



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**DETERMINACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA  
MALEZA NATIVA *Sambucus nigra* (L.) EN UN BOSQUE TEMPLADO DE  
*Abies religiosa***

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. LETICIA BONILLA VALENCIA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: Dr. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCIA**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**Dr. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, OCTUBRE, 2016**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**DETERMINACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA  
MALEZA NATIVA *Sambucus nigra* (L.) EN UN BOSQUE TEMPLADO DE  
*Abies religiosa***

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. LETICIA BONILLA VALENCIA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. SILVIA CASTILLO ARGÜERO  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCIA  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM  
Dr. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, OCTUBRE, 2016**



OFICIO FCIE/DEP/621/2016

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **8 de agosto del año en curso** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **BONILLA VALENCIA LETICIA** con número de cuenta **307034492** con la tesis titulada "**Determinación de las características biológicas de la maleza nativa *Sambucus nigra* (L.) en un bosque templado de *Abies religiosa***", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA  
Vocal: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Secretario: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA  
Suplente: DR. CÉSAR MATEO FLORES ORTÍZ  
Suplente: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 5 de octubre de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/grf\*

## **Agradecimientos**

Al posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM y a los apoyos PAEP concedidos a congresos de tipo nacional e internacional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de Maestría (CVU 631419).

Al proyecto PAPIIT IN 216014 “Importancia de las malezas en las comunidades secundarias del bosque templado de la cuenca del río Magdalena” y al proyecto PAPIIME RR 204412 “Ecología de malezas y especies introducidas en el bosque templado de la Cuenca del río Magdalena”.

A mi tutora principal: Dra. Silvia Castillo Argüero y los miembros de mi comité tutor, el Dr. Francisco Javier Espinosa García y el Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño.

A los miembros de mi jurado: Dra. Alma Lucia Delfina Orozco Segovia, Dra. Sonia Vásquez Santana, Dr. Francisco Javier Espinosa García, Dr. Cesar Flores Ortiz, Dr. Mauricio Quesada Avendaño.

## **Agradecimientos Académicos**

A la Dra. Silvia Castillo Argüero por apoyarme en toda la realización de este trabajo y por motivarme a escribir artículos.

A mi comité tutor el Dr. Francisco Javier Espinosa García y el Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño, por involucrarse en el proyecto desde el principio, por sus valiosos consejos.

A los miembros de mi jurado: Dra. Alma Lucia Delfina Orozco Segovia, Dra. Sonia Vásquez Santana, Dr. Francisco Javier Espinosa García, Dr. Cesar Flores Ortiz, Dr. Mauricio Quesada Avendaño por su apoyo durante la revisión de esta tesis y su disponibilidad.

A la M. en C. Yuriana Martínez Orea, por ayudarme en campo y gabinete, por su amplia disponibilidad para resolver dudas y colaboración.

A la Dra. Gabriela Santibáñez por resolver mis dudas académicas de los análisis multivariados.

Al Biol. Marco Antonio Romero Romero, por su apoyo constante en uso de programas y edición.

Al M. en C. Jorge Arturo Martínez Villegas por su ayuda con los análisis de germinación y por su amplia disponibilidad para resolver mis dudas teóricas.

A la M. en C. María Esther Sánchez, por ayudarme en el acceso de instalaciones para los experimentos de germinación.

A la Doctora María Guadalupe Barajas Guzmán, por su apoyo en la parte estadística y en resolver mis dudas de muestreo.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga por haberme brindado el acceso a las cámaras de germinación y ayudarme con la esterilización.

Al M. en C. Manuel Hernández, por haberme ayudado en el acceso de las cámaras de germinación y disponibilidad.

A los chicos del servicio social del laboratorio de Dinámica de Comunidades: Brenda Utrera Salgado, Giovanna Michelle Maldonado Maldonado, Luisa Maria Oropeza Aguirre, Mauricio Fonseca Torres.

Al Biol. Gumersindo Sánchez Montoya, al Aux. Dolores Rodríguez Guzmán y al Ing. Pablo Alfonso Montoya por su apoyo en la realización de los tutorales por videoconferencia en la ENES UNAM.

Al M. en C. David Salinas de la Facultad de Ciencias, por su ayuda cada semestre en la realización de videoconferencias en la Facultad de Ciencias UNAM.

A los profesores del CIECO hoy IIES que me ayudaron durante mi estancia Silvana Martén Rodríguez, Víctor Ávila Cebadilla y Mariana Álvarez Añorve.

## **Agradecimientos a título personal**

A la Dra. Silvia Castillo Argüero por apoyarme desde el primer día que llegue al laboratorio, e impulsarme siempre a ser mejor, ser siempre mi amiga, tutora y madre academia, por siempre acompañarme a campo, subir los arboles de *Sambucus nigra*, ayudarme a escribir artículos y por compartir momentos siempre gratos.

A Yuri, por apoyarme en el campo y siempre motivarme, darme un buen consejo y sobre todo por las pláticas durante la horas de trabajo.

A las chicas del Lab. Gaby, Chris, Sam e Ile, por compartir todas las largas horas de pláticas dentro y fuera del lab, por crecer juntas durante su estancia en laboratorio y después. Por qué siempre nos faltan horas para platicar.

A los chicos del Lab. Gus, Brendita, Yasmin, Yeimi, Adrián, Clau, Gaby chiquita, Itzel, Ale, por llenar de nuevos y alegres momentos el lab.

A los del laboratorio de Ecología del suelo y de Desarrollo de Plantas por siempre ayudarme y recibirme como parte de su grupo de trabajo.

A los chicos del servicio social que me ayudaron muchísimo en campo y a germinar mis semillas, Brendita, Michel, Mauricio y Luisa, sin su ayuda y entusiasmo esto no sería posible y a los que me acompañaron a campo Chris, Sam, Adrián, Gus, Clau, Miguel y Marco.

A los del Lab de Dinámica de Comunidades y de Ecología de suelo que estuvieron en él y ahora tomaron otro camino académico, gracias por todos los buenos momentos.

A mi amigas Mariana y Mariela por todos los magníficos, divertidos e invaluable momentos de amistad durante la carrera y la maestría.

A mis amigos del CIECO Judith, Oliverio y Margarita por su apoyo logístico en mis tutorales durante estos dos años de la Maestría y por su amistad.

A mis coprofesores y mis alumnos quienes me han enseñado que la biología se aprende enseñando.

A mis compañeros, amigos y profesores de la Licenciatura y Maestría.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme todas las oportunidades y una educación y la Facultad de Ciencias por ser mi segunda casa.

Con profundo agradecimiento a mi mamá Dolores Valencia Chávez, GRACIAS por ayudarme, impulsarme, comprenderme, aconsejarme en todo, pero sobre todo por darme las herramientas en el preciso momento, este trabajo es producto de tu esfuerzo y dedicación, y de la semilla de la biología que sembraste en mi desde chiquita.

A mi papa Crescencio Bonilla Dávila, gracias por tu apoyo, por siempre tener un consejo sabio, por mostrarme tus aprendizajes adquiridos y motivarme a superarme y dar siempre más.

A Alde, mi corazón, por llegar a mi vida, llenarla de amor y alegría, por tu inmenso amor, por conquistarme y enamorarme a diario, porque contigo todo es maravilloso, por tu apoyo en todo el proceso de esta tesis, eres mi inspiración, mi ejemplo a seguir y mi motor, gracias por ayudarme a hacer mis fotos de semillas, por platicar conmigo de malezas y estadística, TE AMO MUCHO.

A mi abuelita Rosita, por sus dedicación en mi infancia

A mi familia y primos quienes me han apoyado y compartido enseñanzas, gracias por sembrar en mi la vocación de la docencia.

## **Dedicatoria**

*A mis padres Dolores y Crescencio*

*A mi abuelita Rosita*

*A mi familia*

*A mi amor Alde*

*GRACIAS*

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
CAPÍTULO 1 .....	5
INTRODUCCIÓN .....	5
ÉXITO REPRODUCTIVO DE LAS MALEZAS .....	5
LAS MALEZAS COMO POTENCIALES ESPECIES INVASORAS.....	8
ANTECEDENTES .....	9
LAS MALEZAS EN LOS BOSQUES TEMPLADOS DE MÉXICO .....	9
<i>SAMBUCUS NIGRA</i> (L.) MALEZA DE LOS BOSQUES TEMPLADOS.....	10
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE.....	11
EL CASO DE <i>SAMBUCUS NIGRA</i> (L.) EN EL BOSQUE TEMPLADO DE <i>ABIES RELIGIOSA</i> DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, CIUDAD DE MÉXICO .....	13
JUSTIFICACIÓN.....	13
OBJETIVOS.....	16
HIPÓTESIS .....	17
PREDICCIONES.....	17
ÁREA DE ESTUDIO .....	18
EL BOSQUE DE <i>ABIES RELIGIOSA</i> .....	18
CLIMA Y SUELO .....	20
VEGETACIÓN .....	20
DISEÑO DE ESTUDIO .....	22
LITERATURA CITADA .....	23
CAPÍTULO 2: FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y SU EFECTO MATERNO EN LA GERMINACION DE LA MALEZA <i>SAMBUCUS NIGRA</i> .....	30
INTRODUCCIÓN.....	30
MATERIALES Y MÉTODOS .....	32
RESULTADOS .....	38
DISCUSIÓN.....	50
LITERATURA CITADA .....	55

<p style="text-align: center;"><b>CAPÍTULO 3: RESPUESTAS ECOLOFISIOLÓGICAS EN LA GERRMINACIÓN DE <i>SAMBUCUS NIGRA</i> EN DOS MICROAMBIENTES</b> .....</p>		62
INTRODUCCIÓN .....		62
MATERIALES Y MÉTODOS .....		65
RESULTADOS .....		69
DISCUSIÓN.....		75
LITERATURA CITADA .....		79
<p style="text-align: center;"><b>CAPÍTULO 4: DINÁMICA TEMPORAL DE LA TASA DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS DE <i>SAMBUCUS NIGRA</i> EN DOS MICROAMBIENTES</b> .....</p>		85
INTRODUCCIÓN .....		85
MATERIALES Y MÉTODOS .....		87
RESULTADOS .....		89
DISCUSIÓN.....		95
LITERATURA CITADA .....		97
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FINALES.....		102
LITERATURA CITADA .....		104

## RESUMEN

Las malezas presentan características reproductivas que favorecen su establecimiento en condiciones de disturbios antrópico. En el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena (CRM), ubicado en la Ciudad de México, la maleza *Sambucus nigra* (sauco), presenta flores y frutos en sitios de dosel abierto y con alta cantidad de luz. Por lo cual, el microambiente influye en etapas posteriores de su ciclo de vida.

El objetivo de este estudio fue evaluar cómo las diferencias microambientales influyen en el éxito reproductivo de *S. nigra*. Para ello se marcaron 100 individuos de *S. nigra* en dos microambientes, del bosque de *A. religiosa* de la CRM, a los cuales se les registró de forma mensual el porcentaje de flores y frutos. Así mismo, se registraron las condiciones de precipitación, cantidad de luz y las características químicas del suelo, durante tres años (2014-2016). Se determinaron los índices de sincronía y plasticidad de los patrones reproductivos. Se evaluó el efecto del aumento del nitrógeno (N) y fósforo del suelo (P) en la cantidad de estructuras reproductivas y su efecto materno en la germinación. Con respecto a sus requerimientos de germinación de semillas. Se evaluó el efecto de la estratificación fría y escarificación en la germinación, se determinó su respuesta fotoblástica bajo tratamientos de luz blanca (LB), luz roja (LR), luz roja lejana (LRL) y oscuridad (O). Para conocer la dinámica de las plántulas, se determinó la tasa relativa de crecimiento (TRC) en las temporadas de secas y lluvias, y se determinó el porcentaje de supervivencia.

Los resultados de este estudio mostraron que la relación entre la fenología reproductiva de *S. nigra* con los factores microambientales varía entre años y temporadas. Estos patrones reproductivos presentan una alta plasticidad y baja sincronía, resultados similares a los reportados en otras especies de maleza. El incremento de N y P mostro un efecto en la cantidad de estructuras reproductivas y no mostro un efecto materno en la germinación de las semillas. Por el contrario a lo encontrado en sus especies hermanas y en la mayoría de las plantas de bosques templados, *S. nigra* no necesita estratificación y

escarificación fría para germinar. El incremento de luz durante la temporada seca, favoreció la TRC del área basal en el microambiente uno, que tiene mayor cantidad de luz. Por lo cual, las condiciones de mayor luz favorecen el establecimiento de las plántulas.

**Palabras clave:** maleza, fenología reproductiva, efecto materno, fostoblastismo, microambiente, tasa de crecimiento relativa

## **ABSTRACT**

Weeds show reproductive characteristics that favor their establishment in conditions of anthropogenic perturbation. In the *Abies religiosa* forest in the Magdalena river basin (MRC), located in Mexico City, the weed *Sambucus nigra* (elderberry), shows flowers and fruits in sites of open canopy with high amounts of light. This is why microenvironmental characteristics influence the stages of its life cycle.

The aim of this study was to evaluate how the microenvironmental differences influence the reproductive success of *S. nigra*. In order to do this we marked 100 individuals of *S. nigra* in two microenvironments, of the *A. religiosa* in the CRM, monthly we registered the percentages of flowers and fruits of these individuals. We also registered the conditions of precipitation, light amount and soil chemical characteristics during three years (2014-2016). Synchrony indexes as well as the reproductive pattern plasticity were determined. The effects of the increases in soil nitrogen (N) and phosphorous (P) were evaluated in terms of the quantity of reproductive structures and on the maternal effects on seed germination. With respect to the germination requirements of seeds, we evaluated the effect of cold stratification and scarification; we determined their photoblastic response under treatments of white light (WL), red light (RL), far red light (LRL) and darkness (O). To know the dynamics of seedlings, we determined the relative growth rate (RGR) in both seasons of the year, rainy and dry, and we determined the survival percentages of seedlings.

The results of this study showed that the relation between *S. nigra* reproductive phenology with microenvironmental factors varies between years and seasons. These reproductive patterns show a high plasticity and low synchrony, similar results to those reported for other

weed species. The increases in N and P showed an effect on the amount of reproductive structures and did not show a maternal effect of seed germination. On the contrary to what has been found for *S. nigra* sister species and in most of the temperate forest plants, *S. nigra* does not need stratification nor cold scarification for germination. The increase of light during the dry season, favored the basal area TCR in microenvironment one, which has the highest amounts of light. This is why; the conditions of high light availability favor the establishment of seedlings.

**Key words:** weed, reproductive phenology, maternal effect, photoblastic, microenviromental, rate growth relative.

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis aborda el éxito reproductivo de *S. nigra* mediante la evaluación de tres aspectos: (1) La fenología de flores y frutos maduros (2) los requerimientos de germinación (3) la Tasa Relativa de Crecimiento y supervivencia de plántulas.

En el capítulo uno, se desarrollan la introducción y los antecedentes, así como la justificación, los objetivos, las hipótesis y el diseño de estudio general.

En el capítulo dos se presenta el estudio de la fenología reproductiva de *S. nigra*, en él se analizan, los patrones de floración y fructificación, y su relación con los factores microambientales. Se analiza el efecto del aumento de las concentraciones de fósforo y nitrógeno del suelo, en la cantidad de flores, frutos y su efecto materno en la germinación de semillas de *S. nigra*.

El capítulo tres evalúa la germinación de semillas de *S. nigra*, los requerimientos de estratificación y escarificación y el efecto del fotoblastismo bajo diferentes calidades de luz; luz blanca (LB) luz roja (LR), luz roja lejana (LRL) y oscuridad (OS).

El capítulo cuatro determina la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) y supervivencia de las plántulas, durante las temporadas de secas y lluvias y su relación con los factores microambientales.

# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN**

### **ÉXITO REPRODUCTIVO DE LAS MALEZAS**

Las malezas son especies de plantas capaces de colonizar, establecerse y aumentar sus tamaños poblacionales en sitios con constantes perturbaciones antrópicas (Baker 1974; Richardson *et al.*, 2000; Zimdahl, 2013). Autores como Espinosa y Sarukhán (1997) también las han nombrado plantas arvenses e indicadoras de disturbio y han señalado que son especies pioneras durante la sucesión. El éxito de estas plantas en condiciones de perturbación, se debe principalmente a sus características reproductivas, las cuales tienen efectos directos sobre su adecuación, es decir, inciden directamente sobre la supervivencia y el éxito reproductivo (Zimdahl, 2013). Estas características reproductivas incluyen altas proporciones de flores, frutos y semillas, síndromes de polinización mixtos, producción

continua de semillas, requerimientos de germinación en un intervalo amplio de condiciones ambientales y crecimiento rápido de la fase vegetativa (Baker, 1974; Bryson y Carter, 2009; Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

El éxito reproductivo de las malezas es el resultado de los procesos de adaptación (especies nativas) y de los eventos de inmigración (especies introducidas) (Mortimer, 1990; Castillo-Agüero *et al.*, 2009). En los procesos de adaptación, los disturbios antrópicos actúan como el principal agente de selección. Durante este proceso muchas de las especies nativas que viven en zonas con constantes disturbios, son capaces de adaptarse y aumentar su distribución de manera rápida, por lo cual, pasan a ser componentes de la flora de las malezas (Mortimer, 1990; Castro-Diez *et al.*, 2004; Schnitzer *et al.*, 2014).

Por su parte durante los procesos de inmigración la hipótesis EICA (por sus siglas en inglés Evolution of Increased Competitive Ability), plantada por Blossey y Nötzold (1995), señalan que las especies al ser transportadas fuera de su origen biogeográfico, ya sea de manera intencional o accidental por el hombre, llegan a sitios diferentes al de su historia evolutiva y se ven favorecidas por que sus patógenos y herbívoros locales no se encuentran presentes. Por lo cual, pueden gastar menos recursos en defensas y destinarlos a la formación de flores y recompensas, sin el peligro de la depredación y con los beneficios del aumento del éxito reproductivo (Bjerknes *et al.*, 2007). Características que favorecen que las especies introducidas resistan los disturbios antrópicos y desempeñen un papel como malezas (Richardson *et al.*, 2000; Castro-Diez *et al.*, 2004). Es importante destacar que no todas las especies introducidas son especies potencialmente nocivas. Muchas de las especies introducidas al llegar a un nuevo territorio, pierden sus interacciones mutualistas con polinizadores y dispersores, por lo que reducen su éxito reproductivo (Mortimer, 1990). Así mismo, estas especies al colonizar un nuevo territorio, pueden encontrar filtros ambientales que restringen su establecimiento (Mooney y Cleland, 2001; Castro-Diez *et al.*, 2004; Villaseñor y Magaña, 2006).

Estudiar los atributos reproductivos de las malezas, permite comprender su dispersión, colonización y establecimiento. Autores como Baker (1974) y Matesanz *et al.* (2015) han tratado de describir cuales son los atributos reproductivos que caracterizan a las

malezas, con la finalidad de predecir oportunamente su desempeño biológico y su posible impacto dentro de una comunidad (Elzinga *et al.*, 2007). Sin embargo, las malezas presentan una gran variabilidad en sus características reproductivas y de respuestas fisiológicas. Por lo cual son pocos los atributos que permiten categorizar a una especie como maleza (Espinosa y Sarukhán, 1997; Parker *et al.*, 2003).

De acuerdo a los atributos reproductivos que caracterizan a la mayoría de las malezas, autores como Baker (1994) y Espinosa y Sarukhán (1997) han planteado que las malezas son especies generalistas, por lo cual la mayoría, tiene una alta plasticidad fenotípica. Para Matesanz *et al.* (2015) la plasticidad fenotípica, es una característica clave que confiere a las especies tolerancia y resistencia, en sitios con fluctuaciones ambientales. En las malezas esta plasticidad se denota en su capacidad de cambiar sus patrones de floración y fructificación ante cambios ambientales (Munguía-Rosas *et al.*, 2011; Munguía-Rosas *et al.*, 2013).

Las malezas también presentan características reproductivas que les permite permanecer largos periodos de tiempo en un sitio (Mortimer, 1990). Una de ellas es la larga viabilidad de semillas, que por un lado favorece su entrada al banco de semillas y por el otro promueve un mayor tiempo de dispersión, con lo que aumenta sus posibilidades de germinar en sitios lejanos a la planta madre (Mortimer, 1990; Baskin y Baskin 1998; Hopfensperger, 2007; Yan *et al.*, 2015). En relación con la germinación, autores como Yan *et al.* (2015) y Vieira *et al.* (2010), han demostrado que las malezas son capaces de germinar en un espectro amplio de condiciones ambientales, las cuales incluyen diferentes calidades de luz. No obstante otros autores como Luzuriaga *et al.* (2005) han señalado que las malezas presentan mayores porcentajes de germinación en condiciones de mayor luz, como los sitios abiertos y desprovistos de cobertura arbórea.

## LAS MALEZAS COMO POTENCIALES ESPECIES INVASORAS

Como consecuencia de la eliminación o alteración de la cubierta vegetal de las áreas naturales muchas de las especies de malezas han incrementado sus áreas de distribución y crecimiento en biomasa. Condición que ha propiciado que estas especies se comporten como especies invasoras. Las malezas tanto nativas como introducidas pueden comportarse como especies invasoras, si los disturbios antrópicos además de favorecer su establecimiento, promueven su éxito reproductivo (Richardson *et al.*, 2000; Traveset *et al.*, 2006; Shnitzer *et al.*, 2014; Morellato *et al.*, 2016). Así mismo se ha encontrado, que las especies invasoras son capaces de alterar los ciclos de nutrientes, la disponibilidad de agua e incluso modificar los regímenes de perturbación, con lo cual, a largo plazo pueden provocar el decremento de la biodiversidad vegetal. Esto es debido a que la mayoría presentan una fácil absorción de nutrientes en el suelo y un rápido crecimiento vegetativo (Salehian *et al.*, 2013; Driscoll y Catford, 2014).

Resulta impredecible conocer la ecología de las malezas tanto nativas como introducidas y conocer su dinámica reproductiva, para determinar su posible papel como especies invasoras (Morellato *et al.*, 2016). Actualmente varios estudios han planteado que las especies de malezas e invasoras tienen un alto éxito reproductivo y habilidad competitiva en la obtención de recursos abióticos como los nutrientes del suelo (Rejmánek, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2011). Sin embargo actualmente hay pocos trabajos que evalúen, cuáles son las características reproductivas de las malezas, que favorecen su desarrollo como especies invasoras (Li *et al.*, 2012; Montero *et al.*, 2014).

# ANTECEDENTES

## LAS MALEZAS EN LOS BOSQUES TEMPLADOS DE MÉXICO

Los bosques templados de México se encuentran en zonas montañosas, entre los 1200 y 3600 m snm, ocupan el 16% de su territorio nacional y están compuestos principalmente por bosques de pino, encino y oyamel (Challenger, 2003; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005). Debido a la posición latitudinal de los bosques templados de México, éstos presentan una alta diversidad de especies, tanto de origen neotropical como holártico. Actualmente se tiene registrado que los bosques templados de México, albergan alrededor de 7,000 especies, que constituye el 24% de la flora estimada para el país (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 1991; Córtes-Flores *et al.*, 2013, 2015).

A pesar de la importancia biológica de los bosques templados de México, actualmente se encuentran sometidos a continuas perturbaciones de origen antrópico, como por ejemplo, la sobre explotación de los recursos maderables y el cambio del uso de suelo, para actividades agrícolas y ganaderas, las cuales han propiciado el establecimiento de malezas (Merino, 2004; Castillo-Argüero *et al.*, 2009; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). Autores como Calderón de Rzedowski y Rzedowski (1990) han reportado que en México entre el 10% y el 15% de las especies de angiospermas son malezas. Por su parte Villaseñor y Espinosa (2004) tienen registrado que hay 2,839 especies de malezas. El incremento de la flora de malezas, es una situación muy frecuente de los bosques templados cercanos o que se encuentran dentro de la Ciudad de México, debido a que en ella se concentra una fracción muy importante de la población humana del país (Ezcurra *et al.*, 1999; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015).

En este contexto el bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (CRM), que forma parte del remante de vegetación de la Ciudad de México, y que además participa en la recarga de acuíferos, captura de carbono y mantenimiento de la biodiversidad, ha sido sometido a continuos disturbios antrópicos. En este bosque se han

reportado 125 especies con estatus de malezas, las cuales constituyen el 22% del porcentaje total de plantas (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2016). La mayoría de estas malezas son de origen nativo (60%) y se encuentran en sitios sin cobertura arbórea (Reyes-Ronquillo, 2014).

### ***SAMBUCUS NIGRA* (L.) MALEZA DE LOS BOSQUES TEMPLADOS**

*Sambucus nigra* (L.) pertenece a la familia Caprifoliaceae, es un árbol o arbusto que llega a medir hasta 15 m de alto (Figura 1.1 A y B). Es considerado por la Global Compendium of Weed (GCW) como maleza de los bosques templados de Europa y América (Randall, 2007). En México la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) señala que *S. nigra* es una maleza nativa de México, así mismo, es considerada naturalizada en América (Hanan-Alipi *et al.*, 2009), con un origen biogeográfico en Europa (Hultén y Fries, 1986).

