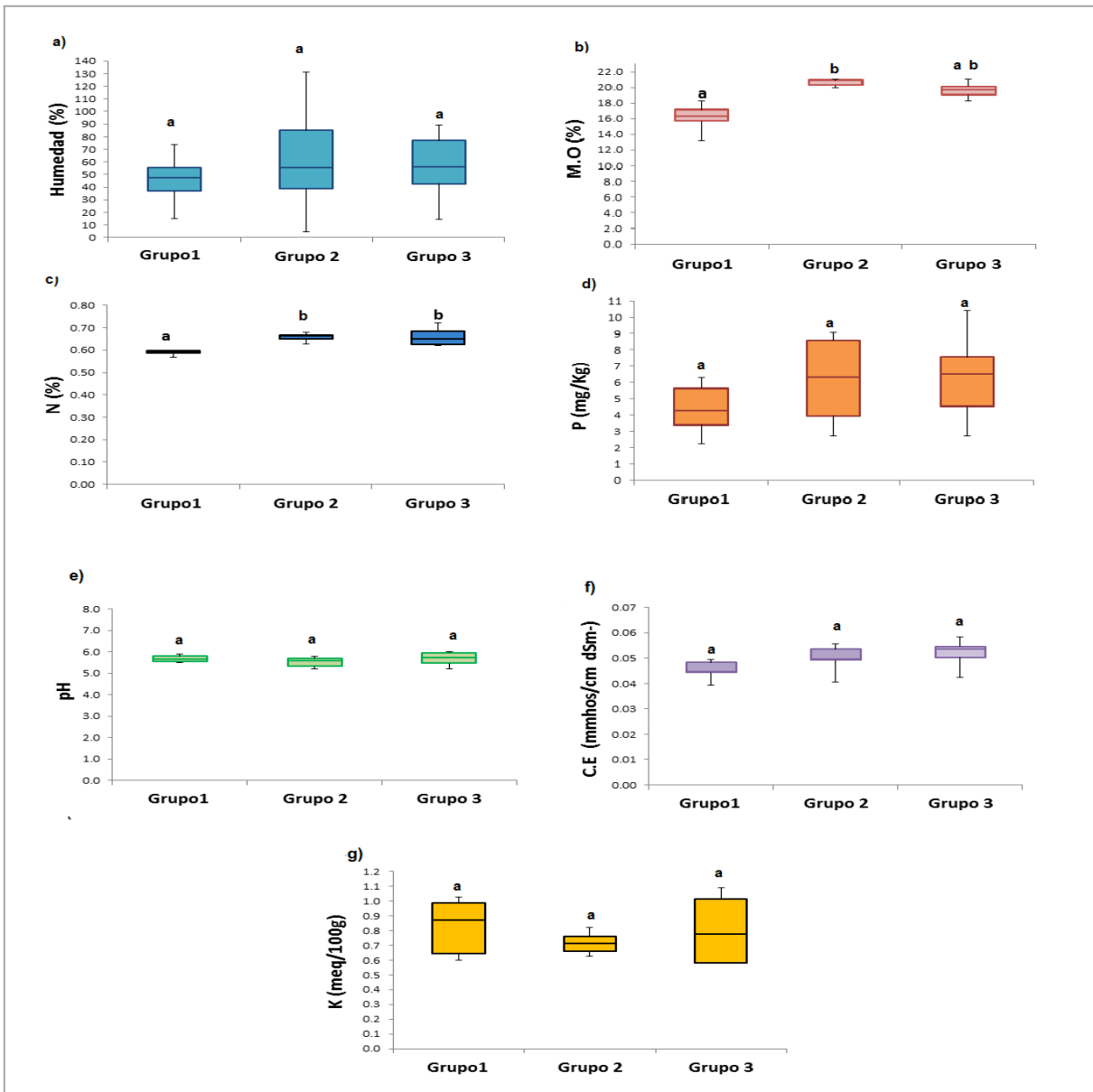


Figura 23. Cajas de bigotes, que muestran la media y los cuartiles de los tres grupos formados: a) humedad del suelo, b) materia orgánica (M.O), c) nitrógeno (N), d) fósforo (P), e) pH, f) Conductividad eléctrica (CE) y g) potasio (K). Letras distintas indican diferencias significativas.

8. DISCUSIÓN

8.1 La fenología reproductiva de *Sambucus nigra* y su relación con algunas variables diamétricas y factores ambientales

La presencia de flores y frutos maduros y su temporalidad, refleja las oportunidades de polinización y dispersión de las especies (Ratchke y Lacey, 1985). Así mismo de acuerdo a la clasificación de Gentry (1974) y Newstrom *et al.*, (1994), las fases fenológicas de floración de tipo cornucopia, que duran varias semanas y las fases de fructificación de más de 5 meses, las cuales son extendidas, tienen un tiempo amplio de oportunidades para la polinización de sus flores y la dispersión de sus frutos. En este estudio, *S. nigra* presentó un tiempo de floración de tipo cornucopia, ya que las flores maduras se presentan de marzo a junio y los frutos tienen un patrón extendido, ya que se observan de mayo a octubre. Por otro lado Augspurger (1981) y Ratchke y Lacey (1985), señalan que la sincronización media y alta de las fases de floración, favorecen la visita de polinizadores. En este estudio, el tiempo de floración de *S. nigra* tiene un índice de sincronización medio ($z=0.46$), sin embargo los frutos tienen un índice de sincronización bajo ($z= 0.239$), por lo que de acuerdo con estos autores, la fructificación con una índice de sincronización bajo, podría ser una estrategia adaptativa para minimizar la pérdida de frutos.

La biología reproductiva de las especies está relacionada directamente con la biomasa y la altura, ya que determinan los recursos que la planta le asigna a la reproducción (Westoby *et al.*, 2002; Dahlgren *et al.*, 2007). En este sentido Charnov (1982) propone, que la mayoría de las plantas cuando alcanzan tallas grandes, pueden destinar más recursos a la reproducción sin comprometer su supervivencia, ya que la asignación a la producción de flores y frutos, establece un “*trade off*” entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo (Elzinga *et al.*, 2007; Bolmgreen y Cowman, 2008). En este estudio, las variables diamétricas evaluadas (área basal, cobertura y altura) no presentaron una correlación significativa con la

producción de flores y frutos, no obstante, los individuos con categorías grandes de área basal y altura presentaron mayor porcentaje de flores maduras, por lo que, es probable, los individuos de mayor tamaño de *S. nigra* pueden destinar más recursos a la reproducción (Elzinga *et al.*, 2007; Bolmgreen y Cowman, 2008).