En México *S. nigra* se distribuye en los bosques de *A. religiosa* entre los 2,500 y 2,800 m de altitud, preferentemente en sitios de borde y con disturbios, que se caracterizan por ser de dosel abierto y con suelos enriquecidos de nitrógeno y fósforo (Calderón de Rzedoswki y Rzedoski, 2001; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). Esta asociación también ha sido encontrada en Europa, en donde su abundancia aumenta en áreas con suelos eutróficos y que presentan especies como *Urtica dioica* y *Mercuriales perennis*, componentes característicos de bosques fragmentados (Pollard y Cussans, 1981; Gilbert, 1991; Kollmann y Reiner, 1996; Atkinson y Atkinson, 2002). *S. nigra* es resistente al daño por de contaminantes como gas, polvo de cobre y dióxido de azufre (Davis *et al.*, 1981; Rachwal, 1983; Heinrich y Schaller 1987; Atkinson y Atkinson, 2002).

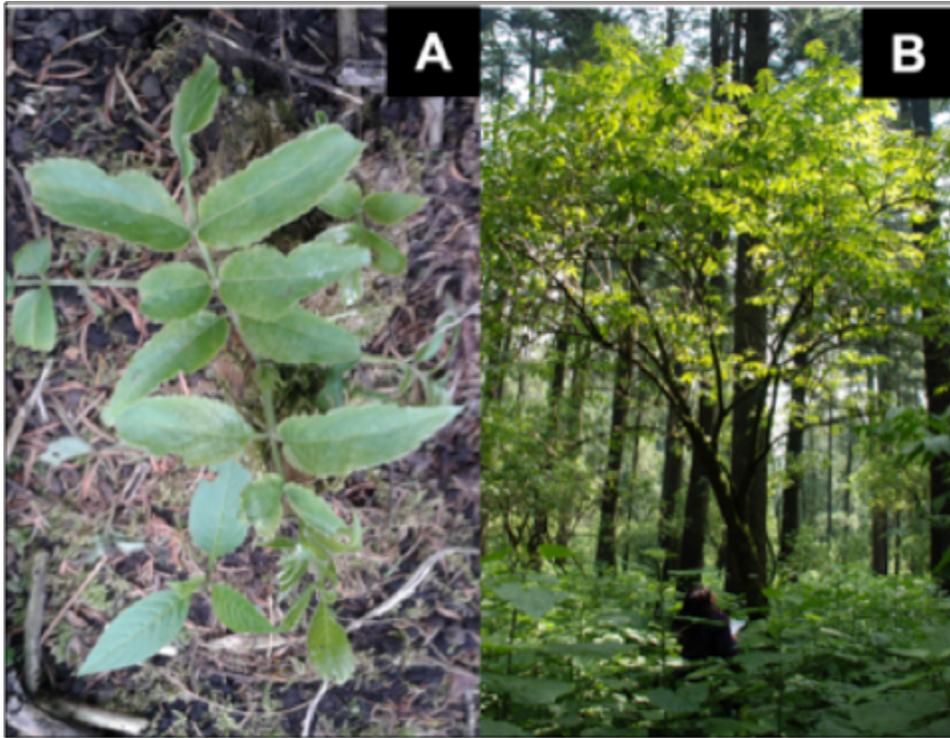
Actualmente, hay pocos estudios ecológicos sobre *S. nigra* (Apliquet, 2013; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016), el primero es el trabajo más completo de la especie, destacando un amplia recopilación de estudios fisiológicos y ecológicos en los bosques holárticos. Para su éxito reproductivo el estudio más completo es el de Fitter *et al.* (1995) realizado en el Reino Unido, en el cual, mediante observaciones fenológicas de 1915 a 1931, reportan que la especie produce flores de mayo a junio y frutos de julio a septiembre, siendo el evento de la floración el que tiene una relación directa con la temperatura. De acuerdo

con los requerimientos para la germinación de las semillas Clergeau (1992) y Leif *et al.* (2011), reportan que la especie requiere de tratamientos de escarificación y estratificación fría para germinar. En cuanto a la dinámica de plántulas, sólo se encuentra el estudio de van der Maarel *et al.* (1985), en el cual, se señala que *S. nigra* presenta un reclutamiento continuo y una baja mortalidad de plántulas en condiciones de disturbios antrópico.

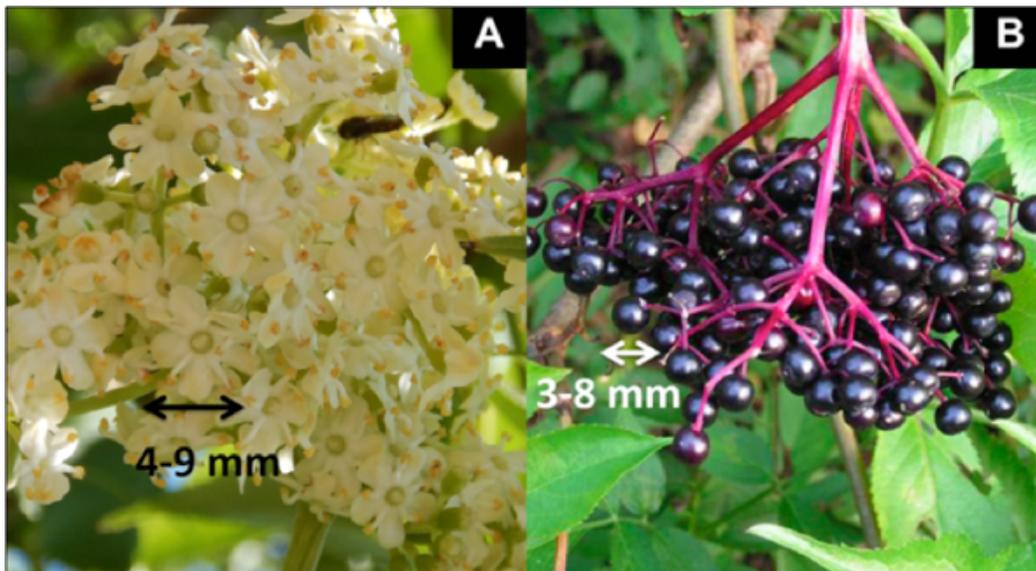
En México el estudio realizado por Bonilla-Valencia *et al.* (2016), aborda el éxito reproductivo de esta especie. En este estudio se encontró que *S. nigra* tiene patrones de floración y fructificación con índices de sincronización muy bajos ( $<0.5$ ) y que estos patrones difieren entre microambientes. Condiciones que sugieren una alta plasticidad de sus patrones reproductivos. No obstante son muy pocos los trabajos de *S. nigra*

## **DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE**

*S. nigra* (L.) presenta ramas arqueadas con una continua formación de brotes, sus hojas son opuestas y ovaladas. Forma inflorescencias en forma de corimbo multifloro (Figura 1.2 A). Las flores son pequeñas pentámeras y presentan un cáliz pequeño. La corola es blanca de 4 a 9 mm de diámetro. Las flores son nectaríferas y polinizadas por abejas. El fruto es una drupa globosa de color negro a morado de 3 a 8 mm de diámetro, cada fruto contiene de 3 a 5 semillas. Sus frutos son dispersados comúnmente por aves (Debussche y Issebman, 1994) (Figura 1.2 B) (Bolli, 1994; Atkinson y Atkinson, 2000). De acuerdo a los caracteres florales, se han encontrado poblaciones con dicogamia y protoginia. Los experimentos de Bolli (1994) sugieren que la especie presenta predominantemente autocruzamiento y el arreglo de las inflorescencias promueve la geitonogamia.



**Figura 1.1.** A. Plántula y B. Individuo arbóreo de *S. nigra* en el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena Ciudad de México.



**Figura 1.2.** Estructuras reproductivas de *S. nigra* A. Flores en antesis B. Frutos maduros (Frutos mauros modificados de Kabuce y Priede, 2006).

## **El caso de *Sambucus nigra* (L.) en el bosque templado de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, Ciudad de México**

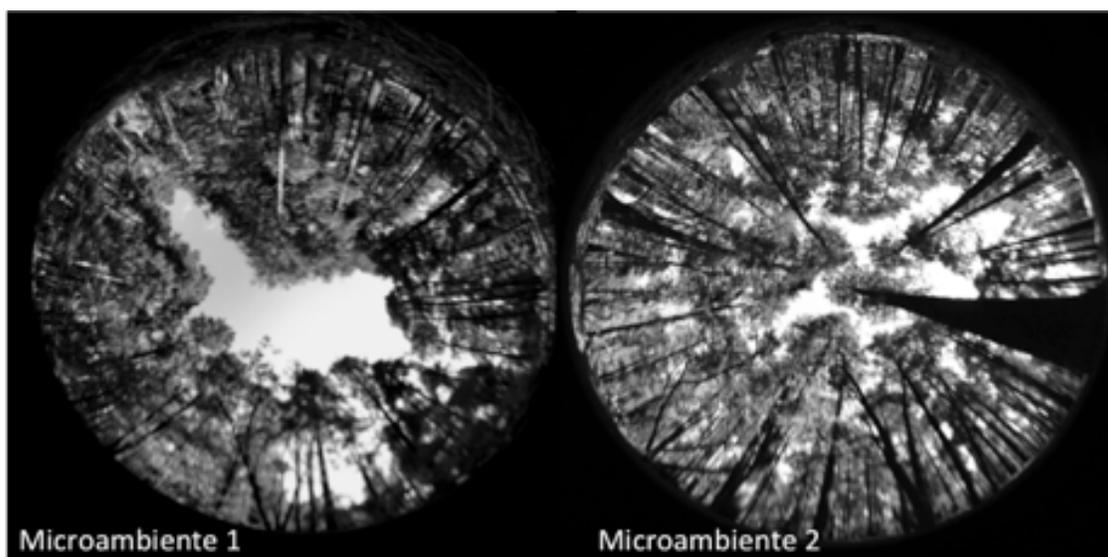
En el bosque de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena (CRM), Bonilla-Valencia *et al.* (2016) encontraron mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), la presencia de dos microambientes (Cuadro 1.1) que difieren por las relaciones entre la apertura del dosel y la cantidad de luz con la cantidad de flores y frutos (Figura 1.3 y 1.4 A). El microambiente uno (que presentó mayor cantidad de luz, representado en las parcelas 5 y 7), se relacionó de forma positiva con los individuos que tuvieron una mayor cantidad de frutos. Por su parte el microambiente dos, (con menor cantidad de luz, así como una mayor cantidad de nitrógeno (N) y fósforo (P) del suelo, representado por las parcelas 1 y 3) se relacionó de manera positiva con los individuos que presentaron mayor cantidad de flores (Figura 1.4 A). Los patrones reproductivos fueron distintos en estos microambientes, en el microambiente uno se presentó mayor proporción de frutos que de flores (Figura 1.4 B), mientras que en el microambiente dos, se presentaron porcentajes de flores y frutos similares (Figura 1.4 C).

### **JUSTIFICACIÓN**

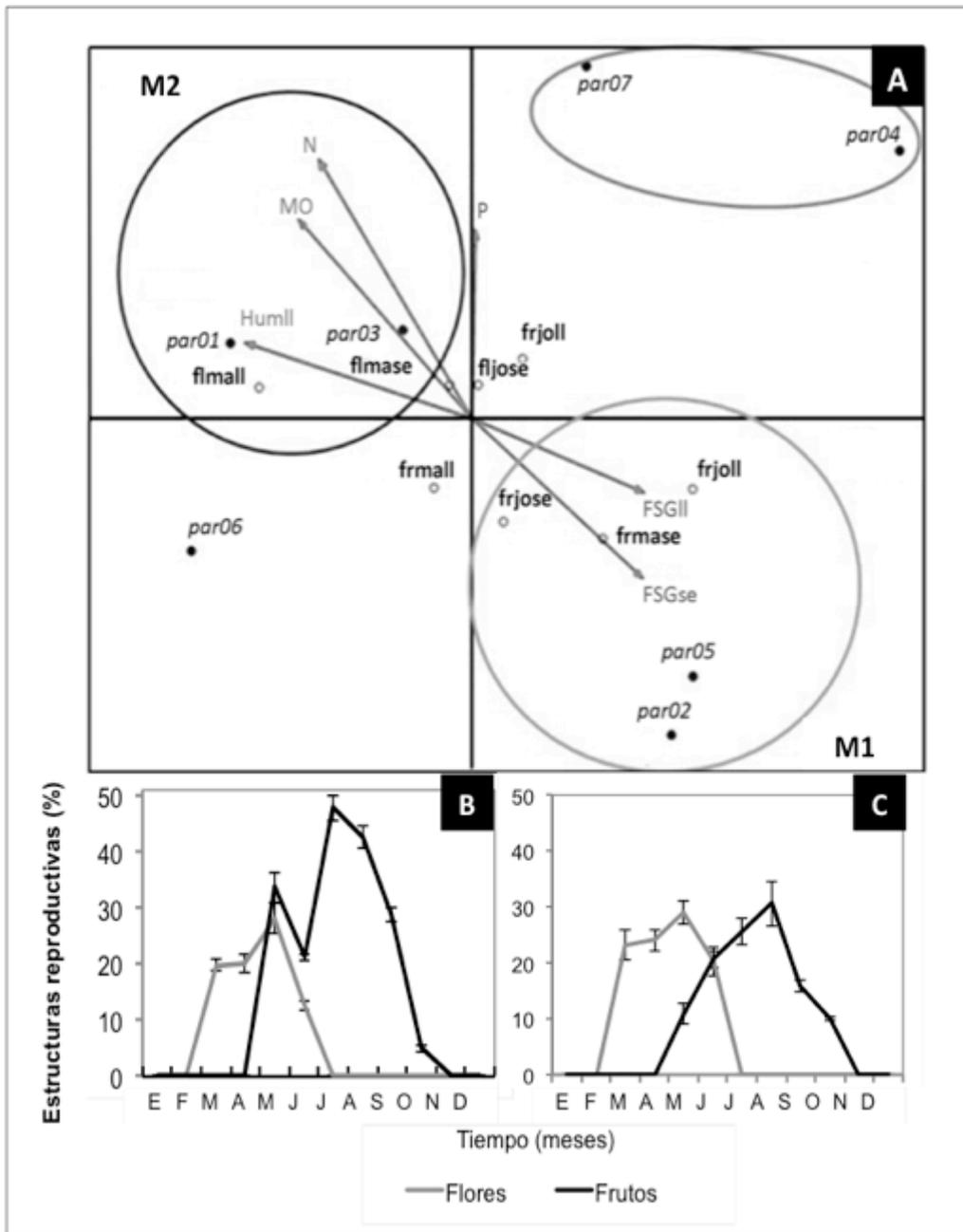
En el bosque de *A. religiosa* de la CRM de la Ciudad de México, las condiciones microambientales determinan los patrones de floración y fructificación de la maleza nativa *S. nigra* (Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). Por lo tanto, es probable que estas diferencias microambientales influyan en otras etapas reproductivas de la especie, como la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas. Actualmente la mayoría de los estudios ecológico de las malezas no evalúan todas sus etapas reproductivas, información indispensable para conocer la dinámica de su éxito reproductivo y predecir su presencia en campo. Por lo que su estudio permitirán corroborar teorías planteadas para las especies de malezas y son útiles para el manejo de estas especies (Munguía-Rosas *et al.*, 2011; Zimdahl, 2013).

**Cuadro 1. 1.** Características de los dos microambientes estudiados durante el 2013 (\* \*\* indican diferencias significativas  $P < 0.05$ ) (Datos tomados de Bonilla-Valencia *et al.*, 2016).

	<b>Microambiente 1</b>	<b>Microambiente 2</b>
Coordenadas (UTM)	14 Q 468228 2129760	14 Q 468277 2129904
Apertura del dosel (% FAD)	17.39 ± 5.92	15.72 ± 5.55
Luz (% FSG)	23.34 ± 7.09*	21.85 ± 8.33**
Materia orgánica (% W-B)	16.20 ± 1.76*	20.50 ± 0.41**
Nitrógeno (N) ( % Kjeldahl)	0.59 ± 0.01*	0.66 ± 0.01**
Fósforo (P) (mg/Kg)	4.00 ± 1.60	6.00 ± 2.47
Humedad (%)	46.76 ± 19.21	60.42 ± 34.26



**Figura 1.3.** Fotografías hemisféricas de los microambientes uno y dos en el bosque de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.



**Figura 1.4.** Fenología reproductiva en dos microambientes. **A.** Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la fenología reproductiva de *S. nigra* y los factores abióticos en la época de secas y lluvias; M1 = microambiente 1, M2 = microambiente 2, par = parcela y número, fl = flores, fr = frutos, jo = jóvenes, ma = maduros, se = temporada de secas ll = temporada de lluvias. Humll = humedad del suelo en lluvias, MO = materia orgánica, N = nitrógeno, P = fósforo, FSGll = factor de sitio global en la temporada de lluvias, FSGse = Factor de sitio global en la temporada de secas. **B.** Patrón de fenología reproductiva de los individuos del microambiente 1. **C.** Patrón de fenología reproductiva de los individuos del microambiente 2 (Modificado de Bonilla-Valencia *et al.*, 2016).

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

- Determinar cómo las diferencias microambientales influyen en el éxito reproductivo de *S. nigra*, en el bosque templado de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.

### **Objetivos particulares**

- Establecer como las diferencias microambientales influyen en la fenología reproductiva de *S. nigra*.
- Determinar el efecto del aumento de las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo en la producción de flores y frutos, así como, su efecto materno a través de la germinación de las semillas.
- Conocer como la cantidad de la luz durante el desarrollo de las semillas en la planta madre, influye en la germinación de las semillas en los dos microambientes
- Determinar el efecto de la estratificación y escarificación en la germinación de las semillas.
- Conocer la respuesta fotoblástica en la germinación de semillas de *S. nigra*.
- Determinar la supervivencia y tasa de crecimiento de las plántulas en los dos microambientes

### **Preguntas de investigación**

1. ¿Las diferencias microambientales influyen en la producción de flores y frutos de *S. nigra*?
2. ¿El incremento de las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo, favorecen el aumento de la cantidad de flores, frutos y el porcentaje de germinación de *S. nigra*?
3. ¿La cantidad de luz, del sitio en donde se desarrolla la planta madre, determina la tasa de germinación de las semillas formadas?
4. ¿La estratificación y escarificación favorecerán la germinación?

5. ¿Cómo es la respuesta fotoblástica de *S. nigra*, en diferentes calidades de luz como luz blanca (LB), luz roja (LR), luz roja lejana (LRL) y oscuridad (OB).
6. ¿Las diferencias microambientales de luz influyen en la supervivencia y tasa de crecimiento de las plántulas de *S. nigra*?

## **HIPÓTESIS**

- Las diferencias microambientales determinan la fenología reproductiva en los dos microambientes.
- El incremento de las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo favorecen la producción de flores y frutos y la germinación.
- Las diferencias microambientales, donde se desarrollaron las semillas en la planta madre, determinan el porcentaje de germinación de la semillas, la supervivencia y la tasa de crecimiento de las plántulas.
- La estratificación y escarificación favorecen el porcentaje de germinación
- Las calidades de luz determinan el porcentaje de germinación.

## **PREDICCIONES**

El desarrollo de estructuras reproductivas en las malezas incrementa en sitios con mayor cantidad de luz, por lo tanto, se espera que los individuos que se encuentran en el microambiente uno con mayor cantidad de luz, presenten mayores porcentajes de flores y frutos.

Si una mayor concentración de fósforo y nitrógeno del suelo favorece la producción de estructuras reproductivas, los individuos de *S. nigra* que se encuentren en suelos fertilizados con nitrógeno y fósforo, presentarán mayor cantidad de estructuras reproductivas y mayor porcentaje de germinación de sus semillas.

Si el incremento de la luz durante el desarrollo de semillas en la planta madre, favorecen la tasa de germinación de las semillas, se espera que los individuos de *S. nigra* del microambiente uno que se encuentran en condiciones de mayor cantidad de luz, produzcan semillas con altas tasas de germinación en condiciones de luz roja (LR) (luz característica de sitios abiertos).

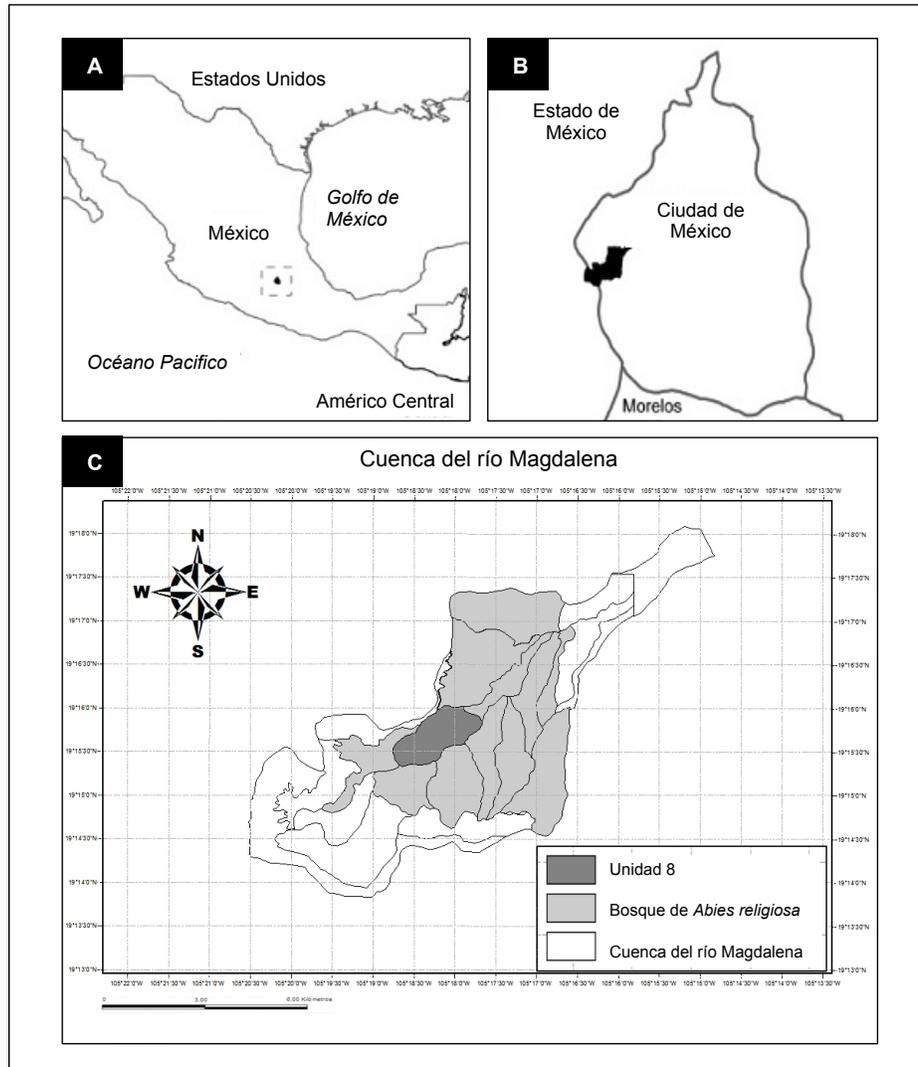
La estratificación y escarificación favorece la germinación de *S. nigra* y de especies hermanas en bosques holárticos, por lo tanto, se espera un incremento de la germinación de semillas de *S. nigra* bajo estos tratamientos.

La luz favorece la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, por lo tanto, en el microambiente uno con mayor cantidad de luz, los individuos de *S. nigra* mostrarán mayores Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) y supervivencia.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

### **EL BOSQUE DE *ABIES RELIGIOSA***

En el bosque de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena (CRM) Ciudad de México (Figura 1.5 A y B), forma parte del remanente de vegetación y suelo de conservación de la Ciudad de México. En este bosque se distinguen 11 unidades ambientales que se diferencian por sus características de topografía y vegetación (Santibáñez-Andrade, 2009). El presente estudio se realizó en la unidad ambiental número 8, debido a que presentó una alta proporción de individuos de *S. nigra* y que es considerada una zona con disturbio antrópico (Figura 1.5 C). Esta unidad se ubica entre los 3200 y 3500 m s. n. m. en las coordenadas 19° 15' 39" N y 99° 18' 55" O. Colinda con el bosque de *Quercus* spp. en su límite altitudinal superior y con el bosque de *Pinus hartwegii* en su límite altitudinal inferior (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015).



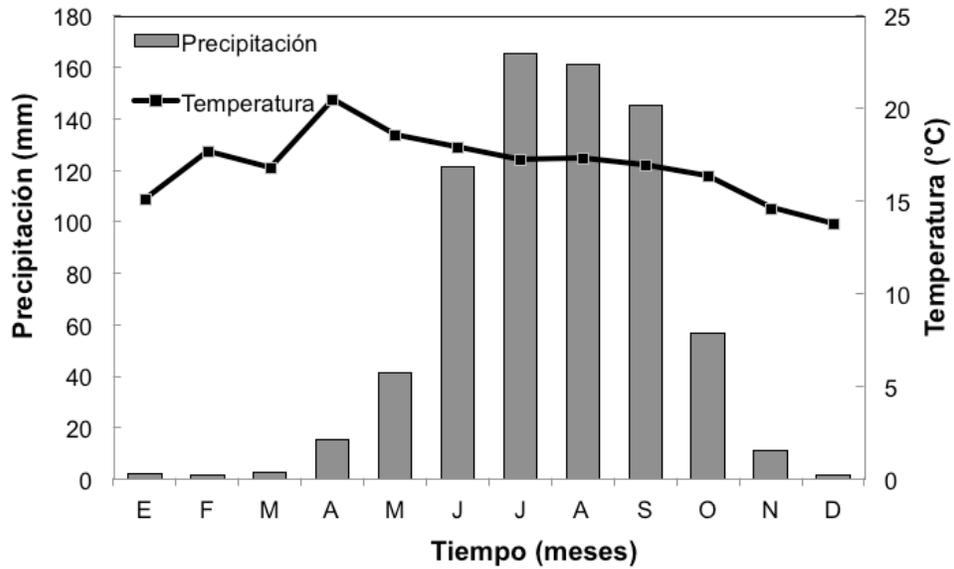
**Figura 1.5.** Localización del área de estudio. **A.** Ciudad de México. **B.** Ubicación de la Cuenca del río Magdalena en la Ciudad de México (CRM). **C.** Unidad número 8 en el bosque de *A. religiosa* de la CRMN (Mapa de México y de la Ciudad de México modificado de Galeana-Pizaña *et al.*, 2013 y mapa de la CRM modificado de Bonilla-Valencia *et al.*, 2016).

## Clima y suelo

De acuerdo a la clasificación de Köppen, la zona de estudio presenta un clima templado subhúmedo C (w<sub>2</sub>) (w) b (i') (Álvarez, 2000). La temperatura media anual oscila entre los 13 °C, y la precipitación anual es de 950-1300 mm (Dobler-Morales, 2010) (Figura 1.6). Este bosque se desarrolla en un relieve montañoso con un ascenso continuo en altitud, que proviene de roca ígnea extrusiva intermedia, desarrolladas durante el Terciario Medio hasta el Plioceno (Lugo-Hubp, 1989; Álvarez, 2000). El suelo del bosque de *A. religiosa* es principalmente de tipo Andosol húmico, y presenta en la superficie una capa oscura, rica en materia orgánica. En este bosque sigue su curso el río Magdalena, el cual nace en las estribaciones de los cerros Palma, San Miguel, Cochinos y Coconetla, a una elevación aproximada de 3,650 msnm (Álvarez, 2000).

## Vegetación

La mayoría de especies que componen el bosque de *A. religiosa* son de afinidad templada y cosmopolita. Este bosque presenta una alta heterogeneidad biológica y física (Figura 1.7). El estrato arbóreo es dominado por *A. religiosa*, que tiene asociaciones con otras especies como *Pinus hartwegii* en zonas de mayor altitud y *Quercus rugosa* en áreas de menor altitud. El estrato arbustivo es dominado por *Salix paradoxa* y *S. nigra*. En el estrato herbáceo los géneros más representados son *Senecio*, *Salvia* y *Ageratina* (Ávila-Akerberg, 2002; Santibáñez-Andrade, 2009; Santibáñez-Andrade, 2015).



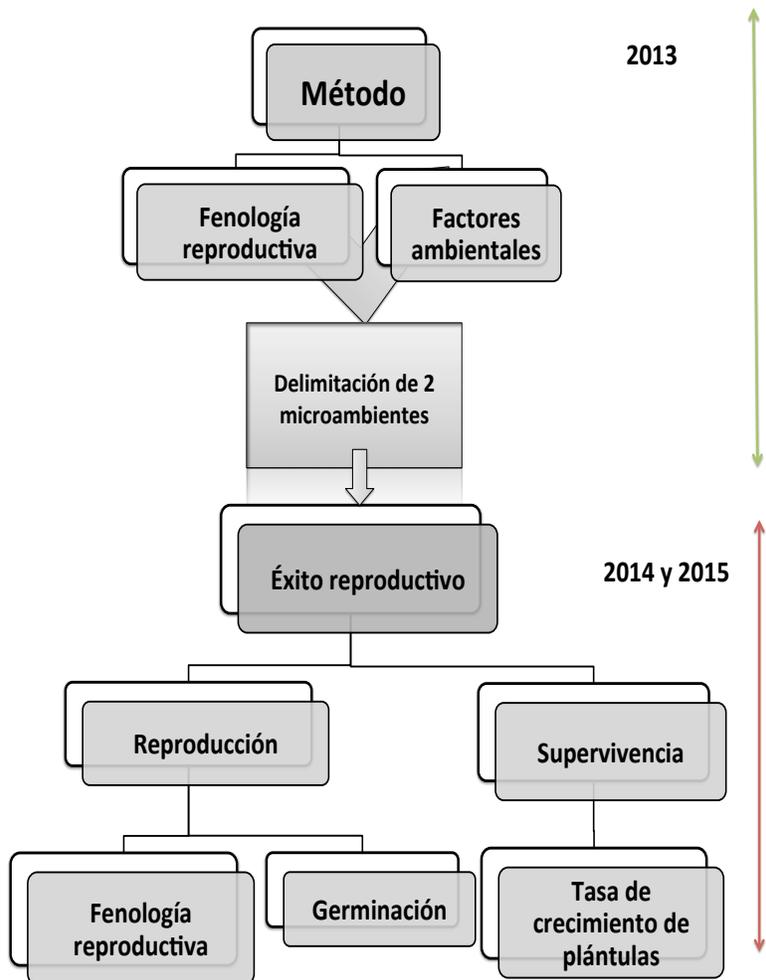
**Figura 1.6.** Climograma obtenido a partir de los datos de la estación meteorológica Desviación Alta al Pedregal (19°18 '00 " N -99° 14"00" O, a una altitud de 2470 msnm, en el periodo de 1967-2000) y de la estación meteorológica Monte Alegre (19°13'00" O, a una altitud de 3450 msnm, en el periodo de 1967-1987). Ambas estaciones se encuentran dentro de la delegación Magdalena Contreras (Tomado de Delgadillo- Durán, 2011).



**Figura 1.7.** Bosque de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena.

## DISEÑO DE ESTUDIO

El presente estudio evalúa el éxito reproductivo de *S. nigra* en dos microambientes del bosque de *A. religiosa*. La delimitación de estos microambientes se basaron en la relación entre la fenología reproductiva de *S. nigra* y las características microambientales durante el 2013 (Bonilla-Valencia *et al.*, 2016) (Figura 1.7). En los dos microambientes durante el 2014 y 2015, se determinó el éxito reproductivo de la especie mediante dos aspectos principales la reproducción y la supervivencia. Para la reproducción se estudió la fenología reproductiva y la germinación, y para la supervivencia se evaluó el índice de supervivencia y la tasa de crecimiento de las plántulas (Figura 1.7).



**Figura 1.7.**Diagrama de flujo que resume el método de trabajo.

## 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, Ciudad de México, 127 pp.
- Applequist W.L. 2013. A brief review of recent controversies in the taxonomy and nomenclature of *Sambucus nigra* sensu lato. *International Symposium on Elderberry. International Society for Horticultural Science*. pp. 25-33. *Acta Horticulturae*, Reino Unido. <[http://www.actahort.org/books/1061/1061\\_1.htm](http://www.actahort.org/books/1061/1061_1.htm)> (consultado 19 mayo 2015).
- Atkinson M.D. y Atkinson E. 2002. *Sambucus nigra* L. *Journal of Ecology* **90**: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, Ciudad de México, 86 pp.
- Baker H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:1-24.
- Baskin C.C. y Baskin J.M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. San Diego, EUA, 666p.
- Bjerknes A.L., Totland A., Hegland S.J. y Nielsen A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological conservation* **138**:1-12.
- Blossey B. y Notzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**: 887-889.
- Bolli R. 1994. Revision of the genus *Sambucus*. *Dissertationes Botanicae* **223**:1-227.
- Bonilla-Valencia L., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. 2016. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* (En prensa).
- Bryson C.T. y Carter R. 2004. Biology of Pathways for Invasive Weeds 1. *Weed Technology* **18**:1216-1220.

- Calderón de Rzedowski G y de Rzedowski J. 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.
- Castillo- Argüero S., Martínez- Orea Y., Meave J., Hernández-Apolinar M., Nuñez-Castillo O., Santibáñez- Andrade G. y Guadarrama-Chávez P. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A. y Cano-Santana Z. Eds. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*, pp.107-133. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. México.
- Castro-Diez P., Valladeres F., Alonso A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Revista Ecosistemas* **13**:61-68.
- Challenger A. Conceptos Generales de los ecosistemas de montaña en México. 2003. En: Sánchez Ó., Vega E., Peters E. y Monroy-Vilchis O. Eds. *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología, INE, SEMARNAT, Ciudad de México, México.
- Clergeau P.1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants In the temperate farmland. *Acta Oecologia* **13**:679-689.
- Cortés-Flores J., Andresen E. Cornejo-Tenorio G. e Ibarra-Manríquez G. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* **289**:445-454.
- Cortés-Flores J., Cornejo-Tenorio G. e Ibarra-Manríquez G. 2015. Flowering phenology and pollination syndromes in species with different growth forms in a Neotropical temperate forest of Mexico. *Botany* **93**:361-367.
- Davis D.D., Umbach D.M. y Coppolino J.B. 1981. Susceptibility of tree and shrub species and response of black cherry foliage to ozone. *Plant Diseases* **65**:904-907.
- Debussche M. y Isenmann P. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* **69**:414–426.
- Delgadillo-Durán E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 82 pp.
- 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, Ciudad de México, 50 pp.

Driscoll D. y Catford J. 2014. Invasive plants: New pasture plants pose weed risk. *Nature* **516**:37-37.

Espinosa F.J. y Sarukhán J. 1997. *Manual de malezas del valle de México: claves, descripciones e ilustraciones*. Universidad nacional Autónoma de México: Fondo de Cultura Económica, México, Ciudad de México, 408 p.

Elzinga J.A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A.E. y Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:432-439.

Ezcurra E., Mazari-Hiriart M., Pisanty I. Aguilar Y.A.G. 1999. The basin of México: critical environmental issues and sustainability. Collections. The United Nations University. New York. USA. 242 p.

Fitter A.H., Fitter R.S.R., Harris I.T.B. y Williamson M.H. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology* **9**: 55–60.

Galeana-Pizaña J. M., Ordóñez-Díaz J.A. B. and Corona-Romero N. 2013. Estimación de contenido de carbono en la Cuenca del río Magdalena, México. *Madera y bosques* **19**: 53-69.

Gilbert O.L. 1991. *The Ecology of Urban Habitats*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.

Hanan-Alipi A., Mondragón-Pichardo J. y Vibrans H. 2009. *Sambucus nigra* En: Vibrans H. Ed. *Malezas de México*.

<<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/caprifoliaceae/sambucus-nigra/fichas/pagina1.htm>> (consultado 12 enero 2015).

Heinrich W. y Schaller G. 1987. Veränderungen von Ökosystemstrukturen im Einflussbereicheines Dungemit-telwerkes. *Hercynia* **24**:328–334.

Hopfensperger K.N. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* **116**:1438-1448.

- Hultén E. y M. Fries. 1986. *Atlas of North European Vascular Plants North of the Tropic of Cancer*. Koeltz Scientific Books, Königstein, Alemania.
- Kabuce N. and Priede N. 2006. Invasive alien species fact sheet *Sambucus nigra*. Database of the European Network on Invasive Alien Species NOBANIS.  
<<http://www.nobanis.org/files/factsheets/Sambucus%20nigra.pdf>> (consultado 19 enero 2015).
- Kollmann J. y Reiner S.A. 1996. Demandas de Luz de plántulas de arbustos y matorrales en su establecimiento. *Flora Silvestres (Jena)* **191**:191-200.
- Leif J.W., Durling J.C. y Burgdof D.W. 2011. Comparison of seed germination techniques for common elderberry (*Sambucus nigra* L., sp. *canadensis*). *Native Plants Journal* **12**:133-135.
- Li Y.P., Feng Y.L. y Barclay G. 2012. No evidence for evolutionarily decreased tolerance and increased fitness in invasive *Chromolaena odorata*: implications for invasiveness and biological control. *Plant Ecology* **213**:1157-1166.
- Lugo-Hubp, J. 1989. *Diccionario geomorfológico, México*. Instituto de Geografía, Coordinación de Ciencia y Tecnología. Ciudad de México, México, 337 p.
- Luzuriaga A.L. Escudero A., Olano J.M. y Loidi J. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica* **27**: 57-66.
- Matesanz S., Horgan-Kobelski T. y Sultan S.E. 2015. Evidence for rapid ecological range expansion in a newly invasive plant. *AoB plants* **38**: 1-12.
- Merino L. 2004. Conservación o deterioro: el impacto de las políticas públicas en las instituciones comunitarias y en los usos de los bosques en Mexico. SEMARNAT, INE, CCMSS, Ciudad de México. México.
- Mooney H.A. y Cleland, E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:5446-5451.
- Montero-Castaño A, Vilà M. y Ortiz-Sánchez F.J. 2014. Pollination ecology of a plant in its native and introduced areas. *Acta Oecologica* **56**:1-9.
- Morellato L.P.C., Alberton B., Alvarado S.T., Borges B., Buisson E., Camargo M.G.G. y Mendoza I. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* **195**: 60-72.

- Mortimer A. M. 1990. The biology of weeds. En: R.J. Hance y K. Holly. Eds. *Weed control handbook: Principles* 8 ed., 1-42pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres, Reino Unido
- Munguía-Rosas M.A., Ollerton J., Parra-Tabla V y De-Nova J.A. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* **14**:511-521.
- Munguía-Rosas M.A., Parra-Tabla V. y Montiel S. 2013. Extreme variation in the reproductive phenology of the weed *Ruellia nudiflora*. *Weed Research* **53**:328-336.
- Parker I.M., Rodriguez J. y Loik M.E. 2003. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology* **17**:59-72.
- Pollard F. y 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.
- Rachwal L. 1983. Tolerance variability of trees and shrubs to high concentrations of SO<sub>2</sub> and heavy metals. *Aquilo Botanica* **19**:342–353.
- Randall R. 2007. Global Compendium of Weed database <<http://www.hear.org/gcw>> (consultado 12 junio 2015).
- Rejmanek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* **25**:497-506.
- Reyes-Ronquillo I.G. 2014. Las malezas de la Cuenca del río Magdalena, D.F. indicadoras del estado de conservación del bosque. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 59 pp.
- Richardson D.M, Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D y West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6**:93-107.
- Salehian H. 2013. A comparison of ploidy status and weed growth analysis in different habitats. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences* **5**:2972-2978.

- Santibañez-Andrade G. 2009. 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, Ciudad de México, 134 pp.
- Santibañez-Andrade G., Castillo-Argüero S. y Martínez-Orea Y. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)* **36**:299-313.
- Santibañez-Andrade G., Pizarro-Hernández C. y Castillo-Argüero S. 2016. Estructura y composición de las malezas. En. Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. Y Romero-Romero M.A. Eds. Las malezas de la cuenca del río Magdalena. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México. México.
- Schnitzer S.A., van der Heijden G., Mascaró y Carson W.P. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* **95**: 3008-3017.
- Reyes-Ronquillo I.G. 2014. Las malezas de la Cuenca del río Magdalena, D.F. indicadores del estado de conservación del bosque. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 59 pp.
- Traveset A. y Richardson D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 208–216.
- van der Maarel E., de Cock N. y de Wildt E. 1985. Population dynamics of some major woody species in relation to long-term succession on the dunes of Voorne. *Vegetatio* **61**:209-219.
- Vieira B.D.C. y Silveira F.A.O. 2010. Reproductive phenology, seed germination and ex situ conservation of *Pseudananas sagenarius* in a semi-deciduous tropical forest fragment. *Plant Species Biology* **25**:214-220.
- Villaseñor J.L. y Espinosa-García F.J. 2004. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and distributions* **10**:113-123.
- Villaseñor R.J.L. y Magaña P. 2006. Plantas introducidas en México. *Ciencias* **82**:38-40.
- Yan X.H., Zhou B., Yin Z.F., Wang N. y Zhang Z.G. 2015. Reproductive biological characteristics potentially contributed to invasiveness in an alien invasive plant *Bidens frondosa*. *Plant Species Biology* **31**:107-116.

Zimdahl R. 2013. *Fundamentals of Weed Science*, 4 ed. Academic Press. Elsevier. San Diego California, USA, 556 P.

## **CAPÍTULO 2**

### **Fenología reproductiva y su efecto materno en la germinación de la maleza *Sambucus nigra***

#### **INTRODUCCIÓN**

La fenología reproductiva estudia la relación entre los factores abióticos, con la secuencia temporal de las fases de floración, fructificación y producción de semillas (Rathcke y Lacey, 1985; Donohue, 2009; Galloway y Burgess, 2009; Morellato *et al.*, 2016). La mayoría de los estudios de fenología reproductiva, se han enfocado en determinar la relación entre los patrones de floración y fructificación con los factores ambientales, sin embargo, no toman en cuenta las etapas posteriores del ciclo de vida de las plantas, como el desarrollo de semillas en la planta madre y la germinación.

Los factores abióticos que determinan la fenología reproductiva de las plantas, tienen un efecto ambiental materno en la germinación (Donohue, 2009). Esto es debido a que durante el desarrollo de semillas en la planta madre, los factores abióticos favorecen el desarrollo de estructuras de las semillas, como la cubierta seminal que impone restricciones mecánicas para la germinación y el endospermo (2/3 origen materno), que es un tejido de nutrición y que determina el potencial de germinación (Baskin y Baskin, 1998; Holdsworth *et al.*, 2008; Donohue, 2009). El efecto materno de la fenología reproductiva, es un ejemplo de plasticidad fenotípica, en el cual, el fenotipo de la progenie está en función de las condiciones ambientales de la planta madre y es una vía abandonada frecuentemente de los estudios de historias de vida de las plantas (Donohue, 2009).

En los ecosistemas estacionales como los bosques templados, es evidente el efecto ambiental materno de la fenología reproductiva (Williams-Linera, 2003; Cortés-Flores *et al.*, 2015). En estos sitios se ha encontrado que las condiciones de luz y temperatura, durante el desarrollo de flores, frutos y semillas, determinan la probabilidad y la tasa de germinación (Lacey, 1997; Simpson y Dean, 2002). Para las malezas el efecto materno de la fenología reproductiva en la germinación, representa un rasgo clave de su historia de vida, que permite su establecimiento en condiciones de disturbio (Luzuriaga *et al.*, 2005). Autores como Luzuriaga *et al.* (2005) y Hejman *et al.* (2012), han demostrado que las malezas que desarrollan flores, frutos y semillas en sitios con disturbios, tienen mayores probabilidades de germinación.

Las malezas presentan patrones reproductivos plásticos, que se caracterizan por una baja sincronía de la producción de flores y frutos, y una rápida adquisición de recursos y asignación a las estructuras reproductivas en desarrollo (Sultan, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Rejmánek, 2000; Elzina *et al.*, 2007; Wolkovich y Cleland, 2010; Hejman *et al.*, 2012; Hernández-Verdugo *et al.*, 2015). No obstante, actualmente hay pocos estudios para las malezas que evalúen el efecto materno de los patrones reproductivos, en la germinación (Post *et al.*, 2001; Munguía-Rosas *et al.*, 2013; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). En México sólo hay un estudio de fenología reproductiva de *S. nigra*, a pesar de que es considerada una maleza de amplia distribución de los bosques templados de *A. religiosa* (Arreguín-Sánchez,

2001; Applequist, 2013; Santibáñez- Andrade *et al.*, 2015; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). En este estudio Bonilla-Valencia *et al.* (2016), determinaron que la producción de flores y frutos de *S. nigra*, es mayor en microambientes con mayor apertura del dosel y cantidad de luz, así como en sitios que presentan mayores concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo.

Por la importancia del estudio del efecto materno en *S. nigra*, el presente capítulo tiene como objetivos: (1) conocer los patrones de floración y fructificación de *S. nigra* y su relación con los factores microambientales, así como determinar cómo los factores microambientales influyen en la fenología reproductiva, (2) determinar si los patrones reproductivos presentan asincronía y plasticidad, los cuales son atributos propios de las malezas y (3) establecer si el aumento de las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo, favorece el incremento de flores y frutos y si tienen un efecto materno en el porcentaje de germinación. Dado que la mayoría de las malezas favorecen su éxito reproductivo en condiciones de mayor cantidad de luz, se espera que los individuos de *S. nigra* del microambiente uno, presenten mayores cantidades de flores y frutos, y altos porcentajes de germinación. Así mismo, se espera que los incrementos de nitrógeno y fósforo del suelo, favorezcan el aumento de estructuras reproductivas y tengan un efecto materno en el incremento de la germinación.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

*Área de estudio:* El estudio se realizó en dos microambientes que difieren por sus características de apertura del dosel y cantidad de luz (Cuadro 1.1 y Figura 1.3). Estos microambientes fueron determinados previamente por Bonilla-Valencia *et al.* (2016).

*Registro de la fenología reproductiva:* Para los dos microambientes se delimitaron siete parcelas de 25 x 25 m, dejando un mínimo de 50 m de distancia entre ellas. La selección de estas parcelas fue a través de la localización de coordenadas (X, Y) al azar. Dentro de estas parcelas se marcaron a todos los individuos de *S. nigra* (sauco) mayores a 3 m de altura, que presentaran estructuras reproductivas, teniendo un total de 103 individuos. A cada individuo

se le registró de manera mensual el porcentaje de flores y frutos jóvenes y maduros durante tres años (2013-2015).

Para determinar la cantidad de flores y frutos maduros por individuo se utilizó la escala porcentual propuesta por Fournier y Charpantier (1975) y modificada por Bonilla-Valencia *et al.* (2016), en la cual en una escala del uno al cinco se estimó el porcentaje de flores y frutos con respecto al total de ramas (Cuadro 2.1). En esta escala un rango de uno, significa que hasta el 10% de las ramas presentan estructuras reproductivas, un rango de dos, representa que del 11% hasta 25%, de las ramas presentan estructuras reproductivas, etc. Se tomaron como flores maduras a todas las flores abiertas de color blanco y a los frutos maduros que presentaron color morado o púrpura.

**Cuadro 2.1.** Escala fenológica propuesta por Fournier y Charpantier (1974) y modificada por Bonilla-Valencia *et al.* (2016).

<b>Rango</b>	<b>Cantidad de estructuras</b>
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%

*Sincronía de los patrones reproductivos:* Con el fin de conocer en los dos microambiente la sincronía temporal de los patrones de floración y fructificación, en cada individuo de *S. nigra* se calcularon los índices de sincronización de Augspurger (1983), utilizando la función S12 del paquete Flower, con el programa R (v 2.14.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT). Este índice se basa en los índices de sincronía individual ( $X_I$ ) fórmula [1] para determinar el índice de sincronía de la población ( $Z$ ) fórmula [2].

$$X_i = (1/n - 1)(1/f_i) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i} \quad [1]$$

Dónde:  $X_i$  es el índice de sincronización individual,  $n$  es el número de individuos en la población,  $f_i$  es el número de días en el que el individuo  $i$  tiene un evento fenológico y  $e_j$  es el número de días en el que ambos individuos  $i$  y  $j$  tienen un evento fenológico común.

$$Z = (1/n) \sum_{j=1}^n X_i \quad [2]$$

Dónde:  $Z$  representa el índice de sincronización poblacional,  $n$  el número de individuos en la población y  $X_i$  es el índice de sincronía por individuo obtenido en la fórmula [1]. Cuando  $Z$  es igual a uno los individuos de la población presentan completa sincronía y  $Z$  igual a cero representa completa asincronía.

*Variación de la cantidad de estructuras reproductivas:* La plasticidad de los patrones de floración y fructificación, se calculó mediante el índice de repetibilidad, desarrollado por Nakagawa Schielzeth (2010) y propuesto para los estudios de fenología por Munguía-Rosas *et al.* (2013). El índice de repetibilidad se define como la variación total, entre medidas repetidas del mismo sistema de estudio fórmula [3]. El índice de repetibilidad se calculó mediante un ajuste lineal de efectos mixtos (LMM por sus siglas en inglés) y una estimación de máxima verisimilitud restringida (REML por sus siglas en inglés), con la función rpt.remlLMM por medio del programa r (v 2.14.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT), con un intervalo de confianza del 95%, 1000 permutaciones, del paquete rptR con R 2.14.1 (Nakagawa y Schielzeth, 2010). Con el índice de repetibilidad se obtuvo el índice de plasticidad mediante la fórmula [4]

$$RM = \frac{\sigma^2_\alpha}{\sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta} \quad [3]$$

Dónde:  $RM$  es el índice de repetibilidad,  $\sigma^2_\alpha$  es la varianza individual de los efectos aleatorios y  $\sigma^2_\beta$  es la varianza del error aleatorio. Cuando  $Pl$  es igual o cercano a uno, indica plasticidad y cuando es igual a cero indica ausencia de plasticidad.

$$Pl = 1 - RM \quad [4]$$

Dónde: *Pl* es el índice de plasticidad y *RM* es el índice de repetibilidad.