Así mismo, Individuos de *Sambucus nigra* con mayor cobertura, presentaron mayor porcentaje de frutos maduros, resultado que difiere a lo sugerido por Daubenmire (1972) y Bello (1994) quienes establecen que los eventos reproductivos, se favorece a menores coberturas como estrategia adaptativa, ya que los dispersores y el viento no tienen obstáculos hacia las flores frutos. Sin embargo, a mayor número de ramas, se pueden desarrollar más estructuras reproductivas, si las condiciones ambientales y fisiológicas de la planta son favorables (Taiz y Zeiger, 2010). Por otro lado, la presencia de individuos arbóreos jóvenes en los bosques, indica un recambio de edades y una buena regeneración (Kozlowski, 2002; Nyland, 2002). En el sitio de estudio la mayoría de los individuos de *S. nigra*, se encuentra dentro de las categorías chicas de área basal y cobertura, y en la categoría media de altura, por lo que se infiere la mayoría de los individuos son jóvenes.

De acuerdo a la relación de la fenología reproductiva con los factores abióticos, se ha encontrado en los bosques templados, que la fase reproductiva de las plantas tiene una relación directa con la estacionalidad de la precipitación (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés-Flores, 2010). En el bosque de *A. religiosa* de la CRM, *S. nigra* presenta flores durante la temporada seca del año y frutos durante la temporada de lluvia. Este resultado difiere a lo reportado por Díaz-López (datos no publicados), en el mismo bosque durante el 2010, en donde la especie presenta flores de forma recurrente tanto en la época de secas y lluvias, y a lo obtenido en Worcestershire en el Reino Unido de 1915 a 1931, en donde *S. nigra* produce flores y frutos durante la temporada de lluvias (Clark y Adames 1916–21; Clark *et al.*, 1922–23; Clark *et al.*, 1924–27; Clark *et al.* 1928–32; Atkinson y Atkinson, 2002). Estas discrepancias, pueden ser atribuidas a los años de estudio y a las diferencias de latitud, ya que frecuentemente la precipitación en

las zonas tropicales, se presenta de manera estacional y en las zonas holárticas es continua durante el año (Challenger, 1998; Borchert *et al.*, 2005; Cortés-Flores, 2010).

En el caso del desarrollo de frutos, Ramírez (2009) propone que los frutos carnosos como los de *S. nigra* presentan un alto contenido de agua, por lo que requieren de la disponibilidad de agua ambiental para su maduración. Esto coincide con lo reportado en este estudio, ya que el aumento de precipitación favorece el porcentaje de frutos. Además se ha encontrado que las especies con frutos carnosos son dispersadas preferentemente por animales, durante la estación lluviosa (Sobral-Griz y Machado, 2001).

La disponibilidad de agua para la planta, no se relaciona únicamente con los cambios de precipitación, ya que el suelo funciona como un almacén de humedad, por ello el conocer la relación de la fenología reproductiva con la humedad del suelo, permite entender los requerimientos hídricos de las plantas (Borchert, 1994b). En este estudio, el coeficiente de correlación entre porcentaje de humedad del suelo con el de frutos, no es significativo. Por lo que, la influencia del agua en el desarrollo de frutos puede ser una señal estacional y no depende de la humedad almacenada en el suelo (Ramírez, 2009; Borchert, 1994 b).

Para el desarrollo de flores, varios autores mencionan que las especies arbóreas de los bosques templados, florecen principalmente en la temporada de baja humedad (Ramírez-García y Nepomuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortes-Flores *et al.*, 2011; Cortes-Flores *et al.*, 2013), debido a que presentan un sistema radicular más profundo, en comparación con otras formas de crecimiento, que les permite absorber mayor cantidad de agua (Batalha y Martins, 2004; Cornejo-Tenorio, 2005; Cortés-Flores, 2010). Este estudio encontró que las condiciones de baja humedad, se relacionan con el incremento en el porcentaje de flores de *S. nigra*. En este sentido la época de floración en la temporada seca puede ser una estrategia adaptativa. Wright y van Schaik (1994), establecen que la floración en periodos secos coincide con las épocas de menores niveles de plagas. Así mismo,

la floración en la época seca puede favorecer la polinización, ya que las lluvias frecuentemente tienen un efecto destructivo en las flores y el polen (Janzen, 1967).

En relación a la variable temperatura, se ha reportado que el aumento de la temperatura favorece el desarrollo de flores en los bosques templados (Fitter *et al.*, 1995; De Cara, 2006; Cleland *et al.*, 2007). En este estudio, pese a que el porcentaje de flores de *S. nigra* no se correlaciona de forma significativa con la temperatura, en mayo cuando se registra la temperatura más alta (9.34°C), la mayoría de los individuos producen mayor cantidad de flores maduras (66%). Este resultado difiere a lo reportado en las especies arbóreas en un bosque templado de Michoacán, en donde se encontró, que el incremento en la floración se relaciona con bajas temperaturas (Cortés-Flores, 2010). Sin embargo, se ha reportado en las especies arbóreas de afinidad holártica, como *S. nigra* que la proporción de frutos aumenta a mayor temperatura (Lechowicz; 1995; Fitter *et al.*, 1995; Kramer *et al.*, 2000).

El fotoperiodo es un factor que influye en la evocación floral, ya que la mayoría de las plantas incrementan el número de flores en la temporada de primavera en la que el día es más largo y hay mayor cantidad de luz (van Schaik *et al.*, 1993; Günter *et al.*, 2008; Song *et al.*, 2013). Además, para las especies de plantas que viven en el sotobosque donde la luz es un recurso limitante, la apertura de claros del dosel permite la entrada de luz y favorece el desarrollo de estructuras reproductoras (Denslow, 1987; Valverde y Silvertown, 1997; Galloway y Burgess, 2012). En este estudio las condiciones de mayor apertura del dosel y cantidad de luz, favorecieron el incremento del porcentaje de flores de *S. nigra*. Wright y van Schaik (1994), proponen que la floración durante la época de mayor luz puede ser una estrategia adaptativa, ya que la asimilación fotosintética se lleva a cabo en las estructuras de crecimiento. Otros autores como Kilkenny y Galloway (2008), establecen que la floración en la época de mayor luz, puede favorecer las visitas de polinizadores, ya que es una época óptima para la actividad de muchos insectos.

Para el desarrollo de frutos Williams-Linera (2003), reportó en un bosque de niebla de Veracruz, de afinidad templada y fría, que la época de frutos de los arbustos no se relaciona con la apertura del dosel y la cantidad de luz, resultado que concuerda con este estudio, ya que no se encontró una relación significativa entre el porcentaje frutos de *S.nigra* con la cantidad de luz. Sin embargo se ha propuesto que las diferencias micro ambientales de luz pueden propiciar variabilidad en los tiempos de floración y fructificación entre individuos que crecen en un espacio cercano (Theodore, 1982; Lavey, 1990; Williams-Linera, 2003). En este estudio, el análisis microambiental mostró que el grupo uno que presenta la mayor cantidad de luz, tiene un mayor porcentaje de frutos maduros. El efecto de la luz en *S.nigra* a nivel microambiental, ya ha sido reportado en otros estudios, en los que se ha comprobado que el crecimiento vegetativo Gilbert, 1991; Kollmann y Reiner, 1996; Atkinson y Atkinson, 2002) y la distribución de la especie, se favorecen en áreas con mayor irradiación solar (Santibáñez-Andrade, 2009).

La distribución heterogénea de los recursos bióticos y abióticos de los bosques templados, favorece la distribución agregada de las plantas que habitan estos sitios (Couteron y Kokou, 1997; Chen y Bradshaw, 1999). La mayoría de los individuos de *S. nigra* en el bosque de *A. religiosa* se distribuyen de forma agregada. Este resultado concuerda a lo reportado por Santibáñez-Andrade (2009) en donde la autora establece, que las condiciones de luz, humedad y nutrientes del suelo son muy heterogéneas en el bosque de *Abies religiosa*.

El estudiar la fenología reproductiva de las malezas, como *S. nigra* a nivel microambiental, permite determinar sus estrategias de adaptación reproductiva y por lo tanto generar estrategias de manejo de esta especie en la comunidad (Baker, 1974; Harper; 1977; Primack, 1980; Navas; 1991; Munguía-Rosas *et al.*, 2011). Así mismo, las diferencias microambientales de las propiedades químicas del suelo, influyen de manera diferente, en la fenología reproductiva de las plantas (Nord y Lynch, 2009); por ejemplo se ha reportado el aumento del porcentaje de flores en suelos con mayor nitrógeno y humedad (Febles y Reyes, 1985; Borchert, 1994 b; Galen *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 2013).

En este estudio el grupo dos, que presenta los porcentajes más altos de flores, tiene los mayores porcentajes de nitrógeno, humedad y materia orgánica del suelo. La descomposición constante de la materia orgánica que presentan los bosques templados favorece el aumento del nitrógeno y la humedad, (Julca-Otiniano *et al.*, 2006). En el proceso de descomposición, los microorganismos liberan nitrógeno inorgánico (Pérez *et al.*, 2003), así mismo, la materia orgánica y las partículas finas del suelo (>20 µm), forman complejos organominerales que les permiten retener mayor humedad (Liebig *et al.*, 2004). No obstante, el aumento de la humedad en el suelo, favorece la descomposición y por lo tanto la acumulación de materia orgánica (Tang y Baldocchi, 2005).

De acuerdo al efecto del fósforo en la floración, el único reporte que se tiene en los bosques de México, es el de Valdez-Hernández *et al.*, (2010), quienes encontraron en un bosque tropical de Yucatán, que los aumentos de fósforo promueven el desarrollo de flores. Resultado que concuerda a lo encontrado en este trabajo, ya que el fósforo tiene una baja relación con la fenología reproductiva de *S. nigra*.

En relación a las otras propiedades químicas del suelo del bosque de *A. religiosa*, los resultados obtenidos en este estudio son muy semejantes a los reportados por Santibáñez-Andrade (2009) y a León-Gutiérrez (2011), excepto por los valores de conductividad eléctrica, ya que estos autores reportan valores de conductividad eléctrica de 0.34 y 2.7, y los obtenidos en el presente estudio, fueron de 0.05, por lo que la conductividad eléctrica y la salinidad en este suelo, es muy baja en comparación con otras zonas de este bosque.

8.2 *Sambucus nigra* maleza en el bosque de *Abies religiosa*

Pollard y Cussans (1976, 1981) establecen que *S. nigra* es una maleza en Inglaterra. Sin embargo la categoría de maleza de *S. nigra* en México es ambigua, ya que la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO (2013) la cataloga como maleza nativa y Villaseñor y Espinosa-García

(1998) no la incluye en el listado de malezas de México. Así mismo, la definición de maleza es ambigua, ya que ha sido empleada en áreas como la agricultura, la arboricultura urbana y la ecología (Nagase *et al.*, 2013; Zimdahl, 2013).

En relación con la fenología reproductiva de las malezas, se ha comprobado que sus patrones de floración y a fructificación tienen una gran plasticidad y variación en sus tiempos fenológicos (Griffith y Watson, 2006; Godoy *et al.*, 2009; Munguía-Rosas *et al.*, 2013). Por lo que se ha sugerido, estas plantas aprovechan de forma eficiente los recursos abióticos, para el desarrollo de estructuras reproductivas (Cunningham *et al.*, 2009; James *et al.*, 2010; Cleland *et al.*, 2012). Este estudio demuestra que la fenología reproductiva de *S. nigra* es variable, ya que difiere entre años y entre sitios en el bosque de *A. religiosa*, así como entre zonas holárticas y neotropicales. Así mismo, la fenología reproductiva de la especie, se correlaciona de manera significativa con los factores abióticos de precipitación, temperatura, cantidad de luz y características químicas del suelo.

El comportamiento invasivo puede presentarse en especies introducidas o nativas, en las cuales se haya alterado la dinámica ecológica de su hábitat (CANEI, 2010). Por ejemplo Kabuce y Priede (2006), reportan a *S.nigra* como especie invasora de varios sitios de Europa, continente en que la especie es catalogada como especie nativa (Hultén y Fries, 1986). No obstante, las especies introducidas, al tener una historia evolutiva distinta al de las especies nativas, pueden tener mayor éxito al colonizar nuevos hábitats (Sutherland, 2004). Respecto a esto Wolkovich y Cleland (2010), establecen en sus hipótesis del nicho vacante, que las especies introducidas invasoras tienen tiempos reproductivos distintos al de las especies nativas, por lo que pueden tener un mayor éxito reproductivo.

En este trabajo la mayor cantidad de frutos maduros de *S. nigra* se presenta en julio (30.15%), mes en el que se reduce la presencia de frutos en las especies nativas (Díaz –López, datos no publicados). La hipótesis de nicho vacante solamente se puede aplicar, si se toma en cuenta a Hultén y Fries (1986) quienes catalogan a *S. nigra* como especie introducida en América del norte. Sin embargo

CONABIO (2013) la cataloga como especie nativa de México. Estos resultados apoyan la idea de que *S. nigra* es una maleza indicadora de disturbio en el bosque de *A. religiosa*, no obstante se hace necesario el monitorio a largo plazo de la fenología reproductiva de esta especie y el análisis de otros atributos biológicos de la especie para catalogarla como maleza y como invasora. Además, se muestra la necesidad de revisar el estatus de origen de la especie.

9. CONCLUSIONES

El tiempo de producción de flores y frutos de *Sambucus nigra* en el bosque de *Abies religiosa* es extendido y presenta un índice de sincronización medio para la floración y bajo para la fructificación.