*Efecto del nitrógeno y fósforo:* Para determinar el efecto del nitrógeno (N) y el fósforo (P) del suelo, con el objetivo de homogenizar los tratamientos, se seleccionaron 18 individuos en cada microambiente que presentaron patrones reproductivos semejantes. A cada individuo en el mes de febrero del 2015, se les aplicaron fertilizantes en un radio de 50 cm alrededor del árbol, los tratamientos fueron los siguientes: N1 N2, P1, P2, N1xP1 y Control (Cuadro 2.2). Cada tratamiento fue replicado tres veces. Para la adicción de nitrógeno se utilizó un fertilizante de sulfato de amonio  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  y para la adicción de fósforo se utilizó un fertilizante de fósforo fórmula triple  $[\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{xH}_2\text{O}]$ .

**Cuadro 2.2** Tratamientos de fertilización con nitrógeno y fósforo

<b>Tratamientos</b>	<b>Cantidad de fertilizante</b>	<b>Concentración proporcional</b>
N1	412 g	50%
N2	824 g	100%
P1	555 g	50%
P2	1236 g	100%
N1xP1	412 g y 555 g	50% N y 50% P
Control	Condiciones naturales	Condiciones naturales

Las cantidades añadidas de fertilizantes se basaron en los perfiles químicos del suelo, obtenidas durante el 2013 y 2014 (Bonilla-Valencia *et al.*, 2016) y a las recomendaciones del Doctor Agustín Quiroz Flores (com.pers). De marzo a diciembre del 2015, se registró en cada individuo la cantidad de flores y frutos y el porcentaje de germinación de acuerdo a la escala fenológica de Fournier y Charpantier (1974) y modificada por Bonilla-Valencia *et al.* (2016) (Cuadro 2.2).

*Colecta de semillas y germinación.* Para cada microambiente se seleccionaron 30 plantas madre (60 en total) y 18 plantas madre provenientes de cada fertilización del suelo (36 plantas madre total). En cada individuo se colectaron frutos provenientes de 3 ramas. Estos

frutos se colocaron en bolsas de papel y fueron transportadas al Laboratorio de Dinámica de Comunidades de la Facultad de Ciencias, UNAM para su procesamiento. Los frutos se secaron en condiciones de sombra durante una semana y se extrajeron las semillas de los frutos con pinzas de metal. Estas semillas pasaron una prueba de flotabilidad, que consistió en sumergirlas en 200 ml de agua. Las semillas que se hundieron indicaron embriones vivos y fueron seleccionadas para la prueba de germinación. Las semillas destinadas para la prueba de germinación, fueron desinfectadas durante 5 minutos en Hipoclorito de Sodio comercial de la marca Cloralex 1:2 (500 ml de cloro al 6% por cada litro de agua), se enjuagaron dos veces con agua destilada.

Por cada planta madre se sembraron 30 semillas en una caja de Petri, con agar al 1% de la marca REASOL y selladas con plástico (Parafilm). Las pruebas de germinación se realizaron en una cámara de germinación (Lab-Line instrumentas, Inc., Nuare; Focos luz blanca Osram Universal, 20 watts, Brasil) con temperatura y luz fluctuante: 12 horas luz/24°C y 12 horas obscuridad/ 12°C. Se registró el porcentaje de germinación cada tercer día durante 3 meses. Los datos de germinación acumulada fueron transformados al arcoseno (Zar, 1974) y se ajustaron a un modelo sigmoides exponencial (formula 5) con el programa TableCurve.

$$y = \frac{a}{[1 + b]^{(-cx)}} [5]$$

*Caracterización de las condiciones ambientales:* Para registrar la temperatura de manera continua, durante los tres años de estudio en cada microambiente se instalaron medidores de humedad y temperatura (HOBO Onset Corporation USA) a nivel de la superficie del suelo. Así mismo se consultaron de los promedios de precipitación mensual de la estación meteorológica Montealegre Ciudad de México ([smn.cna.gob.mx/climatologia](http://smn.cna.gob.mx/climatologia), Lira-Colorado 2010). Para conocer las condiciones lumínicas, durante los tres años de estudio se tomaron fotografías hemisféricas cada dos meses (cámara digital Nikon D80 con lente “ojo de pescado” EX SIGMA4.5 2:28 DCHSM). Estas fotografías fueron tomadas a las 8:00 am, dirigiendo la parte superior del lente hacia el norte. Posteriormente las fotografías

fueron analizadas con el programa Gap Light Analyzer GLA, 2.0 (Frazer *et al.*, 2000) para determinar la fracción de apertura del dosel y el factor de sitio global, que se define como el porcentaje de transmisión de luz total en moles fórmula [6] (Canham *et al.*, 1990).

$$FSG = (FSD-FSI)/2 \quad [6]$$

Dónde: FSG es el factor de sitio global, FSD es el porcentaje de luz directa y FSI es el porcentaje de luz difusa.

Para los tres años tanto en la temporada seca como de lluvia se tomaron muestras de suelo en cada parcela, para sus análisis químicos en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Posgraduados, campus Montecillo (COLPOS). Las variables que se analizaron fueron pH, mediante la relación de suelo y agua 1:2, conductividad eléctrica en agua (C.E), con la relación 1:5 y un puente de conductividad eléctrica, porcentaje de materia orgánica (M.O), mediante una digestión húmeda con determinación Walkley-Black y se obtuvo la concentración de fósforo (P) inorgánico disponible por medio una extracción de  $\text{NaHCO}_3$  al 0.5 M (pH 8.5) con determinación colorimétrica. Así mismo se determinó el porcentaje de nitrógeno (N), mediante una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico con destilación Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N. Por último se determinó la concentración de potasio (K) con la extracción de  $\text{NH}_4\text{OAc}$ , con pH 7 por fotometría de llama. Para conocer la humedad del suelo en las parcelas, se pesaron y secaron muestras del suelo, en un horno a  $100^\circ\text{C}$ , el porcentaje de humedad se calculó con la fórmula [7] (Reynolds, 1970).

$$H\% = ((Pehu-Pese)/Pese)*100 \quad [7]$$

Dónde:  $H\%$  es la humedad del suelo,  $Pehu$  es el peso del suelo húmedo,  $Pese$  es el peso del suelo seco.

*Análisis estadístico:* para determinar si hay diferencias significativas entre los dos microambientes se realizaron pruebas U de Mann-Whitney entre los patrones de reproductivos y las características ambientales de ambos microambientes. Para establecer

qué factores microambientales influyen en la fenología reproductiva, se realizaron correlaciones de Spearman y un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Para conocer el efecto materno de la variación y sincronía de los patrones reproductivos, así como del aumento de las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo, en el porcentaje de germinación se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) entre, porcentaje de flores y frutos y el porcentaje de germinación por individuo con el programa R (v 2.14.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

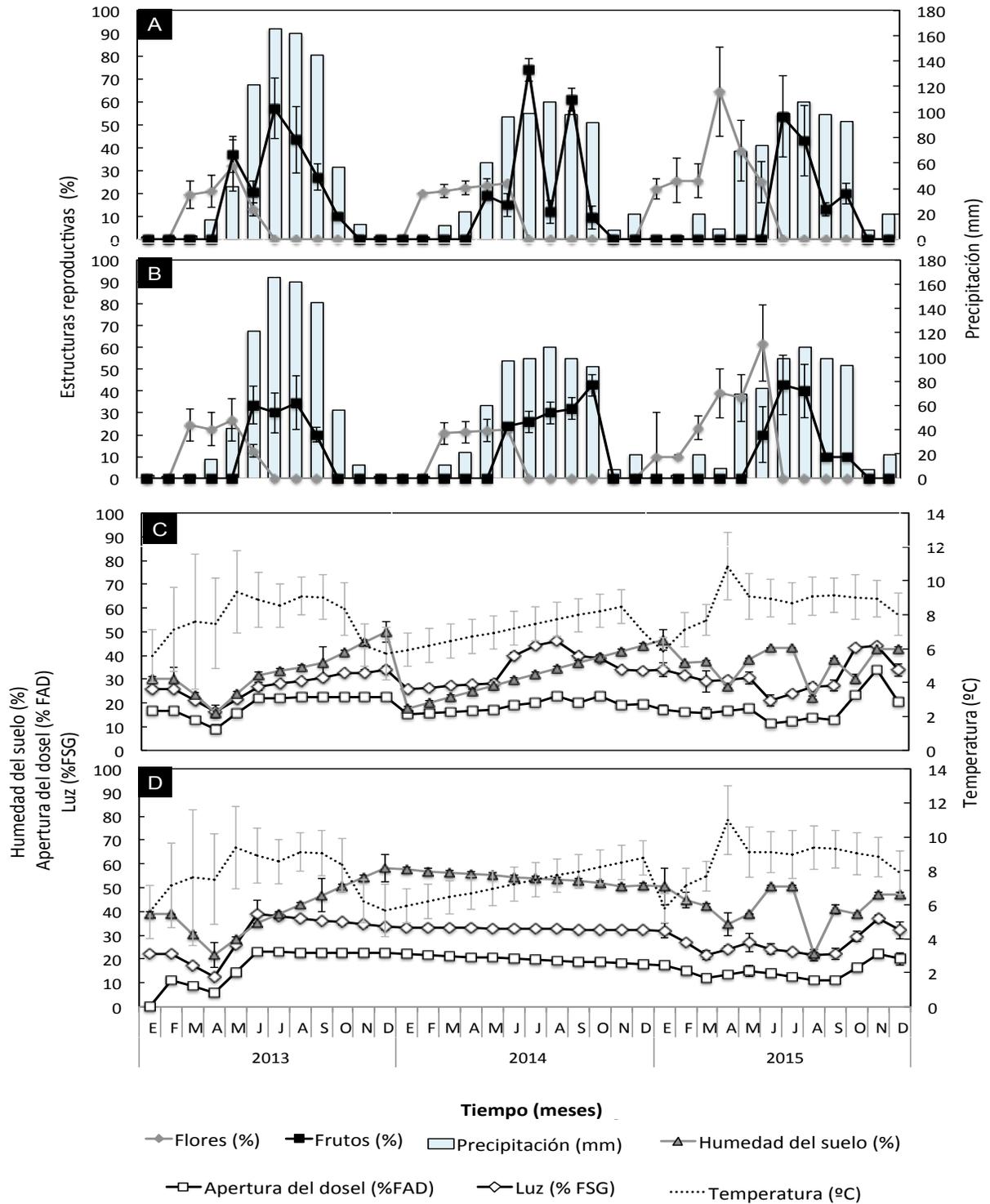
## **RESULTADOS**

### ***Condiciones microambientales y patrones reproductivos***

De acuerdo a los patrones de fenología reproductiva de los individuos de *S. nigra*, no se encontraron diferencias significativas entre el microambiente uno y dos ( $P > 0.05$ ). Sin embargo, en el microambiente uno se encontraron mayores porcentajes de flores ( $26.59 \pm 7$ ) y frutos ( $32.19 \pm 10$ ) con respecto al microambiente dos (Cuadro 2.3, Figura 2.1). Para ambos microambientes los patrones reproductivos presentaron índices de sincronía bajos e índices de plasticidad altos (Cuadro 2.3). En relación con las características microambientales, se encontraron diferencias significativas entre la temperatura, la cantidad de luz, la apertura del dosel y las características del suelo de humedad, materia orgánica y nitrógeno (Cuadro 2.3, Figura 2.1). En el microambiente uno se presentó una mayor variación temporal de las condiciones microambientales y de la cantidad de estructuras reproductivas (Figura 2.1).

**Cuadro 2.3.** Resumen de las condiciones microambientales y de los patrones de floración y fructificación en los dos microambientes (\*, \*\*indica diferencias significativas  $P < 0.05$  por la prueba de Mann Whitney).

	<b>M1</b>	<b>M2</b>
<b>Patrones reproductivos</b>		
Flores (%)	26.59 ± 7	17.68 ± 7
Frutos (%)	32.19 ± 10	28.25 ± 7
Sincronía flores (Z)	0.625	0.53
Sincronía frutos (Z)	0.495	0.581
Plasticidad flores (PI)	0.927	0.974
Plasticidad frutos (PI)	0.9	0.9
<b>Factores microambientales</b>		
Temperatura (°C)	7.82 ± 0.63	7.88 ± 0.64
Luz (%FSG)	18.00 ± 2.3*	17.00 ± 2.39**
Apertura dosel (%FAD)	30.86 ± 3.51*	29.65 ± 3.14**
<b>Factores edáficos</b>		
Humedad (%)	33.71 ± 4.40*	45.66 ± 4.94**
pH( 1:2, H <sub>2</sub> O)	5.7 ± 0.058	5.75 ± 0.075
C.E (dS/m)	0.06 ± 0.013	0.08 ± 0.019
M.O (%)	17.9 ± 2.07*	21.96 ± 1.35**
N (%)	0.62 ± 0.04*	0.7 ± 0.05**
P (ppm)	10.25 ± 3.34	12.47 ± 5.40
K (meq/100g)	0.9 ± 0.10	1.03 ± 0.12



**Figura 2.1.** Patrones de fenología reproductiva de *S. nigra* y factores microambientales, **A** y **C** microambiente uno, **B** y **D** microambiente dos.

### ***Relación de los factores microambientales con la fenología reproductiva***

Las correlaciones entre la precipitación con la cantidad de frutos fueron positivas para el microambiente uno y dos durante los tres años (Cuadro 2.4). No obstante, las correlaciones entre la cantidad de flores y frutos con la temperatura, la apertura del dosel, la cantidad de luz y la humedad del suelo, fueron diferentes durante los tres años de estudio para los dos microambientes (Cuadro 2.4). Para el año 2013 en el microambiente uno, se encontró una correlación positiva entre el porcentaje de flores, con la apertura del dosel y la cantidad de luz, así como una correlación negativa con la humedad del suelo. Por su parte en el microambiente dos, los resultados mostraron correlaciones negativas entre el porcentaje de flores con la apertura del dosel, la luz y la humedad, así como, correlaciones positivas entre el porcentaje de frutos con la temperatura, la apertura del dosel y la cantidad de luz (Cuadro 2.4).

En el año 2014 para el microambiente uno, se encontraron correlaciones negativas entre la cantidad de flores con la temperatura, la apertura del dosel, y la humedad del suelo. Así mismo, se presentaron correlaciones positivas entre la cantidad de frutos con la apertura del dosel. En relación al año 2015 en el microambiente dos se encontraron correlaciones significativas y negativas entre el porcentaje de frutos con la apertura del dosel y la luz (Cuadro 2.4).

**Cuadro 2.4.** Coeficientes de correlación de *Spearman* entre la cantidad de flores y frutos con variables microambientales mensuales (\* indican diferencias significativas  $P < 0.05$ ).

	M1		M2	
	Flores (%)	Frutos (%)	Flores (%)	Frutos (%)
<b>2013</b>				
Precipitación (mm)	-0.225	0.863*	-0.263	0.930*
Temperatura (°C)	0.344	0.748*	0.289	0.604*
Apertura dosel (%FAD)	0.687*	0.376	-0.597*	0.572*
Luz (%FSG)	0.787*	0.080	-0.594*	0.659*
Humedad (%)	-0.726*	-0.040	-0.797*	-0.001
<b>2014</b>				
Precipitación (mm)	-0.211	0.670*	-0.048	0.895*
Temperatura (°C)	-0.507*	0.355	-0.401	0.421
Apertura dosel (%FAD)	-0.594*	0.606*	0.402	-0.420
Luz (%FSG)	-0.492	0.203	0.404	-0.418
Humedad (%)	-0.584*	0.203	0.406	-0.366
<b>2015</b>				
Precipitación (mm)	-0.443	0.732*	-0.107	0.762*
Temperatura (°C)	0.223	0.191	0.271	0.292
Apertura dosel (%FAD)	-0.226	-0.307	-0.198	-0.516*
Luz (%FSG)	-0.234	-0.281	-0.272	-0.513*
Humedad (%)	-0.181	-0.308	0.095	-0.246

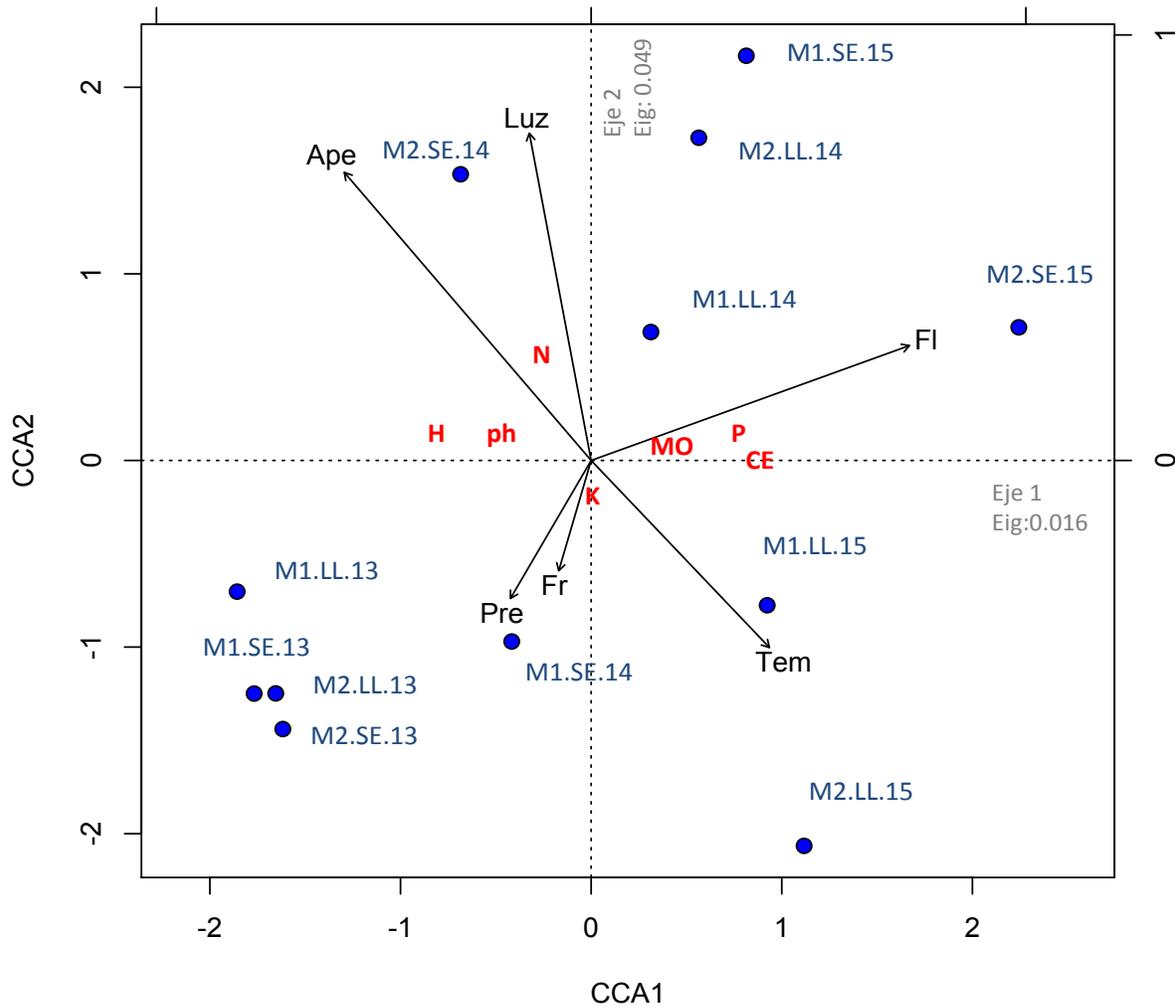
### ***Relación de las temporadas de secas y de lluvias con la fenología reproductiva***

En el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) mostró una varianza explicada del eje 1 fue de 0.507, para el eje 2 de 0.12 y para el eje 3 de 0.16. Los resultados de las permutaciones de Montecarlo, indican que la ordenación prueba una representación significativa de los datos ( $P < 0.05$ ) (Cuadro 2.5). Se encontró que el microambiente uno y dos durante la temporada de lluvia del 2014, así como, el microambiente uno y dos durante la temporada seca del año 2015, se relacionan con los porcentajes de flores, la cantidad de materia orgánica (MO), el fósforo (P) y la conductividad eléctrica (CE) del suelo (Figura 2.2).

Para el año 2013 en los dos microambientes para ambas temporadas, se encontraron relaciones positivas entre los porcentajes de frutos con la precipitación y la cantidad de potasio (K) del suelo (Figura 2.2). Así mismo, en el microambiente dos durante la temporada seca del año 2014, se encontró una relación positiva entre la apertura del dosel y la cantidad de luz con la cantidad de nitrógeno (N), humedad (H) y pH del suelo (Figura 2.2). En los microambiente uno y dos durante la temporada de lluvia se encontraron relaciones positivas con la temperatura (Figura 2.2).

**Cuadro 2.5.** Resumen estadístico del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).

	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>
Raíces características	0.016	0.04	0.016
"eigen valores"			
Varianza explicada (%)	0.507	0.12	0.04
Varianza acumulada	0.507	0.519	0.523
Correlación de Pearson	1	1	1



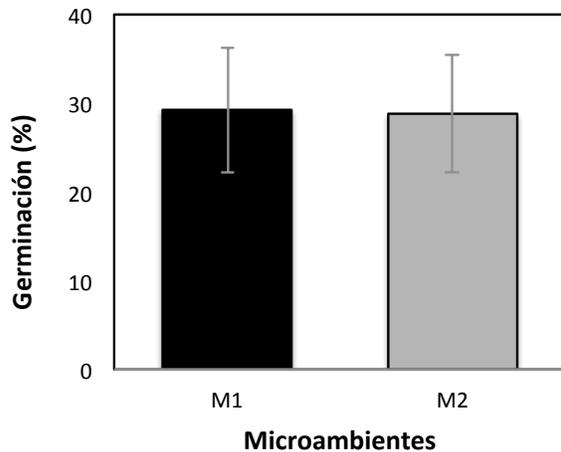
**Figura 2.2.** Análisis de Correspondencia Canónica de la fenología reproductiva de *S. nigra* con los factores ambientales. M1 = microambiente uno, M2 = microambiente dos, LL = temporada de lluvia, Se = temporada seca, 13 = año 2013, 14 = año 2014, 15 = año 2015, Fl = Flores, Fr = frutos, Pre = precipitación, Tem = temperatura, Ape = apertura del dosel, Luz = cantidad de luz, N = nitrógeno, P = fósforo, K = potasio, MO = materia orgánica, CE = conductividad eléctrica, H = humedad del suelo.

***Efecto de la cantidad y sincronía de estructuras reproductiva sobre el porcentaje de germinación***

El análisis de GLMM no mostró un efecto significativo de la cantidad y sincronía de estructuras reproductivas en el porcentaje de germinación, tanto para el microambiente uno como para el microambiente dos (Cuadro 2.6). El porcentaje de germinación fue similar en ambos microambientes (Kruskal-Wallis  $P>0.05$ ) (Figura 2.3).

**Cuadro 2.6.** GLMM del efecto de la cantidad de estructuras reproductiva y sincronía en el porcentaje de germinación en los microambientes uno y dos.

Germinación (Binomial Logit)				
	Coef.	SE	Z	P
Microambiente 1				
intercepto	-3.657	3.812	-0.959	0.337
Cantidad de flores	0.011	0.083	0.133	0.894
Cantidad de frutos	0.018	0.046	0.406	0.658
Sincronía flores	0.901	6.176	0.146	0.884
Sincronía frutos	-0.752	4.71	-0.16	0.873
Microambiente 2				
intercepto	-8.464	6.687	-1.266	0.206
Cantidad flores	-4	0.033	0.134	0.893
Cantidad frutos	0.02	0.043	0.466	0.641
Sincronía flores	-1.653	5.603	-0.295	0.768
Sincronía frutos	8.663	8.125	1.066	0.286



**Figura 2.3.** Porcentaje de germinación para el microambiente uno y dos.

***Efecto del aumento del nitrógeno y fósforo del suelo sobre la cantidad de estructuras reproductivas y su efecto materno en la germinación***

No se encontraron diferencias significativas de las cantidades de flores, frutos y los porcentajes de germinación, entre los microambientes uno y dos (Kruskal-Wallis  $P > 0.05$ ). De acuerdo al análisis de GLMM realizado para el microambiente uno, se encontraron efectos significativos en la cantidad de flores y frutos, los cuales fueron negativos para los tratamientos N2 y P2, así como positivo para el tratamiento N1xP1, en este microambiente no se encontraron efectos significativos en la cantidad de frutos (Cuadro 2.7).