El patrón de fenología reproductiva de *S. nigra* es variable temporal y espacialmente en el bosque de *A. religiosa*, el cual difiere a lo reportado para la especie en los bosques templados holárticos y al de las especies arbóreas de los bosques de México.

Se incrementa el porcentaje de flores en épocas con mayor apertura del dosel, cantidad de luz, y menor humedad del suelo. Así mismo, la floración se incrementa en sitios con mayor cantidad de materia orgánica y nitrógeno del suelo.

El porcentaje de frutos aumenta en la época de mayor precipitación y temperatura, y en sitios con mayor cantidad de luz.

Este estudio apoya la idea de que *S.nigra* se comporta como maleza en el bosque de *A. religiosa*, ya que presenta atributos propios de las malezas como variación y plasticidad en sus tiempos reproductivos.

Para determinar a *S. nigra* como especie invasora del bosque de *Abies religiosa*, es necesario conocer otras características biológicas de la especie, como la viabilidad de las semillas, el tiempo de germinación, la dinámica de la reproducción vegetativa, entre otras.

11. LITERATURA CITADA

- Álvarez, K. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el bosque de Los Dinamos, área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 127 pp.
- Amasino, R. 2010. Seasonal and developmental timing of flowering. *The Plant Journal*, **61**: 1001-1013.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hilbanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, **62**:755-88.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**: 257-267.
- Auld, J. R., A. A. Agrawal y R. A. Relyea, 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**(1681): 503-511.
- Atkinson, M. D. y E. Atkinson. 2002. *Sambucus nigra* L. *Journal of ecology*, **90**(5): 895-923.
- Ávila-Akerberg, V. 2002. La vegetación de la Cuenca Alta del Río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 86 pp.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual review of ecology and systematics*, **5**: 1-24.
- Barnes, B.V., D.R. Zak, S. Denton y S.H. Spurr. 1998. *Forest Ecology*, 4th Edition. John Wiley y Sons, New York, New York. pp. 63-93.
- Barnola, P. 1972. Étude expérimentale de la ramification basitome du sureau noir (*Sambucus nigra* L.). *Annals des Sciences Naturelles*, **12** (139): 369-400.
- Barrett, S. C., R.I. Colautti y C.G. Eckert. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, **17** (1): 373-383.
- Bates, R.G. 1964. *Determination of pH: theory and practice*. John Wiley, New York, NY, USA.
- Batalha, M. A. y F.R. Martins. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, **52**(2): 149-161.
- Bello-González, M. A. 1994. Fenología y biología del desarrollo de cinco especies de *Quercus* en Paracho y Uruapan, Michoacán. *Ciencia Forestal*, **75**: 3-40.
- Bishop, J. G. y D.W. Schemske. 1998. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology*, **79** (2): 534-546.
- Bolli, R. 1994. Revision of the genus *Sambucus*. *Dissertationes Botanicae*, **223**: 1-227.

- Bolmgren, K. y P. Cowan. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, **117**: 424–9.
- Borchert, R. 1994 a. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees*, **8**:198–204.
- Borchert, R. 1994 b. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. **75**(5):1437-1449.
- Borchert, R., K. Robertson, M.D. Schwartz y G. Williams-Linera. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology*, **50**(1):57-65.
- Bremner, J.M. 1965. Total nitrogen. En: Black, C.A. (eds.). *Methods of soil analysis*. vol. 2. American Society of Agricultural, USA. pp. 1149–1178.
- Bugarín- Montoya., A. Galvis-Spinola, A. Hernández-Mendoza y D. García-Paredé. 2007. Capacidad amortiguadora y cinética de liberación de potasio en suelos. *Agricultura técnica en México*, **33**(1): 73-81.
- Bullock, S. H., J.H. Beach y K. Bawa. 1983. Episodic Flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. *Ecology*, **64**:851-861.
- Bullock, S.H. y J.A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, **22**: 22 – 35.
- CANEI (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras). 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México: prevención, control y erradicación. CONABIO-CONANP-SEMARNAT. México, DF.
- Canham, C.D., J.S. Denslow, W.J. Platt, J.R. Runkle, T.A Spies y P.S. Blanco. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **20** (5): 620-631.
- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara-Sada. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada: Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. Volumen II. México. pp. 27-78.
- Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán. México. *Forest Ecology and Management*, **182**:387–402.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus semanni* Lieb. (Fagaceae) en Cartago. Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **39**:243-248.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de ecosistemas terrestres de México*. Pasado, presente y futuro, Comisión Nacional Para la Conservación y uso de la Biodiversidad, México, D.F. 847 pp.
- Charnov, E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton, Princeton University Press. 355 pp.

- Chen, J. y G. A. Bradshaw. 1999. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce–fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management*, **120**:219–233.
- Cleland, E.E., I. Chuine, A. Menzel, H.A. Mooney y M.D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **22** (7): 357–365.
- Clark, J.E. y H.B. Adames, H.B. 1916–21. *Report on the phenological observations in the British Islands from December 1914 to November 1915*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 42, 233–265. Subsequent Annual. Reports, 43, 285–316; 44, 191–214; 45, 285–309; 46, 407– 430; 47, 217–250.
- Clark, J.E., H.B. Adames y I.D. Margary. 1922–23. *Report on the phenological observations in the British Islands from December 1920 to November 1921*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 48, 293–327. Subsequent Annual. Report, **49**:239–273.
- Clark, J.E., I.D. Margary y R. Marshall. 1924–27. *Report on the phenological observations in the British Islands from December 1922 to November 1923*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 50, 222–322. Subsequent. Annual Reports, 51, 293–335; 52, 277–320; 53, 241– 293.
- Clark, J.E., I.D. Margary, R. Marshall y C.J.P. Cave. 1928–32). *Report on the phenological observations in the British Isles from December 1926 to November 1927*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 54, 203–256. Subsequent Annual Reports, 55, 215–271; 56, 207–270; 57, 345–403; 58, 321–376.
- Cleland, E. E., L. Larios y K. N. Suding. 2012. "Strengthening invasion filters to reassemble native plant communities: soil resources and phonological overlap." *Restoration Ecology*. **21** (3): 390-398.
- CONABIO-SEMARNAT. 2009. *Cuarto Informe Nacional de México al Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México D.F. 190 pp.
- CONABIO 2013 (Vibrans H. 2005). Malezas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. En línea:<www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm> (consultado 19 de diciembre 2013).
- Cornejo-Tenorio, G. 2005. Fenología reproductiva de la flora del cerro Altamirano, reserva de la biosfera mariposa monarca, México. *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Michoacán, Morelia. 76 pp.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América*, **32**(7): 445-452.
- Cortés-Flores, J. 2010. Fenología reproductiva y síndromes de dispersión en la flora de un bosque templado de Michoacán, México. *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Michoacán, Morelia. 78 pp.
- Cortés-Flores, J., G. Cornejo-Tenorio e G. Ibarra-Manríquez. 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque Neotropical. *Interciencia*, **36**:608-613.

- Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management*, **289**: 445-454.
- Couteron, P. y K. Kokou. 1997. Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology*, **132**: 211–227.
- Crimmins, T.M., M. A. Crimmins y C.D. Bertelsen. 2010. Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology*, **98**:1042–1051
- Cunningham, D. C., S.C. Barry, G. Woldendorp y M.B. Burgess. 2004. A Framework for Prioritizing Sleeper Weeds for Eradication. *Weed Technology*, **18**:1189-1193.
- Dahlgren, J.P., H. von Zeipel y J. Ehrlén. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany*, **94**:1570-1576.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *The Journal of Ecology*, **60**:147-170.
- Debussche, M. y P. Isenmann, P. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, **69**:414–426.
- De Cara, J.A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid España. *Revista Ambienta*, **53**: 64-70.
- Deen, W., T. Hunt y C. Swanton. 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed science*, **46**:555-560.
- Delgadillo-Durán, E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena. *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias. México D.F. 82 pp.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 431-451.
- DeWitt, T.J. y S.M. Scheiner. 2004. *Phenotypic plasticity*. New York: Oxford University Press.
- Dobler-Morales, E. 2010. Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 50 pp.
- Donohue, K., L. Dorn, C. Griffith, E.S. Kim, A. Aguilera, C.R. Polisetty y J. Schmitt. 2005. Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution*, **59**: 740–757.
- Dorji, T., S.R. Totland-Moe, K.A. Hopping, J. Pan y J.A. Klein. 2013. Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, **19**: 459–472.

- Dose, V. y A. Menzel . 2006. Bayesian correlation between temperature and blossom onset data. *Global Change Biology*, **12**:1451–1459
- Dubé, P.A., L.P. Perry y M.T. Vittum. 1984. *Instructions for Phenological observations: Lilac and honeysuckle*. Vermont Agricultural Experiment Station Bulletin 692. University of Vermont, Burlington.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **41**: 59-80.
- Ehrenfeld, J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, **6**:503–523.
- Elzinga, J.A., A. Anne Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis y G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**: 432-439.
- Febles, H. y J. Reyes. 1985. *Influencia de diferentes contenidos de humedad en el suelo sobre floración, rendimiento y calidad del fruto de árboles adultos de naranjo Valencia*. Instituto de Ciencia Agrícola, La Habana, Cuba.
- Fernández E., A., F. Uribe, I. Ramírez, B. Apolinar y A. Vázquez. 2002. *Evaluación del avance de la mancha urbana sobre el área natural protegida de la Cañada de los Dinamos*. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. Gaceta Ecológica. No. 62. México, D. F. México. pp. 56–67.
- Fitter, A.H., R.S.R. Fitter, I.T.B. Harris y M.H. Williamson. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in Central England. *Functional Ecology*, **9**:55-60.
- Forrest, J.y A.J. Miller-Rushing. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Biological Sciences*, **365**: 3101–3112.
- Fournier, L.A. y C. Charpentier. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia*, **7**(25): 13-20.
- Frankie, G., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**: 881-919.
- Frazer, G. W., C.D. Canham y K.P. Lertzman.1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 36 pp.
- Frazer, G. W., C.D. Canham y K.P. Lertzman.2000. Gap Light Analyzer (GLA), version 2.00: Image processing software to analyze true-colour, hemispherical canopy photographs. *Bulletin of Ecological Society of America*, **81**: 191-197.

- Friedel, M. H., D. J. Nelson, A. D. Sparrow, J.E. Kinloch y J.R. Maconochie. 1993. What induces Central Australian arid zone trees and shrubs to flower and fruit?. *Australian Journal of Botany*, **41**:307–319.
- Galeana-Pizaña, J. M., N. Corona- Romero y J.A. Ordóñez-Díaz. 2009. Análisis dimensional de la cobertura vegetal-uso de suelo en la Cuenca del Río Magdalena. *Ciencia forestal en México*, **34**(105): 135-156.
- Galen. C., R.A. Sherry y A.B. Carroll. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, **118**: 461–470.
- Galliot, C., M.E. Hoballah, C. Kuhlemeier y J. Stuurman. 2006. Genetics of flower size and nectar volume in *Petunia* pollination syndromes. *Planta*, **225**: 203–212.
- Galloway, L. F. y K.S. Burgess. 2012. Artificial selection on flowering time: influence on reproductive phenology across natural light environments. *Journal of Ecology*, **100** (4): 852-861.
- García de Miranda, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen 2ª ed.* UNAM. México. 246 pp.
- Getty, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**:64-68.
- Gilbert, O.L. 1991. *The Ecology of Urban Habitats*. Chapman and Hall, London, UK.
- Godoy, O., D.M. Richardson, F. Valladares, F y P. Castro-Díez. 2009. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of Botany*, **103**(3): 485-494.
- Gómez, L. y J.B.C. Sánchez y F. Hernández. 2004. *Boletín metrológico (1963-2003) Promedios mensuales. Observatorio del Colegio de Geografía*. Facultad de Filosofía y Letras. Colegio de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. www.filos.unam.mx/Observatorio.
- Griffith, T. M. y M.A. Watson. 2006. Is evolution necessary for range expansion? Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range. *The American Naturalist*, **167**(2): 153-164.
- Griz, L.M.S. y I.C.S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. **17**: 303-321.
- Günter, S., B. Stimm, M.Cabrera, M.L. Diaz, M. Lojan, E.Ordoñez, M. Richter y . I Weber. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology*. **24**: 247-258.
- Hammer, O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontology Electronica* 4(1): 9 pp. statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. Londres, RU. 892 pp.

- Hultén, E. y M. Fries. 1986. *Atlas of North European Vascular Plants North of the Tropic of Cancer*. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- Huxley, P.A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. En: Huxley, P.A. y K.E (eds.). *Plant research and agroforestry*. International Council for Research in Agroforestry. Kenia Nairobi. pp. 503-525.
- Ibarra-Manríquez, G. B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotropica*, **23**: 242-254.
- INEGI. 2004. Guía para la interpretación de cartografía edafología, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
http://www.inegi.org.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/geografia/publicaciones/guias-carto/edafo/EDAFI.pdf (consultado el 19 de diciembre 2013).
- INEGI. 2005. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso el suelo y vegetación: escala 1: 250 000. Serie III (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Aguascalientes.
- Jackson, M.L. 1982. *Análisis químicos de suelos*. Ediciones Omega S.A., Barcelona España. pp. 190-232.
- James, J. J., R. E. Drenovsky, T. A. Monaco y M. J. Rinella. 2010. Managing soil nitrogen to restore annual grass-infested plant communities: effective strategy or incomplete framework?. *Ecological Applications*, **21**:490–502.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, **21** (3), 620-637.
- Jujnovsky, J. 2003. Las unidades de paisaje en la cuenca alta del Río Magdalena, D.F., México base fundamental para la planificación ambiental. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. México D.F. 77 pp.
- Jujnovsky, J. 2006. Servicios ecosistémicos relacionados con el recurso agua en la cuenca del Río Magdalena, Distrito Federal, México. *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias. México D.F. 70 pp.
- Jujnovsky, J. 2012. Propuesta para la evaluación del servicio ecosistémico de provisión de agua: El caso de la Cuenca del río Magdalena, México D.F. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 122 pp.
- Julca-Otiniano, A., L. Meneses-Florián, R. S. Blas-Sevillano y Bello-Amez. 2006. La materia orgánica, importancia y experiencia de su uso en la agricultura. *IDESIA*, **24**:49-61.
- Kabuce, N. y N. Priede. 2006: NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Sambucus nigra*. – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species - NOBANIS www.nobanis.org.
- Kilkenny, F. F. y L.F. Galloway. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia*, **155**(2): 247-255.