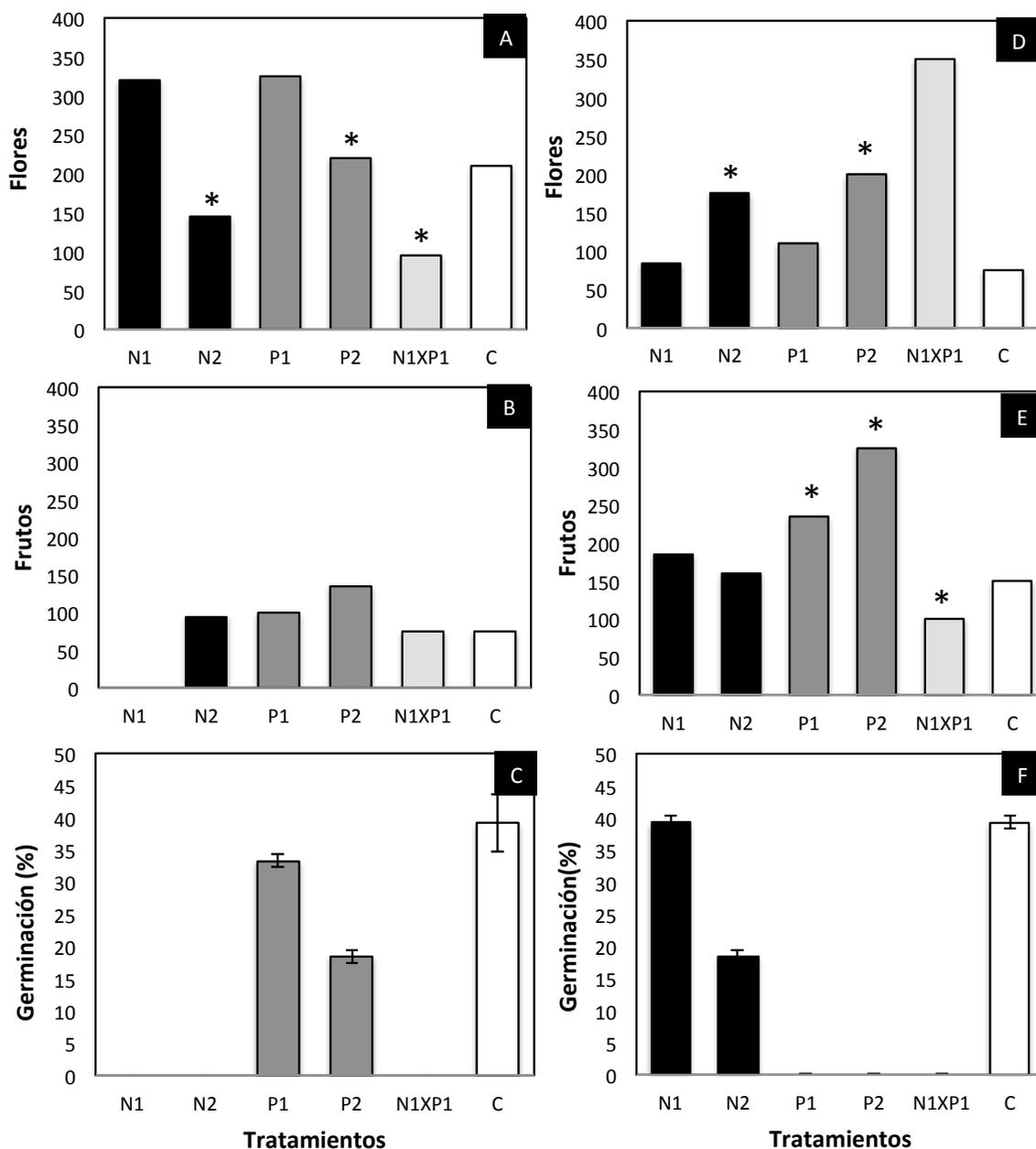
Para el microambiente dos se encontraron efectos significativos y positivos en las cantidades de flores en los tratamientos N2 y P2. Para la cantidad de frutos, se encontraron efectos significativos y positivos en los tratamientos P1 y P2 y un efecto negativo para el tratamiento N1xP1 (Cuadro 2.7). Con respecto a la germinación no se encontraron efectos significativos en los porcentajes de germinación, en ninguno de los tratamientos de fertilización (Cuadro 2.7).

Para el microambiente uno, las mayores cantidades de flores se encontraron en los tratamientos de fertilización N1 y P1 (Figura 2.4 A), con respecto a la cantidad de frutos, se encontraron cantidades similares en todos los tratamientos de fertilización, no obstante el tratamiento P1, presentó la mayor cantidad de frutos (Figura 2.4 B). En el microambiente uno, germinaron únicamente las semillas de los tratamientos P1, P2 y control (Figura 2.4 C).

En relación con el microambiente dos, se encontró la mayor cantidad de flores en los tratamientos N2, P2 y N1xP1 (Figura 2.4 D). Las mayores cantidades de frutos se encontraron en los tratamientos de fertilización P1 y P2 (Figura 2.4 E). Las semillas del microambiente dos germinaron en los tratamientos N1 y N2 y control (Figura 2.4 F).

**Cuadro 2.7.** GLMM del efecto de la fertilización del suelo en la cantidades de flores, frutos y en los porcentajes de germinación de los individuos de *S. nigra*, en los microambiente uno y dos. N = fertilización con nitrógeno (sulfato de amonio  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ), P = fertilización con fósforo (formula triple  $[\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot x\text{H}_2\text{O}]$ ): N1 = 412 g, N2 = 824 g, P1 = 555 g, P2 = 1236 g, N1xP1= 412 g x 555 g, C = control. (\* Indican diferencias significativas  $P < 0.001$ ).

<b>Microambiente 1</b>					<b>Microambiente 2</b>			
Poisson	Flores				Flores			
Logit								
	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Intercepto	16	0.894	17.889	<0.001*	4.25	0.461	9.22	<0.001*
N1	0.5	1.255	0.398	0.69	0.5	0.632	0.791	0.429
N2	-8.75	1.078	-8.115	<0.001*	4.5	0.806	5.582	<0.001*
P1	0.25	1.269	0.197	0.844	1.25	0.698	1.79	0.073
P2	-5	1.161	-4.030	<0.001*	5.75	0.844	6.812	<0.001*
N1xP1	-11.25	1.018	-11.045	<0.001*	-0.5	0.632	-0.791	0.429
Poisson	Frutos				Frutos			
Logit								
	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Intercepto	-15.3	285.27	-0.054	0.957	2.224	0.073	30.258	<0.001*
N1	-3.75	4.33	-8.66	0.957	1.75	0.915	1.912	0.005
N2	16.86	285.27	0.059	0.953	0.239	0.098	2.434	0.014
P1	16.91	285.27	0.059	0.0953	0.563	0.902	6.118	<0.001*
P2	17.21	285.27	0.06	0.952	0.563	0.092	6.118	<0.001*
N1xP1	16.62	285.27	0.058	0.954	-0.61	0.124	-4.95	<0.001*
Binomial	Germinación				Germinación			
Logit								
	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Intercepto	-2.157	2.067	-0.001	0.999	-2.257	3.408	-0.001	0.99
N1	-1.432	2.923	0.001	1	2.116	3.408	0.001	1
N2	-1.433	2.923	0.001	1	2.028	3.4	0.1	1
P1	1.995	2.067	0.001	0.99	1.09	4.82	0.001	1
P2	1.928	2.067	0.1	0.99	1.093	4.82	0.0001	1
N1xP1	1.928	2.067	0.1	0.99	1.093	4.82	0.0001	1



**Figura 2.4.** Cantidad de flores y frutos, así como los porcentajes de germinación en el microambiente uno (**A, B y C**) y en el microambiente dos (**D, E y F**), bajo diferentes tratamientos de fertilización. N = fertilización con nitrógeno (sulfato de amonio  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ), N1 = 412 g, N2 = 824 g, P = fertilización con fósforo (formula triple  $[\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot x\text{H}_2\text{O}]$ ): P1 = 555 g, P2 = 1236 g, N1xP1= 412 g x 555 g, C = control. (\* Indican diferencias significativas de acuerdo al GLMM  $P < 0.001$ ).

## DISCUSIÓN

### *Relación de los patrones reproductivos con los factores microambientales*

En los bosques templados de México se ha encontrado que la distribución temporal de los patrones reproductivos de las especies del sotobosque, está directamente relacionada con la temporada de precipitación (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez 1986; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2013, 2015; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). Esto es consistente con nuestros resultados, ya que durante los tres años, *S. nigra* en ambos microambientes, presentó flores al final de la temporada seca y frutos durante la temporada de lluvia. Resultados que coinciden con lo reportado por Fitter *et al.* (1995) en los bosques templados holárticos, en donde se encontró que *S. nigra* florece en la temporada seca y fructifica en la temporada de lluvia. Así mismo, se encontraron correlaciones positivas entre las cantidades de frutos con la precipitación. Ramírez (2009) propone que los frutos carnosos como los de *S. nigra*, presentan un alto contenido de agua, por lo que requieren de una mayor disponibilidad de ésta para su maduración.

La relación entre la fenología reproductiva de *S. nigra* con los patrones de precipitación, pueden deberse a una estrategia adaptativa de *S. nigra* para maximizar el uso de este recurso hídrico, dado que las especies nativas del bosque de *A. religiosa* presentan una mayor proporción de flores durante la temporada seca (Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). En este sentido autores como Wolkovich y Cleland (2010) en su hipótesis del “nicho temporal vacante” han propuesto que las malezas presentan patrones de floración y fructificación, diferentes al de las especies nativas y tienen un efecto prioritario en la utilización de recursos. Esta predicción coincide con lo encontrado en este estudio, dado que *S. nigra* muestra patrones reproductivos asociados a la temporada de lluvia, diferente al patrón reproductivo de la comunidad nativa que asocia a la temporada seca.

La producción de estructuras reproductivas no sólo depende de la precipitación, también se ve fuertemente influenciada por otros factores microambientales, como la apertura del dosel y la cantidad de luz, que inducen procesos fisiológicos en las plantas, que

desencadena el desarrollo de flores y frutos (Rathcke y Lacey, 1985; van Shaik *et al.*, 1993; Borchet, 1994). Para las especies de malezas del sotobosque, como *S. nigra*, se ha encontrado que el incremento de luz, favorece la producción de estructuras reproductivas (Gerhsa y Holt 1995). En el presente trabajo, en el microambiente uno que presenta mayor cantidad de luz, se encontró una mayor producción de estructuras reproductivas de *S. nigra*. No obstante estudios recientes han demostrado que la luz, no limita la respuesta en la cantidad de flores y frutos de las malezas (Munguía-Rosas *et al.*, 2013).

En los bosques templados, la descomposición constante de la materia orgánica, propicia la liberación de nutrientes como el fósforo en el suelo, estos nutrientes al ser liberados pueden ser usados por las plantas, para su crecimiento y reproducción (Julca-Ontiano *et al.*, 2006). Por lo cual, los cambios temporales de las cantidades de materia orgánica y fósforo del suelo, regulan los patrones fenológicos de las especies de los bosques templados (Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). El análisis CCA encontró que la cantidad de flores de *S. nigra* se relaciona de forma positiva con la materia orgánica (MO), el fósforo (P) y la conductividad eléctrica (CE). Esta relación positiva entre la materia orgánica y el fósforo ya ha sido previamente reportada, en las especies que se encuentran en suelos con un alto reciclaje de nutrientes (Valdez-Hernández *et al.*, 2010; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016).

Los estudios de malezas frecuentemente han determinado que la relación entre los patrones reproductivos con los factores microambientales es variable (Langvatn *et al.*, 1996; SanMartín-Gajardo *et al.*, 2003). Para *S. nigra* esta relación, fue variable entre años y entre temporadas, tanto para el microambiente uno como para el microambiente dos. Resultado similar al reportado por Morais y Freitas (2015), para la maleza *Acacia longifolia*, en donde se comprobó que las variaciones fenológicas, dependen directamente de los cambios microambientales. Las variaciones fenológicas de las malezas, se deben principalmente a su plasticidad fenotípica, que les confiere la capacidad de ajustar rápidamente sus patrones reproductivos en función de cambios ambientales (Munguía-Rosas *et al.*, 2013). Esta plasticidad les permite a las malezas ocupar un amplio rango de condiciones ambientales, en las cuales muchas especies nativas no pueden establecerse (Langvatn *et al.*, 1996; SanMartín-Gajardo *et al.*, 2003).

La plasticidad fenotípica de las malezas también se denota en la asincronía de sus patrones reproductivos (Sultan, 2000; Elzinga *et al.*, 2007; Wolkovich y Cleland, 2011; Hernández-Verdugo *et al.*, 2015). En varios estudios realizados en sitios con continuos disturbios antrópicos, se ha demostrado que las malezas presentan alta asincronía en sus patrones de floración y fructificación (Post *et al.*, 2001; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). En este estudio, *S. nigra* mostró patrones reproductivos con índices de asincronía altos. Probablemente esta asincronía disminuye el riesgo de enfrentar simultáneamente condiciones desfavorables y de tener una mayor disponibilidad de recursos bióticos, como dispersores y polinizadores (Milberg, 1998; Post *et al.*, 2001; Munguía-Rosas *et al.*, 2013; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016). Así mismo, otros autores como Buide *et al.*, (2002) y Goulart *et al.*, (2005), señalan que la asincronía entre individuos puede reflejar disimilitudes genéticas, lo que indica que los individuos de *S. nigra* probablemente tienen una alta variabilidad y por lo tanto, mayor probabilidad de supervivencia a nivel poblacional.

#### *La fertilización del suelo en la fenología reproductiva y su efecto materno*

En áreas naturales como el bosque de *A. religiosa*, las actividades humanas como el cambio de uso de suelo, para actividades como la ganadería intensiva, han favorecido la eutrofización del suelo y la abundancia de las malezas (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). Tomando en cuenta que la asignación reproductiva de las plantas requiere de hasta un 50-60% de nutrientes y que las malezas presentan una rápida adquisición de nutrientes del suelo y asignación de estructuras reproductivas (Luzuriaga *et al.*, 2005; Valdez-Hernández, 2010; Hecjman *et al.*, 2010), la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo juega un papel muy importante en el éxito reproductivo de *S. nigra* (Fenner, 1986). En este estudio la fertilización manual del suelo con nitrógeno y fósforo, mostró efectos significativos en la cantidad de flores y frutos. Estos resultados son congruentes, si se toma en cuenta que el metabolismo del desarrollo de flores y frutos, se debe principalmente a la movilización de nitrógeno y fósforo (Tagliavini *et al.*, 1997). No obstante estos resultados difieren, con lo reportado para otras especies de afinidad templada, en donde se ha encontrado que el fósforo

es el nutriente limitante y el nitrógeno actúa como un factor secundario, en la producción de estructuras reproductivas (Petraglia *et al.*, 2014).

Así mismo, los resultados de este trabajo sugieren la mayor exposición a la luz, reduce el efecto la fertilización del suelo en la cantidad de flores de *S. nigra*. Dado que en el microambiente uno, la adición de nitrógeno y fósforo mostró un efecto negativo en la cantidad de flores, mientras que en el microambiente dos, la fertilización del suelo mostro un efecto positivo, tanto para la cantidad de flores como de frutos. Esto puede deberse a que la luz actúa como un factor de estrés, causando daños en la actividad de la enzimática durante la conversión de nitrógeno y fósforo inorgánicos en nitrógeno y fósforo orgánico, elementos esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas (De Groot *et al.*, 2001; Majláth *et al.*, 2016).

Las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo, además de influir en la floración y fructificación, pueden tener un efecto materno y determinar el desempeño de los individuos de la siguiente generación. Esto es debido a que durante el desarrollo de las semillas, los tejidos de la planta madre entran en contacto con el embrión y son responsables de la transferencia de nutrientes (Wulff, 1986; Luzuriaga *et al.*, 2005; Donohue, 2009; Galloway y Burgess, 2002, 2009; Hejzman *et al.*, 2012). El efecto ambiental materno usualmente se refleja en etapas tempranas del ciclo de las plantas, como la latencia de las semillas y la germinación. El efecto materno es un característica que permite a las malezas, adaptarse a cambios microambientales y tener un alto éxito reproductivo (Luzuriaga *et al.*, 2005). No obstante, en el análisis GLMM, el incremento de nitrógeno y fósforo del suelo, no mostro un efecto materno en la germinación. No obstante es importante mencionar que otros factores parentales no evaluados en este estudio, pueden influir, como la constitución genética de la planta madre y el efecto paterno (Galloway y Burgess, 2009; Donohue, 2009).

Bungard *et al.* (1997) señala que la interacción entre la luz y el nitrógeno, aumenta la afinidad del fitocromo activo, una de las proteínas que regula el inicio de la germinación. Contrariamente las semillas de los individuos de *S. nigra* del microambiente uno, con mayor cantidad de luz, no germinaron en los tratamientos de nitrógeno. Trabajos como los de

Luzuriaga *et al.* (2005), Hejman *et al.* (2012), han encontrado que el incremento del nitrógeno y fósforo induce la latencia en semillas, además otros autores como Orozco-Segovia *et al.* (2000), sugieren que las altas cantidades de luz, durante el desarrollo de las semillas, pueden producir fotoinhibición y reducir la actividad del fitocromo, proteína encargada de iniciar la germinación.

En relación con los incrementos de fósforo al suelo, se ha encontrado que durante el desarrollo de las semillas en la planta madre, participa en la síntesis de ácido nucleicos y fosfolípidos (Schimitt *et al.* 1992). En los bosques templados el fósforo es considerado un nutriente limitante que regula el desarrollo de las plantas y la germinación de las semillas (Petraglia *et al.* 2014). Los resultados sugieren que la asimilación de fósforo es mayor en condiciones de alta luminosidad. Este resultado es congruente con Sims *et al.* (2012), quienes señalan que el incremento de la luz favorece la captura de nutrientes como el fósforo y su asignación en estructuras como las semillas.

## LITERATURA CITADA

- Applequist W.L. 2013. A brief review of recent controversies in the taxonomy and nomenclature of *Sambucus nigra* sensu lato. *International Symposium on Elderberry. International Society for Horticultural Science*. pp. 25-33. Acta Horticulturae, Reino Unido. <  
[http://www.actahort.org/books/1061/1061\\_1.htm](http://www.actahort.org/books/1061/1061_1.htm)> (consultado 19 mayo 2015).
- Arreguín-Sánchez M.L. 2001. *Sambucus nigra* L. En: Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. Eds. *Flora Fanerogámica del Valle de México* 2ª ed, pp.738, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Michoacán, México.
- Augspurger C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**: 257-267.
- Baskin C.C. y Baskin J.M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. EUA, San Diego.
- Bonilla-Valencia L., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y. 2016. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* (En prensa).
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **45**:1437-1449.
- Buide M.L., Díaz-Peromingo, J.A. y Guitián, J. 2002. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb. *Plant Ecology* **163**: 93-103.
- Bungard R.A., Mcneil D.Y, Morton J.D. 1997. Effects of chilling, light and nitrogen-containing compounds on germination, rate of germination and ceed Imbibition of *clematis vitalba* L. *Annals of Botany* **79**: 643-650.

- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A. y White P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:620-631.
- Cornejo-Tenorio G. e Ibarra-Manríquez G. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia* **32**:445-452.
- Cortés-Flores J.E., Andresen G., Cornejo-Tenorio G. e Ibarra-Manríquez G. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* **289**:445-454.
- Cortés-Flores J., Cornejo-Tenorio G. e Ibarra-Manríquez G. 2015. Flowering phenology and pollination syndromes in species with different growth forms in a Neotropical temperate forest of Mexico. *Botany* **93**:361-367.
- De Groot, C.C., Marcelis, L.F. M., Van den Boogaard R. y Lambers H. 2001. Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant, Cell and Environment* **24**: 1309-1317.
- Donohue K. 2009. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **364**:1059-1074.
- Elzinga J.A, Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis E.A. y Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 432-439.
- Fenner M. 1986. The allocation of minerals to seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage. *The Journal of Ecology*: 385-392.
- Fournier L.A. y Charpentier C. 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**:13-20.

- Fitter A.H., Fitter R.S.R., Harris I.T.B. y Williamson M.H. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology* **9**: 55–60.
- Frazer G.W., Canham C.D. y Lertzman K.P. 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.
- Galloway L.F. 2002. The effect of maternal phenology on offspring characters in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Journal of Ecology* **90**: 851-858.
- Galloway L.F. y Burgess K.S. 2009. Manipulation of flowering time: phenological integration and maternal effects. *Ecology* **90**:2139-2148.
- Ghersa C.M. y Holt J.S. 1995. Using phenology prediction in weed management: a review. *Weed research* **35**: 461-470.
- Goulart M.F., Lemos Filho, J.P. y Lovato M.B. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany* **96**: 445-455.
- Hejcman M., Křišťálová V., Červená K., Hrdličková J. y Pavlů V. 2012. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium availability on mother plant size, seed production and germination ability of *Rumex crispus*. *Weed Research* **52**:260-268.
- Hernández-Verdugo S., González-Sánchez R.A., Porras F., Parra-Terraza S., Valdez-Ortiz A., Pacheco-Olvera A. y López-España R.G. 2015. Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical Sciences* **92**:1-10.

- Holdsworth M.J., Bentsink L. y Soppe W.J. 2008. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination. *New Phytologist* **179**: 33-54.
- Julca-Otiniano A., Meneses-Florián L., Blas-Sevillano R.S. y Bello-Amez. 2006. La materia orgánica, importancia y experiencia de su uso en la agricultura. *IDESIA* **24**:49-61.
- Lacey E., Smith S. y Case A. 1997. Parental effects on seed mass: seed coat but not embryo/endosperm effects. *American Journal of Botany* **84**:1617-1617.
- Langvatn R., Albon S.D., Burkey T. y Clutton-Brock T.H. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* 653-670.
- Lira-Colorado R. 2016. *Estaciones Climatológicas en Google Earth: manual de usuario*. Comisión Nacional del Agua - Servicio Meteorológico Nacional, México, MX.  
<[smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/EstacionesClimatologicas.pdf](http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/EstacionesClimatologicas.pdf)>  
(consultado 19 de enero 2016).
- Luzuriaga A.L., Escudero A. y Pérez-García F. 2006. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research* **46**: 163-174.
- Majláth I., Darko E., Palla B., Nagy Z., Janda T. y Szalai G. 2016. Reduced light and moderate water deficiency sustain nitrogen assimilation and sucrose degradation at low temperature in durum wheat. *Journal of plant physiology* **191**: 149-158.
- Milberg P. y Andersson L. 1998. Does cold stratification level out differences in seed germinability between populations?. *Plant Ecology* **134**: 225-234.
- Morais M.C. y Freitas H. 2015. Phenological dynamics of the invasive plant *Acacia longifolia* in Portugal. *Weed Research* **55**: 555–564.

- Morellato L.P.C., Alberton B., Alvarado S.T., Borges B., Buisson E., Camargo M.G.G. y Mendoza I. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* **195**: 60-72.
- Munguía-Rosas M.A., Parra-Tabla V. y Montiel S. 2013. Extreme variation in the reproductive phenology of the weed *Ruellia nudiflora*. *Weed Research* **53**: 328-336.
- Nakagawa S. y Schielzeth H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **85**: 935–956.
- Orozco-Segovia A., Brechú-Franco A. E., Zambrano-Polanco L., Osuna-Fernández R., Laguna-Hernández G. y Sánchez-Coronado ME. 2000. Effects of maternal light environment on germination and morphological characteristics of *Sicyos deppei* seeds. *Weed Research* **40**: 495-506.
- Petraglia A., Tomaselli M., Mondoni A., Brancaloni L. y Carbognani M. 2014. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth and flowering phenology of the snowbed forb *Gnaphalium supinum* L. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **209**: 271-278.
- Post E., Levin S.A., Iwasa Y. y Stenseth N.C. 2001. Reproductive asynchrony increases with environmental disturbance. *Evolution* **55**:830-834.
- R Foundation for Statistical Computing. 2011. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez-García J.A. y Nepamuceno-Martínez F. 1986. Fenología de tres especies de coníferos de la región de Los Altos de Chipas. *Ciencia Forestal* **60**:21-50.

- Ramírez N. 2009. Correlaciones entre la fenología reproductiva de la vegetación y variables climáticas en los altos llanos centrales venezolanos. *Acta Botánica Venezuelica* **32**:333–362.
- Rathcke B. y Lacey E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Rejmanek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral ecology* **25**:497-506.
- Reynolds S.G. 1970. The gravimetric method of soil moisture determination, I: A study of equipment and methodological problems. *Hydrology* **11**:258–273.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6**:93-107.
- Santibáñez-Andrade G., Castillo-Argüero S., Zavala-Hurtado J.A. y Lindig Cisneros R. 2015. Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecological Indicator* **54**:124-136.
- SanMartin-Gajardo I., Morellato C. y Patricia L. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biología Tropical* **51**: 691-698.
- Schmitt J., Niles J. y Wulff, R.D. 1992. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist* 451-466.
- Simpson G.G. y Dean C. 2002. Arabidopsis, the Rosetta stone of flowering time? *Science* **296**:285-289.