- Knudsen, D., G. A. Peterson y P. F. Pratt. 1982. Lithium, sodium and potassium. En: Page, A.L., R.H. Miller y D.R. Keeney (Eds.). *Methods of soil analysis. Chemical and microbiological properties*. Part 2. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, WI. pp. 225-246.
- Kochmer, J.P. y S.N. Handel 1986. Constraints and Competition in the Evolution of Flowering Phenology. *Ecological Monographs*, **56**:303–325.
- Kollmann, J. y S.A. Reiner. 1996. Demandas de Luz de plántulas de arbustos y matorrales en su establecimiento. *Flora Silvestres (Jena)*, **191**(2): 191-200.
- Kozlowski, T.T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, **158**(1): 195-221.
- Kramer, K., I. Leinonen y D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forest ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, **44**: 67–75.
- Kudo, G. 1993. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *The American Journal of Botany*, **80**: 1300–1304.
- Lacey, E.P. 1996. Parental effects in *Plantago lanceolata*. I. A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects. *Evolution*, **50**: 865–878.
- Lacey, E. P., D. A. Roach, D. Herr, S. Kincaid y R. Perrott. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology*, **84**:2462–2475
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 4th ed., Springer, Heidelberg, Germany.
- Levey, D.J. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understory tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 409–420.
- Lechowicz, M. J. 1995. Seasonality of flowering and fruiting in temperate forest trees. *Canadian Journal of Botany*, **73**(2):175-182.
- León-Gutiérrez, J, D. 2011. Distribución espacial de las propiedades físico-químicas del suelo, y su relación con diferentes variables ambientales en los bosques de *Pinus Hartwegii* y *Abies religiosa*, en la Cuenca del Río Magdalena, D. F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 118 pp.
- Lieberman, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology*, **70**:791-806.
- Liebig, M. A., D. L. Tanaka y B. J. Wienhold. 2004. Tillage and cropping effects on soil quality indicators in northern Great Plains. *Soil and Tillage Research*, **78**: 131-141.
- Lieth, H. 1974. Purpose of a phenology book. En: Lieth, H. *Phenology and seasonality modeling*. Ecological studies. Vol.8. Springer, Berlin. pp. 3-19.

- Lim, T.K. 2012. *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants: Volume 4, Fruits (Vol. 4)*. Springer.
- Lugo-Hubp, J. 1989. *Diccionario geomorfológico, México*. Instituto de Geografía, Coordinación de Ciencia y Tecnología. 337 pp.
- Mantovani, M., A.R. Ruschel, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski y R.O. Nodari. 2003. Fenología reproductiva de especies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, **27**: 451-458.
- Matteucci, D. S. y A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 168 pp.
- McCune, B, Mefford MJ. 2006. PC-ORD. multivariate analysis of ecological data. Version 5.10. Gleneden Beach, Oregon EUA: MJM Software.
- Memmott, J., P.G. Craze, N.M. Waser y M.V. Price. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, **10**:710–717.
- Mendez, M. y A. Diaz. 2001. Flowering dynamics in *Arum Italicum* (Araceae): Relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation. *American Journal of Botany*, **88**:1774-1780.
- Morin, P. J. 1999. *Community ecology*. Malden, MA: Blackwell Science, Inc.
- Mostacedo, B. y T.S.Fredericksen. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Santa Cruz, Bolivia: Editora El País. 87 pp.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York. Wiley. 547 pp.
- Munguía-Rosas, M. A., J. Ollerton, V. Parra-Tabla y J. A. De-Nova. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters*, **14**(5): 511-521.
- Munguía-Rosas, M. A., V. Parra-Tabla y S. Montiel. 2013 "Extreme variation in the reproductive phenology of the weed *Ruellia nudiflora*." *Weed Research*, **53**(5): 328–336.
- Nagase, A., N. Dunnett y M. S. Choi. 2013. Investigation of weed phenology in an establishing semi-extensive green roof. *Ecological Engineering*, **58**: 156-164.
- Navas, M.L. 1991. Using plant population biology in weed research : a strategy to improve weed management. *Weed Research*, **31**:171-179.
- Newstrom, L. E., G.W.Frankie y H.G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, **26**:141-159.
- Nord, E. A. y J. Lynch. 2009. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *Journal of Experimental Botany*, **60**(7):1927-1937.
- Nyland, R.D. 2002. *Silviculture concepts and applications*. New York, USA. McGraw-Hill. 631 pp

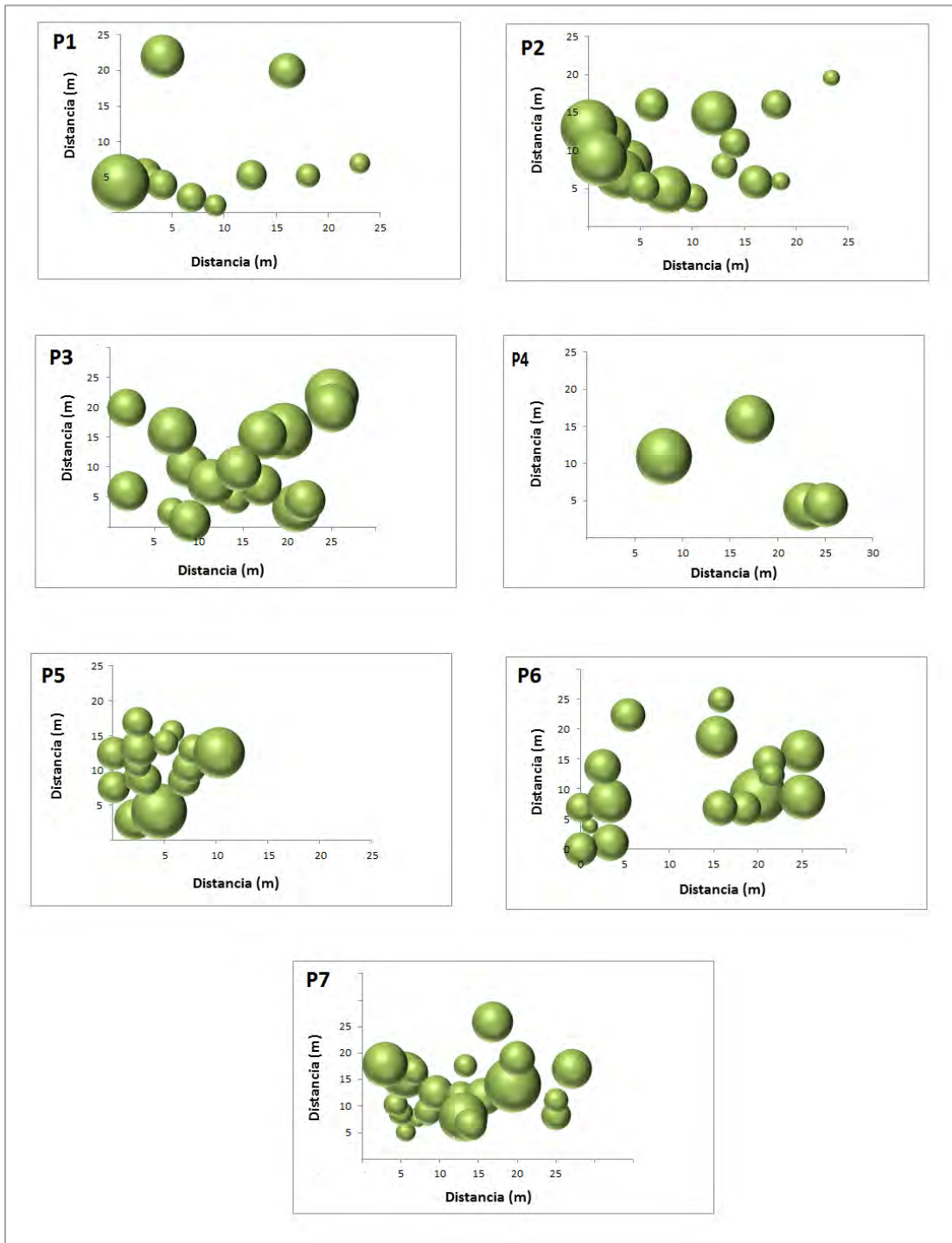
- Olsen, O., R.V.Cole, F.S. Watanabe y C.A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium bicarbonate. U. S. Dept. Agr. Circ. USA. 939–943 pp.
- Palacio-Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velázquez, J. F. Mas, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna, G. Gómez, J. López, M. Palma, I. Trejo, A. Peralta, J. Prado, A. Rodríguez, R. Mayorga y F. González. 2000. *La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Nacional Forestal 2000*. Boletín del Instituto de Geografía de la UNAM, **43**:183–203.
- Penuelas, J., J. Filella y P. Comes. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **8**: 531–544.
- Parachnowitsch, A. y C. M. Caruso. 2008. Experimental evidence that a pre-dispersal seed predator, not pollinators, exerts selection on floral traits. *Ecology*, **89**(7): 1802-1810.
- Pérez, C., M. Carmona y J. Armesto. 2003. Non-Symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forest of Chiloé island, Chile: A comparison with other temperate forest. *Gayana Botánica*, **60**: 25-33.
- Pico, F.X. y J. Retana. 2000. Temporal variation in the female components of reproductive success over the extended flowering season of a Mediterranean perennial herb. *Oikos*, **89**: 485–492.
- Pizarro-Hernández, C. 2012. Relación del banco y lluvia de semillas con la estructura vegetal del bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, D. F. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. México D.F. 77 pp.
- Pollard, F. y G.W. Cussans. 1976. The influence of tillage on the weed flora of four sites sown to successive crops of spring barley. Proceedings of the 1976 British Crop Protection Conference, *Weeds*, **3**:1019–1028.
- Pollard, E., M.D.Hooper y N.M. Moore. 1974. *Hedges*. Collins, London, UK.
- Pollard, F. y G.W. Cussans, G.W. 1981. The influence of tillage on the weed flora in a succession of winter cereal crops on a sandy loam soil. *Weed Research*, **21**: 185–190.
- Preuhler, T., A. Bastrup-Birk y E. Beuker. 2006. *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests Part IX Phenological Observations*. United Nations Economic Commission for Europe Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests. Consultada el 17 de diciembre del 2013, (<http://www.metla.fi/eu/icp/phenology/manualpheno.pdf>).
- Primack, R.B.1980.Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology*, **68**:849–862.
- Programa Universitario de Estudios sobre la Ciudad (PUEC-UNAM) (2008) Propuesta línea de acción para el Plan Maestro de la Cuenca del río Magdalena: 5.1.2 Instrumentos transversales de la participación social. En: Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento Sustentable de la Cuenca del río Magdalena. SMA-GDF, UNAM.
- Ramírez-García, J.A. y F. Nepamuceno-Martínez. 1986. Fenología de tres especies de coníferos de la región de Los Altos de Chipas. *Ciencia Forestal*, **60**:21-50.

- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the central plain of Venezuela. *American Journal of Botany*, **89**(5): 836-842.
- Ramírez, N. 2009. Correlaciones entre la fenología reproductiva de la vegetación y variables climáticas en los altos llanos centrales venezolanos. *Acta Botánica Venezuelica*, **32**(2):333–362.
- Reynolds, S.G. 1970. The gravimetric method of soil moisture determination, I: A study of equipment and methodological problems. *Hydrology*, **11**:258–273.
- Rackham, O. 1986. *The History of the Country side*. J.M. Dent, London, UK.
- Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of ecology and Systematics*, **16**: 179-214.
- Reich, P.B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**: 61-74.
- Richardson, D. M. y P. Pyšek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**(3), 409-431.
- Richardson, A.D., D.Y. Hollinger, D.B. Dail, J.T. Lee, J.W. Munger y J. O'Keefe. 2009. Influence of spring phenology on seasonal and annual balance of carbon in two contrasting New England forests. *Tree Physiology*, **29**:321-331.
- Ripley, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability* **13**: 255-266.
- Ripley, B.D. 1981. Spatial statistics. John Wiley y Sons, New York, NY.
- Rzedowski, G. C. y J. de Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México. 2a ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Santibañez-Andrade, G. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 134 pp.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology En: Bourliere, F. (Ed.). *Ecosystems of the World XIII. Tropical Savannas*, Elsevier, Amsterdam. 79-108 pp.
- Schwartz, M.D. 2003. Basic concepts and back-ground. En: Schwartz, M.D. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Academic Publishers. Kluwer. Dordrecht, Holanda. 4-25 pp.
- Schwartz, M.D, 2013. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Academic Publishers. Second edition. Springer, New York. 602 pp.
- SMA D.F. [Secretaría de Medio Ambiente del Distrito Federal]. 2008. Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento Sustentable de la Cuenca del Río Magdalena del Distrito Federal: Diagnóstico integral.