- Sims L., Pastor J., Lee T. y Dewey B. 2012. Nitrogen, phosphorus and light effects on growth and allocation of biomass and nutrients in wild rice. *Oecologia*: **170**: 65-76.
- Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science* **5**:537-542.
- Tagliavini M., Quartieri M. y Millard P. 1997. Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant and Soil* **195**: 137-142.
- Valdez-Hernández M., Andrade J.L., Jackson P.C. y Rebolledo-Vieyra M. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil* **329**: 155-171.
- van Schaik C.P., Terborgh J.W. y Wright S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics* **24**:353-377.
- Williams-Linera G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* **35**:28-36.
- Wolkovich E.M. y Cleland E.E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**:287-294.
- Wulff R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: I. Factors affecting seed size. *The Journal of Ecology* 87-97.
- Zar J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey, EUA.

## **CAPÍTULO 3**

### **Respuestas ecofisiológicas en la germinación de las semillas de *Sambucus nigra* en dos microambientes**

#### **INTRODUCCIÓN**

La germinación es un evento crítico en la historia de vida de las plantas, influye en etapas posteriores como el establecimiento y la supervivencia. La germinación es un proceso fisiológico que comienza con la absorción del agua de la semilla y culmina con la emergencia de la radícula (Bewley y Black, 2012). Este proceso fisiológico, se desarrolla en tres fases. En la fase I (imbibición) se da una rápida imbibición de agua debida a cambios temporales en la estructura de membranas, que resulta en un aumento en el consumo de O<sub>2</sub>, y la activación de enzimas mitocondriales. En la fase II (estacionaria) se reduce la tasa de imbibición de agua y consumo de O<sub>2</sub>, la actividad enzimática continúa y ocurre la síntesis de DNA, RNA y otras moléculas. Por último durante la fase III (elongación y crecimiento) se

concluye con la emergencia de la radícula y la respiración se intensifica nuevamente (Bewley, 1997; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La germinación de las semillas depende principalmente de las condiciones ambientales y físicas de las semillas, como por ejemplo la cubierta seminal. Muchas de las semillas presentan cubiertas seminales impermeables que impiden la imbibición de las semillas y la emergencia de la radícula. En condiciones naturales las cubiertas seminales se agrietan o debilitan al ser ingeridas por aves y por efecto del ambiente, permitiendo la germinación (Madueño-Molina *et al.* 2006). Otros factores ambientales como la luz y la temperatura controlan de forma fisiológica la latencia de las semillas y su germinación (Yin *et al.*, 2009; Forbis, 2010; Martínez-Villegas *et al.*, 2012).

En los bosques templados se ha encontrado que la germinación de muchas especies, se desarrolla durante o después de la época invernal, a temperaturas menores de 5° C, temperaturas en las cuales, se induce el incremento de giberelinas endógenas, hormonas promotoras de la germinación (Bewley y Black, 1994). Por otro lado en los bosques templados la luz es un factor limitante, principalmente para las especies del sotobosque (Balaguera *et al.*, 2010). Cada especie responde de forma diferente a la luz, de tal manera, que existen semillas cuya germinación puede ser influenciada positiva o negativamente por la luz y semillas cuya germinación es indiferente a este factor (Borges y Rena, 1993; Zucareli *et al.* 2009). A esta capacidad de respuesta de las semillas a la luz se le denomina fotoblastismo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

Las respuestas fotoblásticas dependen de la proporción de fitocromo activo de las semillas. Autores como Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) y Viera *et al.* (2010) han determinado que áreas con menor cubierta vegetal, tienen mayor cantidad de luz roja (LR), que favorece el incremento de fitocromo activo (Frl) en las semillas y por lo tanto inducen la germinación. Mientras que áreas con mayor cobertura vegetal, son ricas en luz roja lejana (LRL) que induce la forma inactiva (Fr) del fitocromo y reduce la capacidad de germinación. Por lo cual, la capacidad de germinación depende de las condiciones lumínicas, en donde se desarrollaron las semillas en la planta madre (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Donohue, 2009). En las malezas el conocer las respuestas

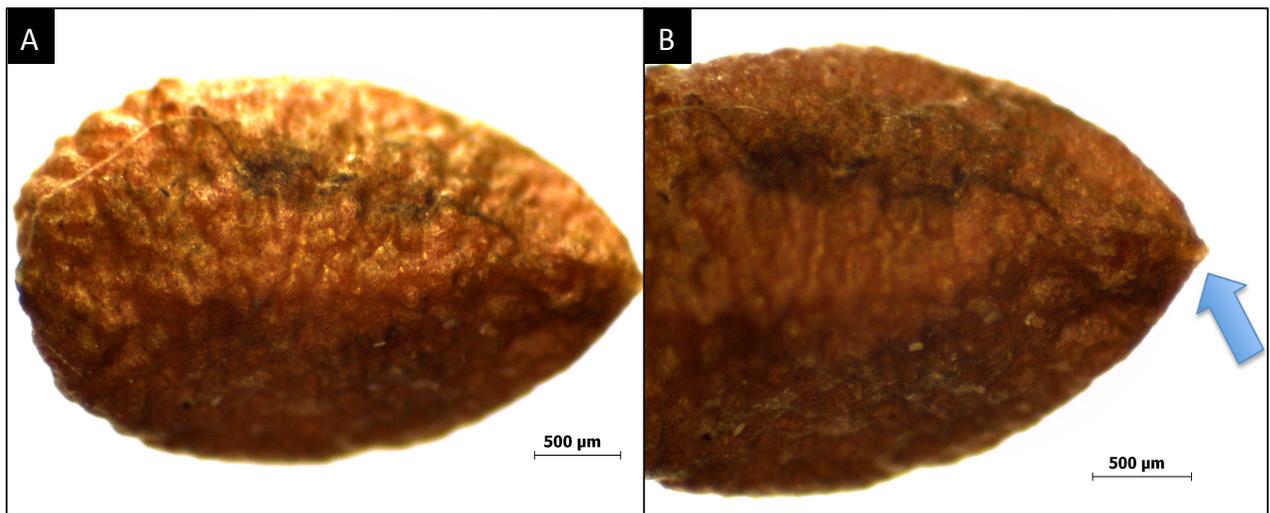
fisiológicas dependientes de la luz durante la germinación, es de gran importancia dado que la mayoría de las semillas de estas especies germina en zonas perturbadas y desprovistas de cubierta vegetal y que presentan mayor cantidad de LR (Keddy *et al.*, 1989; Yan *et al.*, 2016).

Para la maleza nativa *S. nigra* no hay estudios de germinación en México (Arreguín-Sánchez, 2001; Hanan-Alipi *et al.*, 2010). No obstante estudios en su área de distribución holártica, han establecido que presenta mayores porcentajes de germinación en condiciones de escarificación, y estratificación fría (Clergeau, 1992; Leif *et al.*, 2011). Para algunas especies hermanas de *S. nigra*, como *S. canadensis*, *S. racemosa* y *S. pubens*, se ha determinado la ausencia de latencia física y se ha encontrado que los tratamientos de estratificación fría inducen la germinación. No obstante es importante destacar que muchos tratamientos de estratificación fría también rompen la latencia física (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Así mismo, se ha encontrado que el porcentaje de germinación de semillas de *S. nigra* es mayor en condiciones de mayor cantidad de luz (Hidayati *et al.*, 2000).

Debido a la falta de información de los requerimientos germinación de *S. nigra* en los bosques templados de México, el presente estudio tiene como objetivos: (1) evaluar la germinación de *S. nigra* en tratamientos de escarificación y estratificación fría, (2) determinar la respuesta fotoblástica bajo diferentes calidades de luz: luz blanca (LB) luz roja (LR), luz roja lejana (LRL) y oscuridad (O) y (3) establecer el efecto del microambiente en la planta madre en la respuesta fotoblástica. Se espera que los individuos del microambiente uno, con mayor cantidad de luz, presenten mayores porcentajes de germinación en LR.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Características de la semillas de S. nigra:* Los frutos contienen alrededor de 2 a 5 semillas (Atkinson y Atkinson, 2002), las semillas presentan embriones tipo espátula, subdesarrollados rudimentarios y lineales (Hidayati *et al.*, 2000). Las semillas tienen un tamaño medio entre 3 y 3.5 mm de longitud 1 a 2mm de ancho. La proporción de semillas no viables varía entre individuos, debido a la incidencia de la partenocarpia o al aborto del embrión (Figura 3.3.) (Bolli, 1994; Atkinson y Atkinson, 2002).



**Figura 3.1.** A. Semilla de *S. nigra*, B. Acercamiento al micrópilo

*Colecta de semillas:* la colecta de semillas de *S. nigra* se realizó en dos microambientes que difieren en sus condiciones lumínicas determinados previamente por Bonilla-Valencia *et al.* (2016), ambos ubicados en la unidad ambiental número 8 del bosque de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena (CRM), Ciudad de México (Santibañez-Andrade *et al.*, 2015). En septiembre del 2014, se colectaron semillas provenientes de 30 individuos en los dos microambientes (60 individuos total). En cada individuo se colectaron frutos provenientes de 3 ramas. Estos frutos se colocaron en bolsas de papel y se transportaron al Laboratorio de Dinámica de Comunidades de la Facultad de Ciencias, UNAM para su procesamiento. Los frutos se secaron en sombra durante una semana, posteriormente se eliminaron las impurezas (semillas vanas y trozos de materia vegetal) y se extrajeron las semillas. Posteriormente con

el objetivo de conocer el efecto del pre acondicionamiento de la época de invierno en las semillas de *S. nigra*, durante los tres meses de menor temperatura (octubre, noviembre y diciembre del 2014) se enterraron semillas en el suelo de los sitios de estudio. Para cada individuo se depositaron 60 semillas en una bolsa de malla de propileno de 25x25 cm, estas bolsas con semillas fueron recogidas del suelo en enero del 2015.

*Peso fresco, seco y contenido de humedad de semillas:* En un lote de 30 semillas se determinó el peso fresco y el contenido de humedad. Para ello cada semilla recién colectada se pesó de forma individual con la cubierta seminal por medio de una balanza analítica A-200DS (Fisher Scientific, Fairlawn, NJ, precisión 0.001 mg). Estas semillas fueron secadas en un horno a 80°C durante 48 horas (107801, Boekel Industries, Inc. Philadelphia, PA). Después las semillas fueron pesadas nuevamente. Con los valores de peso húmedo (PH) y peso seco (PS) se calculó porcentaje de biomasa seca ( $CH_{bs}$ ) (ecuación 1) y el porcentaje de biomasa fresca ( $CH_{bh}$ ) (ecuación 2) de acuerdo a las fórmulas propuestas por Hong y Ellis (1996) y Sung y Jeng (1994).

$$CHbs \% = \frac{PF - PS}{PS} * 100 [1]$$

Dónde:  $CHbs$  es el porcentaje de biomasa seca,  $PF$  es el peso de las semillas fresco,  $PS$  es el peso de las semillas secas.

$$CHbh \% = \frac{PF - PS}{PF} * 100 [2]$$

Dónde:  $CHbh$  es el porcentaje de biomasa fresca,  $PF$  es el peso fresco de las semillas fresco,  $PS$  es el peso seco de las semillas

*Prueba de viabilidad:* 30 semillas de cada microambiente fueron sometidas a la prueba de viabilidad de tetrazolio (2,3, 5-cloruro-trifenil- tetrazolio). La cual se basa en la tinción rojiza de los embriones vivos, esta coloración aparece por la producción de compuesto llamado formazán que resulta de la reducción de iones  $H^+$ , debido a la respiración de tejidos

vivos en la semilla (Neto *et al.*, 1998). La proporción de semillas viables se determinó con la siguiente fórmula.

$$v(\%) = \frac{St}{T} * 100 \quad [3]$$

Dónde:  $V$  (%) es el porcentaje de semillas viables,  $St$  es la cantidad de semillas teñidas,  $T$  es la cantidad de semillas totales.

*Prueba de flotabilidad de semillas:* las semillas pasaron por una prueba de flotabilidad que consistió en ponerlas en 200 ml de agua destilada, las semillas que se hundieron indicaron embriones vivos. Posteriormente las semillas se desinfectaron durante 5 minutos en Hipoclorito de Sodio, de la marca Cloralex 1:2 (500 ml de cloro al 6% por cada litro de agua) y se enjuagaron dos veces con agua destilada. Para cada uno de los tratamientos se sembraron 10 semillas en una caja de Petri. Las cajas de Petri contenían agar al 1% de la marca REASOL, con un pH de 5.6 y fueron selladas con lámina de plástico (Parafilm). Todas las pruebas de germinación se realizaron en una cámara de germinación (Lab-Line instrumentas, Inc., Nuare; Focos luz blanca Osram Universal, 20 watts, Brasil) con 60 % de humedad, con un fotoperiodo de 12 horas a 24 °C y 12 horas a 12° C.

*Tratamientos de escarificación, estratificación:* Para cada microambiente se seleccionaron 600 semillas provenientes de 24 individuos, y se separaron en 5 lotes de 120 semillas cada uno. En el primer lote, las semillas se escarificaron en ácido sulfúrico al 90% durante 20 minutos; en el segundo lote, en ácido sulfúrico al 50% durante 30 minutos. En el tercer lote las semillas se sometieron durante 30 días a una estratificación fría a 4 ° C. En el cuarto, las semillas se estratificaron durante 30 días a 4 ° C y posteriormente se escarificaron en ácido sulfúrico al 50%. Para el quinto lote de semillas, se estratificaron durante 30 días a 4 ° C y después se sumergieron en ácido sulfúrico al 90%.

*Respuesta fotoblástica:* en cada microambiente se seccionaron 1200 semillas provenientes de 30 individuos y se separaron 4 lotes de semillas con 300 semillas. Cada lote se sometió a diferentes tratamientos de luz: luz blanca (LB), luz roja (LR), luz rojo lejano (LRL) y oscuridad (OB). Para las condiciones LR y LRL, las cajas de Petri se introdujeron en cajas

de germinación de acrílico de 44 cm de largo por 34 cm de ancho, con 10 cm de altura, cubiertas con plástico (Pexiglass) rojo para la condición de luz roja y azul para la condición de rojo lejano. Para las condiciones de oscuridad total (OS) las cajas de Petri fueron cubiertas con aluminio. En los tratamientos de LB, LR, LRL, se midió la densidad del flujo fotónico con cuantómetro LI-COR modelo LI-250) (Cuadro 3.1).

**Cuadro 3.1.** Calidad de la luz por la medición de un cuantómetro y radiómetro

<b>Calidad de luz</b>	<b>Densidad del flujo fotónico (<math>\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}</math>)</b>	<b>R/RL</b>
Luz blanca	83.04	0.47
Luz roja (LR)	5.18	0.17
Luz roja lejana (LRL)	0.12	0.01

*Análisis de datos:* Se contó el número de semillas germinadas en cada caja de Petri cada tres días, durante dos meses. Con el número de semillas germinadas se obtuvieron los porcentajes de germinación. Para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas a los porcentajes de germinación se les hizo una transformación arcoseno (Zar, 1974) con el programa Table Curve 2D 5.01 se obtuvo la tasa máxima de germinación o velocidad de germinación, mediante el ajuste de una curva sigmoide, ecuación [4] tomando en cuenta la primera derivada máxima.

$$y = \frac{A0}{1 + (A1 * (x^{A2}))} \quad [4]$$

Se obtuvo el tiempo promedio de germinación (MGT) mediante la fórmula propuesta por Tompsett y Pritchard (1998).

$$MGT = \sum_{i=1}^k niti / \sum_{i=1}^k ni \quad [5]$$

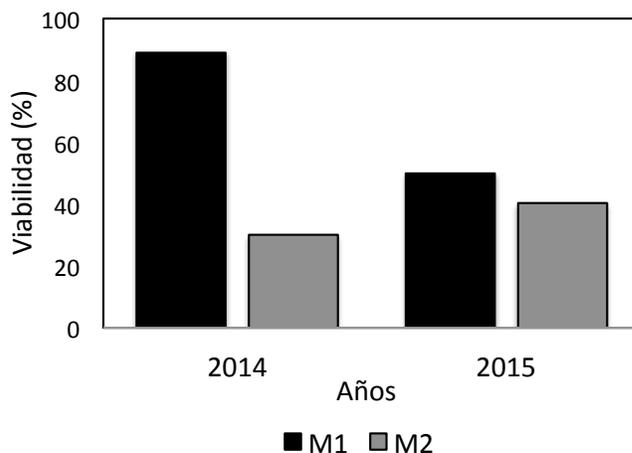
Dónde:  $n_i$  es el número de semillas germinadas en el tiempo  $i$ ,  $t_i$  es el tiempo desde el inicio del experimento hasta la observación  $i$  y  $k$  es el tiempo de la última germinación.

Dado que los datos de germinación no se ajustaron a una distribución normal, para conocer los efectos del microambiente en el efecto materno, la estratificación, escarificación y fotoblastismo en la germinación, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM), así mismo, se realizaron pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon para conocer las diferencias de los porcentajes de germinación entre los dos microambientes, con el programa *r* (v 2.14.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

## RESULTADOS

### *Biomasa y viabilidad de semillas*

El promedio del peso seco de las semillas frescas fue de  $3.89 \pm 0.76$  mg y del peso seco fue de  $1.58 \pm 1.19$  mg. El porcentaje de biomasa seca de la semillas ( $CH_{bs}$ ), fue de  $2.37 \text{ mg} \pm 0.97$  y el porcentaje de biomasa fresca ( $CH_{bh}$ ), fue de  $5.65 \pm 0.21$  % mg. En relación con los porcentajes de viabilidad de las semillas, se encontró que durante el 2014, hubo una mayor viabilidad de las semillas provenientes del microambiente uno, mientras que para el año 2015, las semillas de ambos microambientes mostraron porcentajes de viabilidad similares (Figura 3.2).



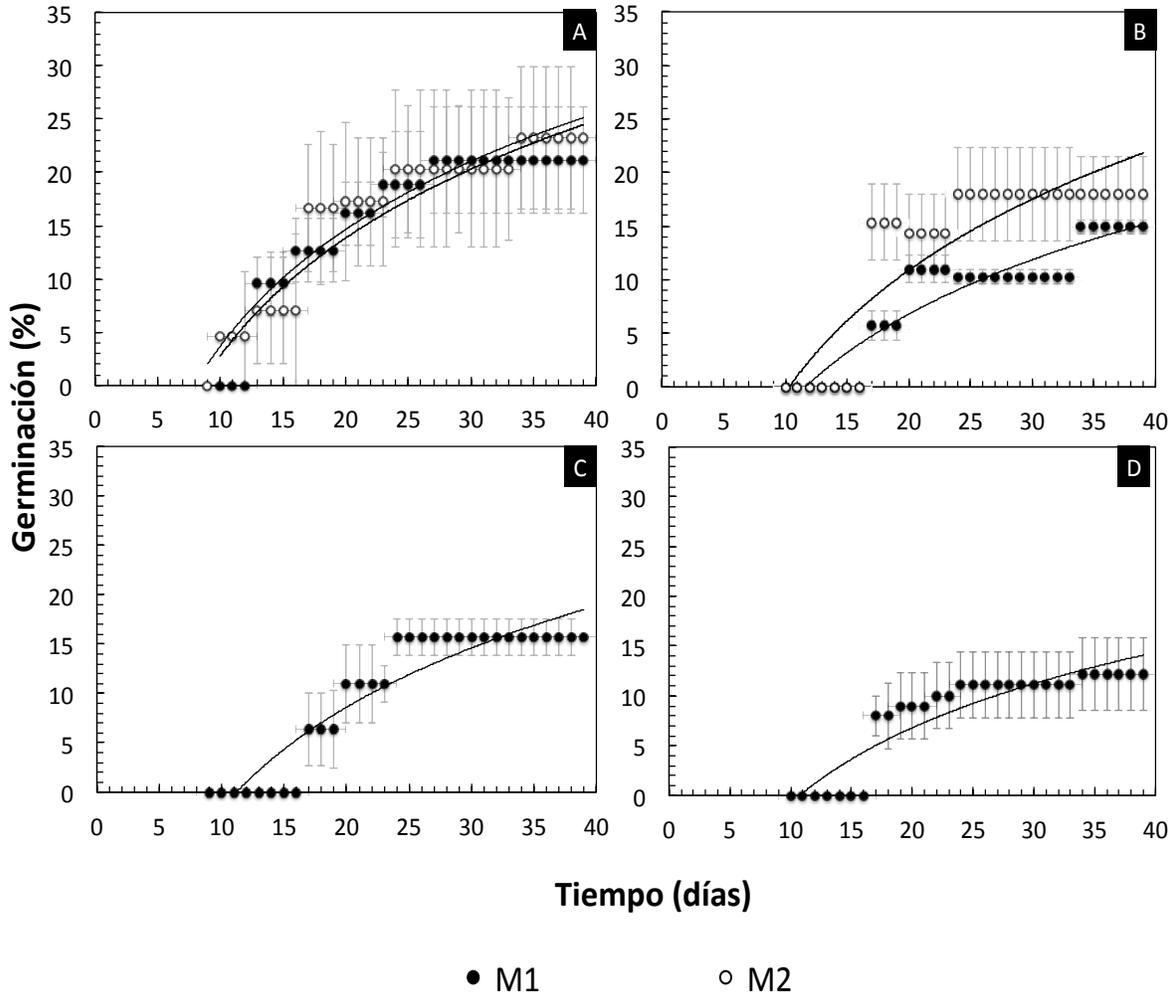
**Figura 3.2.** Viabilidad de las semillas M1-microambiente 1, M2-microambiente 2, recién colectadas (2014) y seis meses después (2015).

### ***Germinación en condiciones de luz blanca con estratificación fría y escarificación***

La prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon, no presentó diferencias significativas de los porcentajes de germinación entre ambos microambientes. Para los tratamientos de luz blanca se encontró, que la germinación inició el día 10, alcanzando su máximo porcentaje el día 24, con un 21% de germinación para el microambiente uno y 23% para el microambiente dos (Figura 3.3 A).

En las semillas del tratamiento de escarificación con ácido sulfúrico al 50% la germinación inició el día 17, 18 y 19, los máximos porcentajes de germinación se alcanzaron el día 35 para el microambiente uno con un 14%, de germinación y para el microambiente dos, el día 24 con un 17% de germinación (Figura 3.3 B). En los tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico al 90% y de estratificación fría (4°C), solo germinaron las semillas provenientes del microambiente uno, con porcentajes de germinación máximos del 15% y del 12% respectivamente (Figura 3.3 C y D). Cabe destacar que no hubo germinación en los tratamientos simultáneos de estratificación fría (4°C) con escarificación con ácido sulfúrico al 50%, así como en el de estratificación fría (4°C) con escarificación con ácido sulfúrico al 90%.

La mayor velocidad de germinación, se presentaron en las semillas sometidas al tratamiento de estratificación (4°C) provenientes del microambiente uno y el mayor tiempo promedio de germinación (Conocido como MGT, por sus siglas en inglés Mean Germination Time), fue reportado en las semillas sometidas a escarificación con ácido sulfúrico al 50% del microambiente uno (Cuadro 3.2). De acuerdo al análisis GLMM no se encontraron efectos significativos de los tratamientos de escarificación y estratificación en la germinación de *S. nigra*, para ambos microambientes ( $P > 0.05$ ) (Cuadro 3.3).



**Figura 3.3.** Promedios de los porcentajes de germinación de *S. nigra* de las semillas provenientes del M1 - microambiente uno y del M2 - microambiente dos. **A.** Luz blanca, **B.** Semillas escarificadas al 50% con ácido Sulfúrico, **C.** Semillas escarificadas al 90% con ácido Sulfúrico, **D.** Semillas con estratificación (4°C).

**Cuadro 3.2.** Velocidad y tiempo promedio de germinación de los tratamientos de luz blanca, estratificación (4°C) y escarificación con ácido sulfúrico. No se encontró germinación en los tratamientos simultáneos de estratificación fría (4°C) con escarificación con ácido sulfúrico al 50 y 90%. (MGT, por sus siglas en inglés Mean Germination Time).

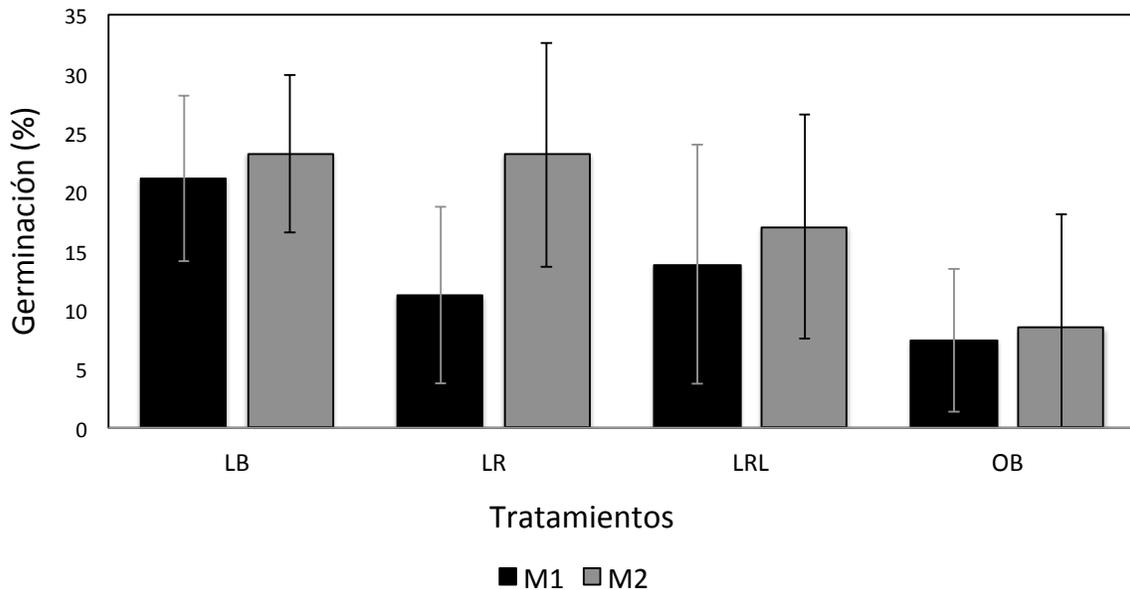
<b>Tratamientos</b>	<b>Microambientes</b>	<b>Velocidad de germinación (semillas germinadas/día)</b>	<b>Tiempo promedio de germinación MGT (días)</b>
Luz blanca	1	3.72	25.85 ±5.84
Luz blanca	2	3.30	26.85 ±6.18
Escarificación 50%	1	1.52	28.88 ±9.63
Escarificación 50%	2	1.60	28.47 ±4.37
Escarificación 90%	1	5.67	27.85 ± 1.84
Escarificación 90%	2	-	-
Estratificación 4°C	1	5.79	27.9 ± 2.50
Estratificación 4°C	2	-	-

**Cuadro 3.3.** GLM del efecto de los tratamientos de escarificación y estratificación en los porcentajes de germinación para los dos microambientes.

<b>Germinación</b>				
	<b>Coef.</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
<b>Microambiente 1</b>				
Intercepto	-1.74	0.93	-1.86	0.06
ESC 50%	0.42	1.15	0.36	0.71
ESC 90%	0.05	1.66	0.03	0.97
EST 4° C	-0.23	1.65	-0.14	0.88
<b>Microambiente 2</b>				
intercepto	-1.51	1.5	-1	0.31
EST 50%	0.32	1.66	0.19	0.84

### *Respuesta fotoblástica durante la germinación*

De acuerdo a la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon, no se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación entre ambos microambientes, en ninguno de los tratamientos de luz ( $P > 0.05$ ). Sin embargo, en el microambiente dos se obtuvieron mayores porcentajes de germinación para todos los tratamientos (Figura 3.4). De acuerdo al análisis GLMM, en el microambiente uno se detectó efectos significativos y negativos de la luz roja (LR), luz roja lejana (LRL) y obscuridad (OB) en la germinación. Por su parte en el microambiente dos sólo se encontraron que la LRL tiene un efecto significativo y negativo en la germinación (Figura 3.4).



**Figura 3.4.** Germinación en los dos microambientes bajo diferentes calidades de luz, M1- microambiente uno, M2 - microambiente dos. LB-luz blanca, LR-luz roja, LRL-luz roja lejana, OB-obscuridad.

**Cuadro 3.4.** GLM de la respuesta de la germinación bajo diferentes calidades de luz, LB-luz blanca, LR-luz roja, LRL-luz roja lejana, OB-obscuridad (\*indican diferencias significativas  $P < 0.001$ ).

<b>Germinación</b>				
	<b>Coefficiente</b>	<b>SE</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Microambiente 1				
Intercepto	21.15	1.27	16.58	<0.001*
LR	-7.14	1.58	-4.51	<0.001*
LRL	-13.51	1.45	-9.31	<0.001*
OB	-9.921	1.526	-6.5	<0.001*
Microambiente 2				
Intercepto	23.25	1.45	15.99	<0.001*
LR	0.31	1.94	0.15	0.87
LRL	-4.87	1.85	-2.66	<0.001*
OB	-1.6	1.91	-0.83	0.4

## DISCUSIÓN

Las malezas son plantas pioneras que se caracterizan por tener una alta proporción de semillas viables (Luzuriaga *et al.*, 2005; Victoria *et al.*, 2006). En este estudio la viabilidad de las semillas de *S. nigra* se conservó después de un año. Warr *et al.* (1994) reportó que en el banco de semillas de un bosque decíduo de Inglaterra, las semillas de *S. nigra* fueron viables durante más de un año. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) han señalado que la viabilidad de las semillas, determina la composición y estructura de las comunidades vegetales. Así, es probable que muchas de las semillas de *S. nigra* que llegan al banco de semillas del bosque de *A. religiosa*, pueden permanecer largos periodos de tiempo viables y formar parte de la vegetación, si encuentran las condiciones favorables para germinar. Es importante destacar que los porcentajes de semillas viables mediante la prueba de Tetrazolio no coinciden con los porcentajes de semillas germinadas. Dado que para el 2014 el porcentaje de semillas viables fue del 85 % para el microambiente uno y para del microambiente dos fue del 25 %, esto puede ser debido a las diferencias de postmaduración, en la cual el embrión concluye su madurez fisiológica (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

En bosques templados holárticos, el inicio de la de germinación de *S. nigra* y de sus especies hermanas *S. caerulea*, *S. candensis*, *S. pubens* y *S. racemosa*, es de 12 semanas, con un tiempo promedio de germinación de 38 semanas (Clergeau, 1992; Hidayati *et al.*, 2000, 2010). A diferencia de lo anterior, en este estudio el inicio de la germinación fue en el día 10 y el tiempo promedio de germinación fue de 28 semanas. Para Hidayati *et al.*, (2010), estas diferencias se deben a cambios de los rasgos intrínsecos de las semillas, producto de la selección y a las diferencias microambientales locales. En relación a esto, es necesario mencionar que *S. nigra* es considerada maleza naturalizada en México, con un origen biogeográfico en Europa, por lo cual un menor tiempo de germinación, probablemente refleje un rasgo adaptivo para maximizar la germinación (Hulten y Fries, 1986; Hanan-Alipi *et al.*, 2010)

Para *S. nigra* se ha encontrado latencia física de las semillas, por lo que requieren de tratamientos de escarificación, que rompan sus cubiertas seminales impermeables para germinar. En condiciones naturales, la escarificación se lleva a cabo mediante la ingesta de las semillas por las aves y su posterior regurgitación (Young y Young, 1992; Clergeau, 1992; Leif *et al.*, 2011; Hidayati *et al.*, 2000). Clergeau (1992) sugirió que la latencia física de *S. nigra*, puede estar asociada con sus síndromes de dispersión, ya que la mayoría de sus vectores son aves que ingieren y regurgitan las semillas, este autor encontró una mayor tasa de germinación en semillas ingeridas por aves (43%) en comparación con las del control (12%). Contrariamente, nuestros resultados muestran que la germinación de *S. nigra* no incrementa en los tratamientos de escarificación. La ausencia de latencia física, se ha reportado en especies hermanas como *S. candensis*, *S. pubens* y *S. racemosa*, las cuales presentan cubiertas seminales permeables (Hidayati *et al.*, 2000). No obstante el tratamiento con escarificación al 90% presentó la velocidad de germinación más alta, lo que permite saber que parte del proceso está siendo afectado por el tratamiento.

Varios estudios han comprobado que los tratamientos de estratificación fría, favorecen la germinación de las semillas de *S. nigra* (Clergeau, 1992; Hidayati *et al.*, 2000; Leif *et al.*, 2011). Esto es debido a que las bajas temperaturas (alrededor de 5°C), incrementan la sensibilidad de las membranas a las giberelinas endógenas, hormona promotora de la germinación (Young y Young, 1992; Clergeau, 1992; Leif *et al.*, 2011; Hidayati *et al.*, 2000, 2010). Además se ha reportado, que el aumento de las giberelinas, favorece la reducción del ácido abscísico (ABA) que es promotora de la latencia (Bewley y Black, 1994). En este estudio se encontraron menores porcentajes de germinación en tratamientos de estratificación, en comparación con el control. Esto probablemente se debe al acondicionamiento natural de las semillas. Dado que las semillas de los bosques templados permanecen en el invierno enterradas en el suelo (Orozco- Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

La ausencia de requerimientos de estratificación de las semillas de *S. nigra* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM, podría también ser resultado de las adaptaciones de la especie en los bosques templados de México (Hulten y Fries, 1986; Hanan-Alipi *et al.*,

2010). En este sentido autores como Manjkhola *et al.* (2003), señalan que la relación entre las bajas temperaturas y la germinación se debe las adaptaciones ambientales. Al respecto Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) han planteado que estas diferencias pueden deberse a la temporalidad de la dispersión de semillas, que determina las condiciones ambientales en las cuales las semillas se encuentran, antes de su germinación. En este sentido, es importante mencionar que los individuos de *S. nigra* de Europa dispersan sus semillas en primavera y germinan hasta la siguiente primavera, por lo que las semillas están expuestas al frío durante las estaciones de otoño e invierno, mientras que los individuos de *S. nigra* en América, se dispersan a finales de otoño y durante el invierno y germinan en la primavera, por lo cual, pasan menor tiempo expuestas al frío (Hidayati *et al.*, 2000).

La cantidad de luz durante el desarrollo de las semillas en la planta madre, tiene un efecto materno durante germinación (Donohue, 2009). Por ejemplo Orozco-Segovia *et al.*, (1993), determinaron que las planta madre de *Piper auritum* que se encontraban en sitios abiertos con altas cantidades de luz, desarrollaron semillas con mayores porcentajes de germinación, en comparación con las plantas establecidas en sitios con poca luz. En este estudio las semillas de *S. nigra*, presentaron mayores porcentajes de germinación en el microambiente dos, el cual tiene menor cantidad de luz. Al respecto Orozco-Segovia *et al.* (2000), señalan que las semillas desarrolladas en sitios con alta cantidad de luz, pueden presentar fotoinhibición, que provoca la pérdida de la función de la clorofila de filtrar la cantidad de luz y reducir la tasa de LR/LRL, los cuales son ajustes necesarios para activar la forma activa del fitocromo (Pfr) y la germinación. Se ha estimado en condiciones *in vitro*, que más del 50% del fitocromo puede acumularse en formas intermedias y disminuir significativamente la formación activa del fitocromo activo (Pfr) (Casal y Smith, 1989). Así mismo, determinar con exactitud el ambiente de luz en donde las semillas se desarrollaron es muy difícil, debido a que otros factores como el follaje, el fotoperiodo y el efecto de la difusión de la luz durante las estaciones del año, crean una dinámica compleja del ambiente lumínico en donde se desarrollaron las semillas (Orozco-Segovia *et al.*, 1993).

Las semillas de las malezas tienen fitocromos altamente sensibles, capaces de detectar la proporción entre luz roja (LR), característica de sitios abiertos y la luz roja lejana

(LRL), propia de sitios con mayor cobertura arbórea. La germinación de las semillas de malezas se ve favorecida en sitios abiertos con mayor proporción de LR, en los cuales, hay poca competencia y una mayor disponibilidad de recursos abióticos. Para las malezas la percepción del fitocromo entre la proporción LR/LRL, es una importante característica que ha favorecido su colonización en claros de luz (Keddy *et al.*, 1989; Yan *et al.*, 2016). Contario a lo esperado, los resultados muestran un efecto significativo y negativo de la LR y la LRL en la germinación, por lo que la luz blanca favorece la germinación de las semillas de *S. nigra*. Al respecto Folta y Maruhnich (2007), han encontrado que la luz blanca tiene en su espectro componentes de luz roja, los cuales son eficientes en promover el desarrollo de las semillas. Así mismo, en muchas especies del género *Sambucus*, se ha encontrado que los porcentajes de germinación incrementan con mayor cantidad de luz blanca (Hidayati *et al.*, 2000; Leif *et al.*, 2011).

La mayoría de los estudios han determinado que las malezas favorecen su establecimiento en sitios con mayor cantidad de luz, donde hay poca competencia y alta disponibilidad de recursos abióticos (Keddy *et al.*, 1989). Sin embargo, otros estudios han reportado que muchas malezas son indiferentes a la luz y pueden germinar en condiciones de obscuridad (Kyrech *et al.*, 1990; Figueroa y Vázquez-Yanes, 2002). Los resultados de este estudio muestran que *S. nigra* puede germinar en condiciones de obscuridad. En otras especies, la germinación en condiciones de obscuridad, ha sido asociado del fitocromo B, almacenado durante el desarrollo de las semillas en su forma activa (Pfr) (Shinomura *et al.*, 1994). La germinación en condiciones de obscuridad, es una característica de las especies que persisten en el banco de semillas y también es una tendencia en las especies que crecen en hábitats con disturbios (Fenner y Thompson 2005). Esto podría ser importante en términos de la regeneración natural, que les permitiría a las semillas de *S. nigra* permanecer un tiempo más largo en el suelo, hasta encontrar condiciones óptimas en la germinación (Martínez-Orea *et al.*, 2013; Schwartz *et al.*, 2016). Autores como Castillo *et al.* (2013) han planteado que para las especies de maleza, esta característica representa una ventaja en su regeneración, dado que promueve su germinación en condiciones desfavorables y reduce la mortalidad de las plantas, además estos autores señalan que esto es probablemente un rasgo

especialista para las malezas adaptadas a climas templados, en los cuales, la luz es un recurso limitante.

## LITERATURA CITADA

Arreguín-Sánchez M.L. 2001. *Sambucus nigra* L. En: Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. Eds. *Flora Fanerogámica del Valle de México* 2ª ed, pp.738, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Michoacán, México.

Atkinson M.D. y Atkinson E. 2002. *Sambucus nigra* L. *Journal of Ecology* **90**:895-923.

Balaguera H.E., Álvarez J.G. y Cárdenas J. 2010. Effect of stratification and plastic cover on purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims.) Seeds to obtain seedlings. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica* **13**: 89-97.

Bewley J.D. 1997. *Seed germination and dormancy. The Plant Cell* **9**: 1055.

Bewley J.D. y Black M. 1994. *Seeds: Physiology of development and germination* 2<sup>nd</sup> Plenum Press, Nueva York, USA.

Bewley J.D. y Black M. 2012. *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination: Volume 2: Viability, Dormancy, and Environmental Control*. Springer Science and Business Media. New York, USA.

Bolli R. 1994. Revision of the genus *Sambucus*. *Dissertationes Botanicae* **223**:1-227.

Bonilla-Valencia L., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y. 2016. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* (En prensa).

- Borges E.E. y Rena A.B. 1993. Germinação de sementes. In: Aguiar I.B. de., Pina-Rodrigues F.C.M.; Figliolia, M.B. Eds. *Sementes Florestais Tropicais*. P.137-174.ABRATES. Brasília. Brasil.
- Casal J.J. y Smith H. 1989. The 'end-of-day' phytochrome control of internode elongation in mustard: kinetics, interaction with the previous fluence rate, and ecological implications. *Plant, Cell & Environment* **12**: 511-520.
- Castillo M.L., Bustamante R.O., Peña-Gómez F.T., Gutiérrez V.L., Reyes C.A., Arredondo-Núñez A. y Marey M. 2013. Negative photoblastism in the invasive species *Eschscholzia californica* Cham.(Papaveraceae): Patterns of altitudinal variation in native and invasive range/Fotoblastismo negativo en la especie invasora *Eschscholzia californica* Cham.(Papaveraceae): Patrones de variación altitudinal en el rango nativo e introducido. *Gayana. Botanica* **70**:330-336.
- Clergeau P.1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants In the temperate farmland. *Acta Oecologica* **13**:679-686.
- Donohue K. 2009. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **364**:1059-1074.
- Fenner M. y Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, London
- Figueroa J.A. y Vázquez-Yanes C. 2002. Efecto de la calidad de la luz sobre la germinación de semillas en el árbol pionero tropical *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae). *International Journal of Tropical Biology and Conservation* **50**:31-36.
- Folta K.M. y Maruhnich S.A. 2007. Green light: a signal to slow down or stop. *Journal of Experimental Botany* **58**:3099-3111.

- Forbis T.A. 2010. Germination phenology of some Great Basin native annual forb species. *Plant Species Biology* **25**: 221-230.
- Hanan-Alipi A., Mondragón-Pichardo J. y Vibrans H. 2009. *Sambucus nigra*. En: Vibrans H. Ed. *Malezas de México*.  
<<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/caprifoliaceae/sambucus-nigra/fichas/pagina1.htm>> (consultado 12 junio 2015).
- Hidayati S.N., Baskin J.M. y Baskin C.C. 2000. Morphophysiological dormancy in seeds of two North American and one Eurasian species of *Sambucus* (Caprifoliaceae) with underdeveloped spatulate embryos. *American Journal of Botany* **87**:1669-1678
- Hidayati S.N, Walck J.L y Taylor J. 2010. Seed germination ecophysiology of two western North American species of *Sambucus* (Caprifoliaceae sensu lato), and comparisons with eastern North American and European congeners. *Plant Species Biology*, **25**: 203-213.
- Hong T.D. y Ellis R.H. 1996. *A protocol to determine seed storage behavior*. IPGRI Tecnology Bulletin No. 1. Plant Genetic Resources Institute. Rome.
- Hultén E. y Fries M. 1986. Atlas of North European Vascular Plants North of the Tropic of Cancer. Koeltz Scientific Books, Königstein, Alemania.
- Keddy P.A., Wiesheu I.C., Shipley B., Gaudet C. 1989. Seed banks and vegetation management for conservation—towards predictive community ecology. In: Leck M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. Eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 347–363. Academic Press, San Diego, USA.
- Kyereh B., Swaine M.D. y Thompson J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* **87**:772-783.

- Leif J.W., Durling J.C., Burgdof D.W. 2011. Comparison of seed germination techniques for common elderberry (*Sambucus nigra* L., ssp. *canadensis*). *Native Plants Journal* **12**:133-135.
- Luzuriaga A.L., Escudero A. y Pérez-García. 2006. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research* **46**:163-174.
- Madueño-Molina A., García-Paredes D., Martínez-Hernández J., Rubio-Torres C., Navarrete-Valencia A. y Bojórquez-Serrano J. 2006. Germinación de semilla de frijolillo, *Rhynchosia minima* (L.) Dc., luego de someterla a tratamientos pregerminativos. *Bioagro* **18**:101-105.
- Manjkhola S., Dhar U. y Rawal R.S. 2003. Treatments to improve seed germination of *Arnebia benthamii*: an endangered medicinal herb of high altitude Himalaya. *Seed science and technology* **31**: 571-577.
- Martínez-Orea Y. M., Castillo-Argüero S., Álvarez-Sánchez J., Collazo-Ortega, M. y Zavala-Hurtado A. 2013. Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia* **38**: 400.
- Martínez-Villegas J.A., Orozco-Segovia A., Sánchez-Coronado M.E. y Pisanty I. 2012. Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. *Plant Ecology* **213**: 871-881.
- Neto F., de Barros J., Costa N.P. y Krzyzanowski F.C. 1998. El test de tetrazolio en semillas de soja. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-EMBRAPA. Londrina, Pr. Brasil.
- Orozco-Segovia A., Sanchez-Coronado M.E. y Vazquez-Yanes C. 1993. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* **7**:395-402.
- Orozco-Segovia A., Brechú-Franco A. E., Zambrano-Polanco L., Osuna-Fernández R., Laguna-Hernández G. y Sánchez-Coronado ME. 2000. Effects of maternal light environment on

germination and morphological characteristics of *Sicyos deppei* seeds. *Weed Research* **40**: 495-506.

Orozco-Segovia A. y Sánchez-Coronado. 2013. La semilla. En: Marquez-Guzmán J., Collazo-Ortega M., Martínez-Gordillo M., Orozco-Segovia, A., Vázquez-Santana S. *Biología de Angiospermas*, pp. 213-218. La Prensa de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.

R Foundation for Statistical Computing. 2011. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Santibáñez-Andrade G., Castillo-Argüero S., Zavala-Hurtado J.A. y Lindig Cisneros R. 2015. Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecological Indicator* **54**:124-136.

Schwartz L.M., Gibson D.J. y Young B.G. 2016. Life history of *Achyranthes japonica* (Amaranthaceae): an invasive species in southern Illinois 1. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **143**: 93-102.

Shinomura T., Nagatani A., Chory J. y Furuya, M. 1994. The induction of seed germination in *Arabidopsis thaliana* is regulated principally by phytochrome B and secondarily by phytochrome A. *Plant physiology* **104**: 363-371.

Sung J.M. y Jeng T.L. 1994. Lipid peroxidation and peroxide-scavenging enzymes associated with accelerated aging of peanut seed. *Physiologia Plantarum* **91**: 51-55.

Tompsett P.B. y Pritchard H.W. 1998. The effect of chilling and moisture stress on the germination, desiccation tolerance and longevity of *Aesculus hippocastanum* L. seeds. *Annals of Botany* **82**: 249–261.

- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- Victoria J.A. 2006. Viabilidad en tetrazolio de semillas de caléndula y eneldo. *Acta agronómica* **55**:31-41.
- Vieira B.D.C. y Silveira F.A.O. 2010. Reproductive phenology, seed germination and ex situ conservation of *Pseudananas sagenarius* in a semi-deciduous tropical forest fragment. *Plant species biology* **25**: 214-220.
- Warr S.J., Kent M. y Thompson K. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in southwest England. *Journal of Biogeography* **21**: 151–168.
- Yan X.H., Zhou B., Yin Z.F., Wang N. y Zhang Z.G. 2016. Reproductive biological characteristics potentially contributed to invasiveness in an alien invasive plant *Bidens frondosa*. *Plant Species Biology* **31**:107–116.
- Yin L., Wang C., Chen Y., Yu C., Cheng Y. y Li W. 2009. Cold stratification, light and high seed density enhance the germination of *Ottelia alismoides*. *Aquatic Botany* **90**: 85-88.
- Young, J. A. y Young C.G. 1992. Seeds of woody plants in North America. Dioscorides Press, Portland, Oregon, USA.
- Zar J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey, EUA
- Zucareli V., Bonjovani M.R., Cavariani C. y Nakagawa J. 2009. Tolerância à dessecação e influência do tegumento na germinação de sementes de citrumelo 'swingle' (*Citrus paradisi* MACF X *Poncirus trifoliata* (L) RAF.). *Revista Brasileira de Fruticultura* **31**:291-295.

## **CAPÍTULO 4**

### **Dinámica temporal de la Tasa de crecimiento y supervivencia de plántulas de *Sambucus nigra* en dos microambientes**

#### **INTRODUCCIÓN**

La regeneración de las malezas en los bosques templados incluye eventos como, la producción de flores y frutos, la dispersión de semillas, la germinación y el establecimiento de plántula (Kitajima y Fenner, 2000). La plántula recién emergida no tiene la capacidad de resistencia de las semillas, pero tampoco tiene la robustez de los individuos adultos, por lo cual es una etapa crítica del ciclo de vida de las plantas, esta etapa limita el reclutamiento de nuevos individuos y determina el éxito de su establecimiento (Harper, 1965; Harper y White, 1974;). La tasa de crecimiento durante la etapa de plántula responde a la constitución genética y los factores microambientales. Las plántulas crecen más rápido cuando disponen de abundantes recursos como agua y nutrientes del suelo (Kitajima y Fenner, 2000).

Los factores ambientales influyen directamente en la tasa de crecimiento y modifican la dinámica poblacional de las especies (Harcombe, 1987; Gray y Spies, 1996). Por esta razón estudiar los factores microambientales que favorecen el crecimiento de las plántulas es de gran relevancia, sobre todo en especies que pueden ser potencialmente malezas (Santibáñez- Andrade *et al.*, 2015). Para estas especies se han encontrado generaciones discretas de emergencia de plántulas, con períodos extensos de tiempos de supervivencia. En conjunto, las altas tasa de crecimiento y supervivencia de las malezas, son dos de los atributos principales, que favorecen su colonización en sitios con poca cobertura arbórea y alta cantidad de luz (Cousens *et al.*, 1991).

Actualmente los bosques templados de México, se encuentran en deterioro constante debido a la extracción excesiva de recursos maderables, que ha causado el desmonte de árboles y la apertura de claros, los cuales han favorecido el establecimiento de malezas (Ávila-Akerberg, 2002; Challegner, 2003; Jujnovsky *et al.*, 2012). En este sentido el bosque templado de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena (CRM) Ciudad de México, debido a su cercanía con el área metropolitana, presenta continuos disturbios de origen antrópico. En este bosque se tienen registradas 125 especies con estatuto de maleza, que representan el 22% de la diversidad total (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). De las cuales la maleza nativa *S. nigra*, se distribuye de forma agregada en zonas perturbadas y de dosel abierto (Santibáñez- Andrade, 2009). No obstante, para México no se conocen sus tasas de crecimiento y supervivencia de plántulas.