- SMA D.F. [Secretaría de Medio Ambiente del Distrito Federal]. 2009. Áreas Naturales Protegidas del Distrito Federal. <<http://www.sma.df.gob.mx/sma/index.php?opcion=26&id=99>> (Consultado el 19 de diciembre 2013).
- Smith-Ramírez, C. y J.J. Armesto. 1994. Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile--Ecologies and Climatic Constraints. *Journal of Ecology*, **82**:353-365.
- SMN Sistema Meteorológico Nacional México). 2013. <<http://www.smn.gob.mx>>, 25 de octubre 2013.
- Sobral-Griz, L.M y I.C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 303-321.
- Song, Y. H., S. Ito y T. Imaizumi. 2013. Flowering time regulation: photoperiod-and temperature-sensing in leaves. *Trends in Plant Science*, **18**(10): 575-583.
- Spina, A.P., W.M. Ferreira y H.F.Leitao. 2001.Floracao, frutificacoesindromes de dispersao de uma comunidade de floresta de brejo na regioao de Campinas (SP). *Acta Botanica Brasilica*, **3**:289-450.
- Stat Soft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www. Statsoft. com.
- Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, **141**(1):24-39.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2010. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Incorporated. 782 pp.
- Talora, D.C. y P.C. Morellato. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **23**: 13-26.
- Tang, J. y D.D. Baldocchi. 2005. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components. *Biogeochemistry*, **73**(1): 183-207.
- Theodore, D. 1982. *Principios de silvicultura*. Primera edición. McGraw-Hill. S.A. Mexico.p 119-139.
- Valdez-Hernández, M., J.L.Andrade, P.C.Jackson y M. Rebolledo. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatán, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, **329**: 155-171.
- Valladares, F., E. Gianoli y J.M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, **176**(4): 749-763.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology*, **78**: 1555-1562.
- van Schaik, C.P., J.W. Terborgh y S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics*, **24**: 353-377.

- Vílchez, B. y O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú: Revista Forestal*, **1**: 1-14.
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, **11**:7-13.
- Wade, A.E., Q.O.N. Kay y R.G. Ellis, R.G. 1994. *National Museum of Wales, Flora of Glamorgan*. HMSO, London, UK.
- Walck, J.L., S.N. Hidayati, K.W. Dixon, K. Thompson y P. Poschlod. 2011. Climate change and plant regeneration from seeds. *Global Change Biology*, **17**: 2145–2161.
- Walkley, A. y I. A. Black. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*. **34**: 29–38.
- Westoby, M., D.S.Falster, A.T.Moles, P.A y I.J. Vesk. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. 2002. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125–159.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica*, **16**: 276-283.
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones Fenológicos. En: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Cartago, CR. LUR .San José. pp. 408-431.
- Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica*, **35**(1), 28-36.
- Wolkovich, E.M. y E. E. Cleland.2010. "The phenology of plant invasions: a community ecology perspective". *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**(5): 287-294.
- Wright, S. J. y O. Calderon. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phonologies. *Journal of Ecology*, **83**:937-948.
- Wright, S.J. y C.P. van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, **143**: 192-199.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Yersey, EUA.
- Zhang, D., R.E. Moran y L.B. Stack, L. B. 2004. Effect of Phosphorus Fertilization on Growth and Flowering of *Scaevola aemula* R. Br. New Wonder'. *Hort Science*, **39**(7): 1728-1731.
- Zhang, Z., K. Niu.,X. Liu.,P. Jia y G. Du. 2013. Linking flowering and reproductive allocation in response to nitrogen addition in an alpine meadow. *Journal of Plant Ecology*, **1**:1-9.
- Zimdahl, R. 2013. *Fundamentals of Weed Science*, 4th Edition. Academic Press. Elsevier. San Diego California. pp. 556.
- Zimmerman,J.k., D.W.Rubick y J.D. Ackerman.1989. Asynchronous phenology of a neotropical orchid and its euglossine bee pollinators. *Ecology*, **70**:1192-1195.

10. APENDICE



Apéndice 1. Distribución espacial de los individuos de *S. nigra* dentro de cada parcela de 25 x 25 m. El tamaño de los círculos representa la cobertura en m² de cada individuo.

Apéndice 2. Pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis del porcentaje de flores y frutos de acuerdo a las categorías de área basal, cobertura y altura.

	Estadístico	Valor P
Área basal- flores	K=2.29	p=0.31
Área basal –frutos	K=1.10	P=0.94
Cobertura-flores	K=3.78	P=0.15
Cobertura-frutos	K=2.76	P=0.25
Altura- flores	K=9.27	P<0.05
Altura- frutos	K=9.60	P<0.05

Apéndice 3. Pruebas estadísticas de ANDeVA y Kruskal-Wallis de acuerdo a la distribución de los datos, para las propiedades químicas del suelo de los tres grupos, valores con * indican diferencias significativas.

	Estadístico	Valor p
pH (1:2 H₂O)	F _{1,127} =0.96	P=0.40
Conductividad eléctrica (CE) (1:5 H₂O dS/m)	K= 4.90	P=0.86
Humedad (%)	F _{122.73} =0.69	P=0.50
Materia orgánica (MO) (%)	K=13.91	P<0.001*
Nitrógeno (N) (%)	F _{1,215} =15.41	P<0.001*
Fósforo (P) (mg/Kg)	F _{106.07} =1.06	P=0.36
Potasio (K) (Meq/100mg)	K=0.73	P=0.69
Cobertura (%FAD)	F _{230.19} =0.23	P=0.79
Luz (%FSG)	F _{264.31} =0.67	P=0.51

Apéndice 4. Propiedades químicas del suelo de los tres grupos ($\bar{x} \pm EE$).

	Grupo1	Grupo2	Grupo3
Humedad (%)	46.76±19.21	60.42±34.26	55.35±25.98
Materia orgánica (MO) (%)	16.20±1.76	20.50±0.41	19.60±0.97
Nitrógeno (N) (%)	0.59±0.011	0.66±0.017	0.66±0.042
Fósforo (P) (mg/Kg)	4±1.60	6±2.47	6±2.91
pH (1:2 H₂O)	5.7 ±0.16	5.5±0.19	5.7±0.33
Conductividad eléctrica (CE) (dS/m) (1:5 H₂O)	0.05±0.003	0.05±0.004	0.05±0.003
Potasio (K) (meq/100g)	0.8±0.19	0.7±0.06	0.8±0.24