Pollard y Coussan (1981) han determinado para los bosques templados de Europa, que los sitios de dosel abierto favorecen el establecimiento de *S. nigra*, en estos sitios la especie tiene un reclutamiento continuo de plántulas y la mortalidad es independiente de la edad. Por lo cual, es probable, que las condiciones microambientales de menor cobertura arbórea y mayor cantidad de luz, favorezcan la tasa de crecimiento y la supervivencia de las plántulas de esta especie. Debido a la falta de información de las plántulas de *S. nigra* en los bosques templados de México, el presente estudio tiene como objetivos: (1) determinar la tasa de crecimiento relativa (TCR) del área basal, altura y cobertura, durante la época de

seca y lluvia en dos microambientes, que difieren en sus condiciones de luz (2) conocer la relación entre los factores microambientales con la TCR y (3) determinar la supervivencia de la especie en los dos microambientes. Se espera que el microambiente con mayor cantidad de luz muestre, las tasas TCRs más altas y los valores más altos de supervivencia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Área de estudio:* El estudio se realizó en dos microambientes que difieren por sus características de apertura del dosel y cantidad de luz, los cuales, fueron determinados previamente por Bonilla-Valencia *et al.*, (2016) y se encuentran ubicados en la unidad ambiental número 8 del bosque de *A. religiosa* de la CRM, Ciudad de México (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). En cada uno de los microambientes se marcaron 100 plántulas (200 en total). Para la selección de las plántulas se marcaron al azar individuos adultos de *S. nigra* (individuos con estructuras reproductivas), alrededor de los individuos seleccionados se marcaron círculos de 10 m de diámetro y dentro de estos se marcaron a todas las plántulas de *S. nigra* encontradas. A partir de febrero de 2015 hasta febrero de 2016, cada dos meses se registró en cada plántula, la altura con un flexómetro, el perímetro del tallo con un vernier y se obtuvo el área basal con la siguiente fórmula (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

$$AB = \frac{DAP^2}{4} \pi \quad [1]$$

Dónde: *AB* es el área basal, *DAP* es el diámetro a la altura del pecho y  $\pi$  es 3.1416. En el caso de individuos policaulescentes (con más de un tallo) se sumó el área basal.

Para cada plántula se determinó su cobertura, la cual se obtuvo midiendo dos diámetros perpendiculares (*D1* y *D2*) y se calculó su cobertura mediante la siguiente fórmula (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

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

Dónde:  $C$  es la cobertura,  $D1$  es el diámetro y  $D2$  es el diámetro 2 y  $\pi$  es 3.1416.

*Tasa de crecimiento:* La tasa relativa de crecimiento (TCR) se calculó para las variables de altura, el área basal y la cobertura. La TCR se define como el incremento en la biomasa de la planta por unidad de biomasa por unidad de tiempo (Hunt, 1982) y se calcula con la siguiente ecuación.

$$TCR = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t_2 - t_1} [3]$$

Dónde:  $x_2$  es la medición final,  $x_1$  es la medición inicial,  $t_2-t_1$  número de días entre ambas mediciones.

*Supervivencia:* Durante el año de estudio se registró cada dos meses la supervivencia así como los tipos de daño que pudieran estar asociado a la mortalidad de plántulas. Para determinar la probabilidad de supervivencia ( $S$ ), la tasa de supervivencia se definió como:

$$S = \frac{Ni(t+1)}{Ni(t)} [4]$$

Dónde:  $S$  es la supervivencia es  $Ni(t+1)$  es el número de individuos en el tiempo  $t+1$  y  $Ni(t)$  es el número de individuos en el tiempo ( $t$ ).

*Análisis de datos:* se realizaron prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon, para determinar diferencias de las TCRs entre la época de secas y lluvias entre los dos microambiente. Para conocer la relación entre los factores microambientales (determinado en el capítulo 2) con las TCRs, se realizó una Análisis de correspondencia Canónica (CCA). Para determinar el porcentaje de supervivencia y TCR por día, las curvas de supervivencia y de TCR se ajustaron a un modelo lineal (ecuación 5) con el programa Table Curve 2D.

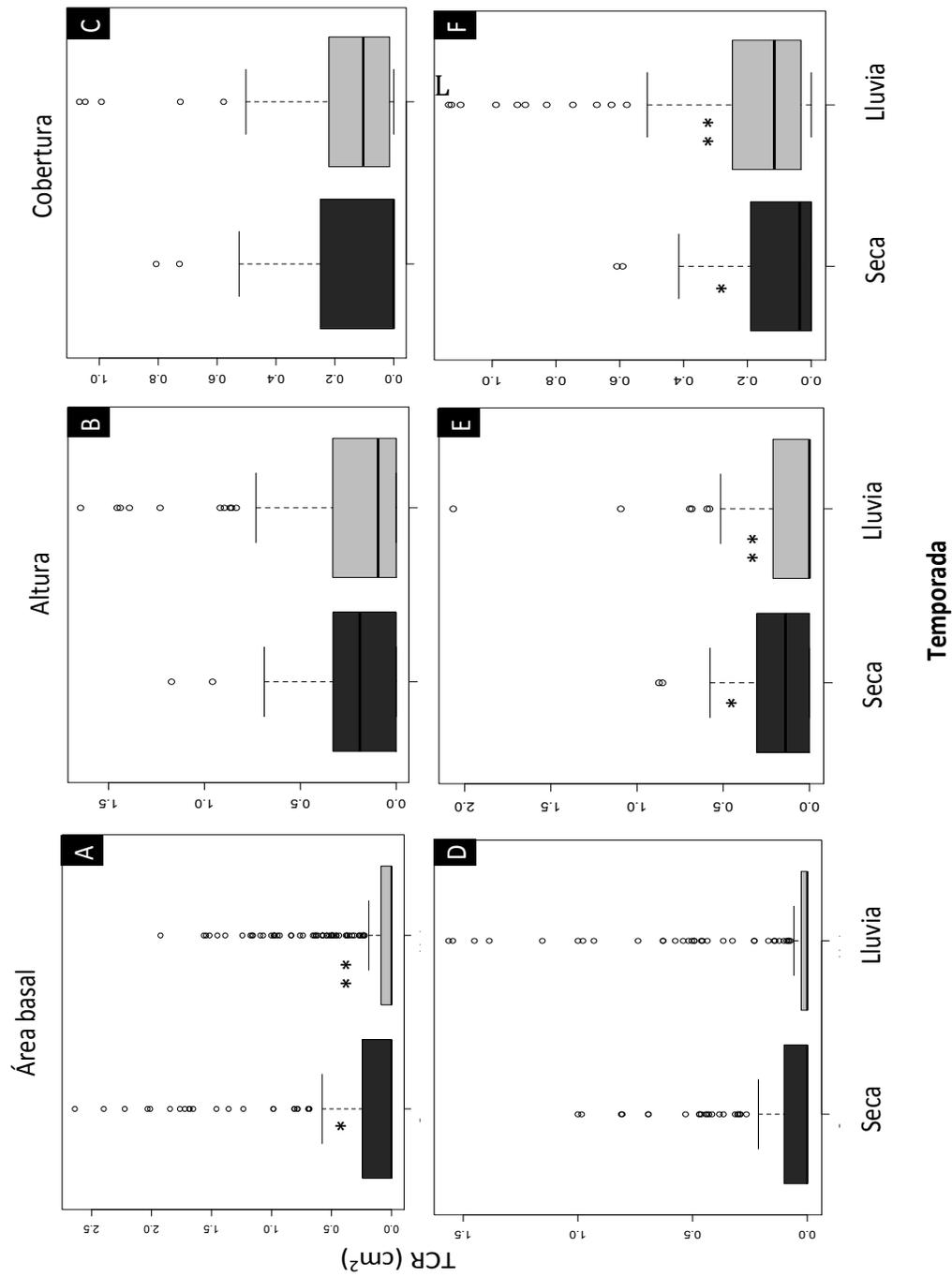
$$Y = a + bx [5]$$

## RESULTADOS

### *Tasa relativa de crecimiento durante la temporada seca y de lluvia*

Se reportaron Tasas relativas de crecimiento (TRC) del área basal, altura y cobertura semejantes para las temporadas de seca y lluvia, tanto para el microambiente uno, como para el microambiente dos (Figura 4.1). No obstante, se observaron diferencias significativas mediante la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon ( $P < 0.05$ ). En el microambiente uno se observó que el TRC del área basal de la temporada seca, fue significativamente mayor ( $0.23 \pm 0.0025$ ) al encontrado durante la temporada de lluvia ( $0.18 \pm 0.0035 \text{ cm}^2$ ) (Figura 4.1 A).

Por su parte en el microambiente dos, se mostró que el TRC de la altura de la temporada seca, fue significativamente mayor ( $0.17 \pm 0.00095 \text{ cm}^2$ ) al reportado en la temporada de lluvia ( $0.12 \pm 0.0012$ ) (Figura 4.1 E). Así mismo, para el microambiente dos, se encontró que la TRC de la cobertura de la temporada de lluvia ( $0.18 \pm 0.011 \text{ cm}^2$ ), fue significativamente mayor, en relación con el encontrado en la temporada seca ( $0.10 \pm 0.0006 \text{ cm}^2$ ) (Figura 4.1 F).



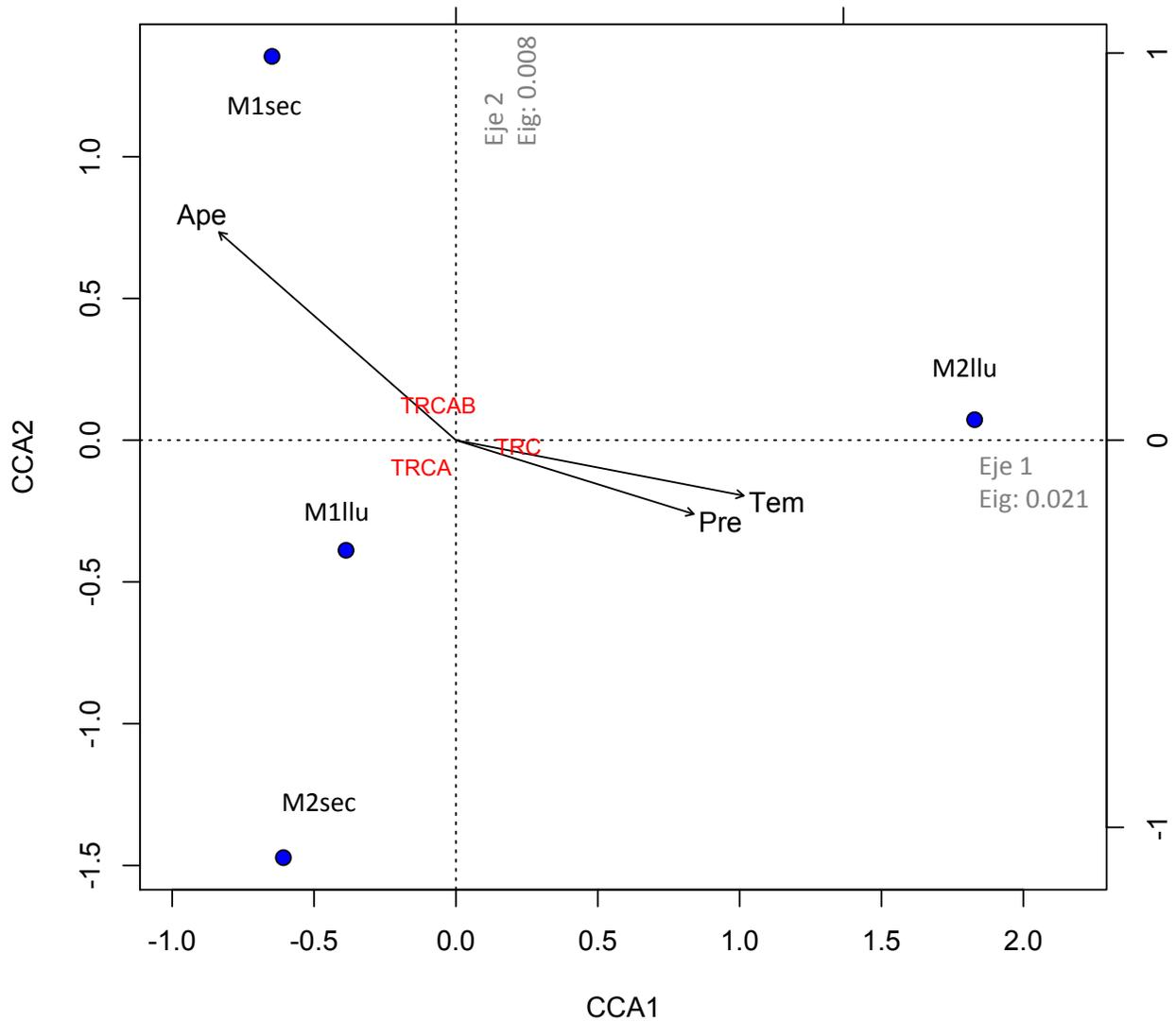
**Figura 4.1.** Tasa Relativa de Crecimiento del área basal, altura, cobertura. **A, B, C** microambiente uno, **D, E y F** microambiente dos (\*,\*\* indican diferencias significativas  $P < 0.05$ ).

***Relación de la tasa relativa de crecimiento durante la temporada de seca y lluvia con los factores microambientales***

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) mostró mediante las permutaciones de Montecarlo, que la ordenación es una representación significativa de los datos ( $P < 0.05$ ). La varianza explicada para el eje 1 fue de 0.711, para el eje 2 fue de 0.288 y para el eje 3 de 0.711 (Cuadro 4.1). Los resultados mostraron para el microambiente uno durante la época seca, una relación positiva y significativa entre la apertura del dosel con la TRC del área basal. Para la TRC de la cobertura se encontró una relación positiva con la temperatura y la precipitación (Figura 4.2).

**Cuadro 4.1.** Resumen estadístico del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).

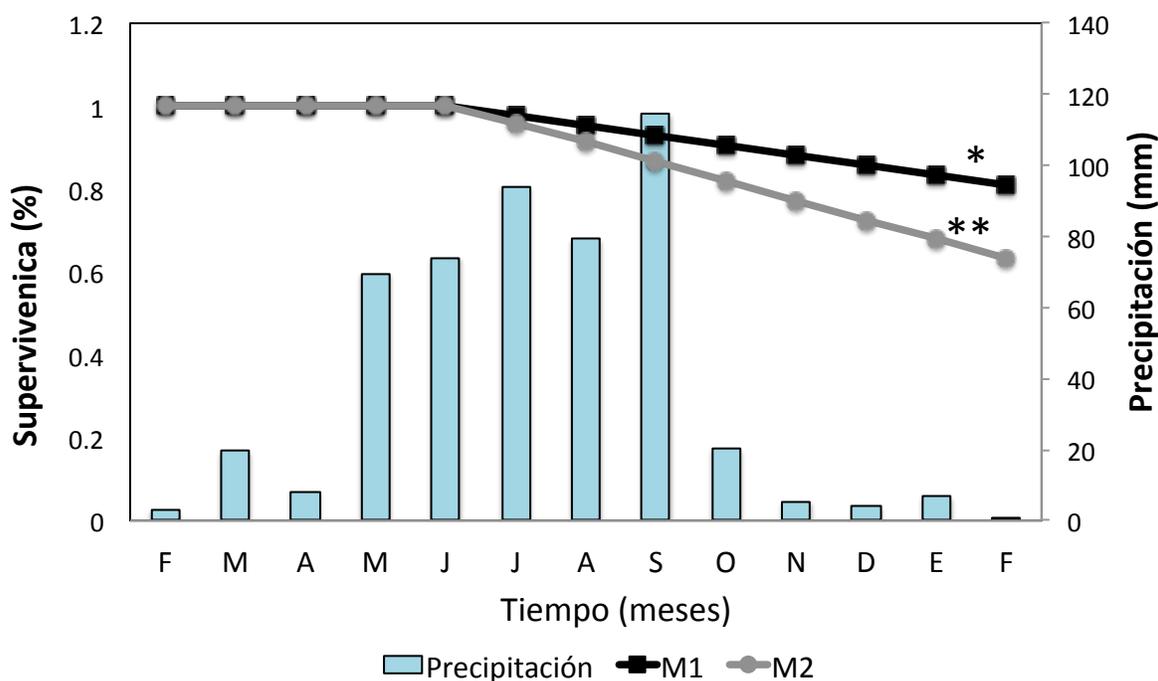
	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>
Raíces características (Valores "eigen valores")	0.021	0.008	0.0021
Varianza explicada (%)	0.711	0.288	0.711
Varianza acumulada	0.711	1	0.711
Correlación de Pearson	1	1	1



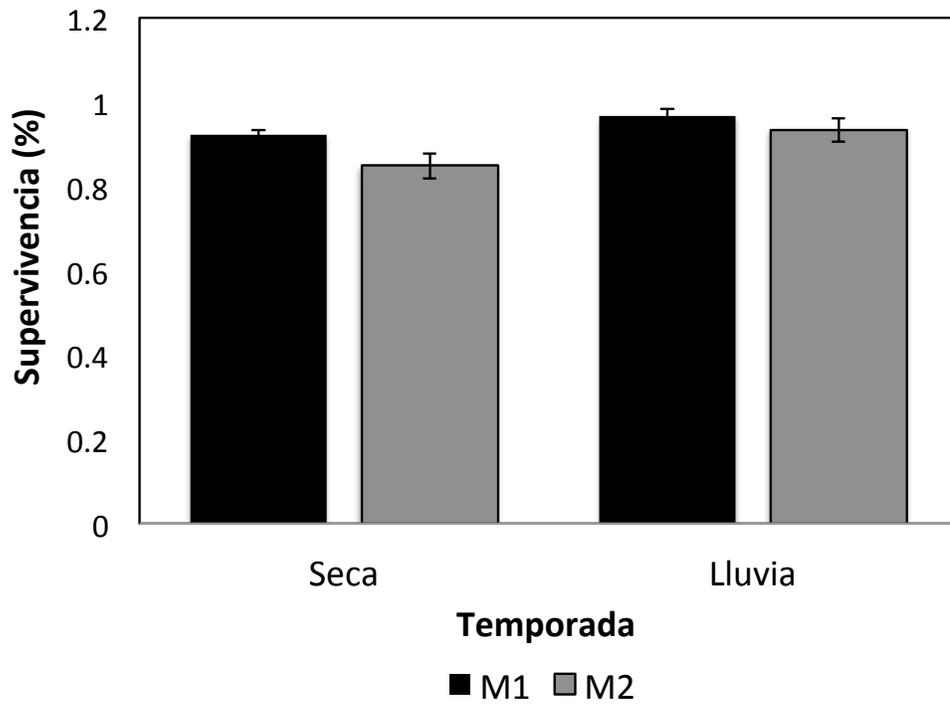
**Figura 4.2.** Análisis de Correspondencia Canónica de la fenología reproductiva de *S. nigra* con los factores ambientales. M1 = microambiente uno, M2 = microambiente dos, Llu = temporada de lluvia, Sec = temporada seca, TRCAB = tasa relativa de crecimiento del área basal, TCRA = tasa de crecimiento relativa de la altura, TCRC = tasa de crecimiento relativa de la cobertura. Pre = precipitación, Tem = temperatura, Ape = apertura del dosel.

### Supervivencia de plántulas

Se encontró mediante la prueba Mann-Whitney-Wilcoxon ( $P < 0.05$ ) que el porcentaje de supervivencia del microambiente uno fue significativamente mayor en comparación con el porcentaje de supervivencia del microambiente dos (Figura 4.3). Se observa que tanto para el microambiente uno como para el dos, el porcentaje de supervivencia inicia a decrecer en el día 120 (abril) (Figura 4.3). En relación con el análisis entre temporadas, no se encontraron diferencias significativas en la prueba Mann-Whitney-Wilcoxon ( $P > 0.05$ ). Sin embargo se observa una mayor promedio de supervivencia en la temporada de lluvia (Figura 4.4).



**Figura 4.3.** Porcentajes de supervivencia para el microambiente uno - M1 y para el microambiente dos - M2, y precipitación mensual (\*, \*\* indican diferencias significativas  $P < 0.05$ ).



**Figura 4.4.** Promedio de los porcentajes de supervivencia para el microambiente uno - M1 y para el microambiente dos - M2, en la temporada de secas y de lluvias.

## DISCUSIÓN

El estudio de la etapa de plántula permite comprender la dinámica de regeneración (Castillo-Argüero *et al.*, 2014). Las plántulas al establecerse en un sitio compiten por recursos como la cantidad de luz y los nutrientes del suelo. Las respuestas de las plántulas se han asociado con su vigor, en términos de su Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) (Harcombe, 1987; Porter y Lowlor, 1991; Miquelajauregui-Graf, 2004). Para las malezas las altas TRC, se han asociado con el éxito de invasión en hábitats con disturbios, por dos razones. Primero las malezas con altas TRC tienen una ventaja en la adquisición de recursos, que se traduce como una ventaja competitiva. Segundo las especies con altas TRC, tienden a ser especies de sucesión temprana, que tiene otras características que favorecen su establecimiento, como cortos periodos juveniles y una alta producción de semillas (Bellingham *et al.*, 2004).

En este estudio, las plántulas de *S. nigra* presentaron TRC más altas, que las reportadas para la especie en estudios de bosques holárticos, en las cuales la TRC fue de  $0.013 \text{ cm}^2 \pm 0.0039$  (Cornelissen *et al.*, 1996). Autores como Grotkopp *et al.* (2002) han demostrado para 29 especies de malezas, que las altas TRC se correlacionan de forma positiva con la invasión en su rango de distribución naturalizado, por lo que han propuesto que la TRC tiene una correlación positiva con la probabilidad de naturalización. En este sentido, la alta TRC de *S. nigra* probablemente es un rasgo importante de sus historias de vida, que ha contribuido a su naturalización en los bosques templados de México.

Los factores ambientales como la temporada de precipitación influyen directamente en la TRC de las plántulas, dado que proporcionan el aporte de humedad necesario para el desarrollo y crecimiento (Harcombe, 1987; Porter y Lowlor, 1991; Miquelajauregui-Graf, 2004). En este estudio, el análisis de CCA mostró una relación positiva entre la TRC de cobertura con la precipitación. La relación positiva entre la precipitación y el aumento de la cobertura ha sido reportada en la mayoría de las especies de plantas (Taiz y Zeiger, 2010). El incremento de cobertura durante la temporada de precipitación y pérdida de cobertura durante la temporada seca, es una estrategia adaptativa, dado que la defoliación evita la pérdida de agua por evapotranspiración y asegura la supervivencia de esta especie en periodos desfavorables como la temporada seca (Kozlowski *et al.*, 1991; Borchert, 1994;

Salazar *et al.*, 1999; Viveros-Viveros y Vargas-Hernández, 2007; Seghieri *et al.*, 2009; Pineda-Romero, 2016). Además durante la temporada de lluvia, se presentó el mayor porcentaje de supervivencia para *S. nigra*. Frecuentemente los niveles óptimos de humedad del suelo, favorecen la acumulación de reservas de nutrientes y carbohidratos en la etapa de plántula, que a su vez promueven una mayor sobrevivencia (Fernández *et al.*, 2002).

Por su parte durante la temporada seca, se encontró una mayor TRC de área basal para el microambiente uno y de TRC de altura en el microambiente dos. En relación a esto, estudios como los de Schwilk y Ackerly (2005), han demostrado que muchas especies incrementan su TRC durante la temporada seca, debido a que asignan mayores cantidades de biomasa a las raíces y almacenamiento de reservas, que les permite alcanzar el agua del suelo a mayores profundidades. Así mismo, es importante mencionar que los bosques templados presentan humedad constante, por lo que aún bajo sequías relativamente severas, la capacidad fotosintética del mesófilo de la lámina de la hoja, no se reduce (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). Para la mayoría de las plantas las tasas de fotosíntesis sólo disminuyen radicalmente cuando en la temporada seca, se pierde más del 40% del contenido de la clorofila de la hoja (Barrios *et al.*, 1998).

Las TRC de las plántulas del sotobosque, además de responder a los cambios de precipitación, también responden a los cambios de la luz (Harper *et al.*, 1965; Salazar *et al.*, 1999; Domínguez-Lerena *et al.*, 2001). Las malezas favorecen su crecimiento en biomasa en sitios abiertos y sin cubierta arbórea, donde la disponibilidad de luz es mayor (Wolkovich y Cleland, 2010). Por lo tanto, el conocimiento de la respuesta del crecimiento de las plántulas a los claros de luz, puede mostrar la dinámica de colonización de las malezas (Bazzas y Pickett, 1980; Poorter, 1999; Galloway y Burgess, 2009). En este estudio el análisis de CCA mostro una relación positiva entre la TRC del área basal con la apertura del dosel, durante la época seca en el microambiente uno. Estos resultados indican que las condiciones de mayor apertura de dosel y mayor cantidad luz, durante la temporada seca favorecen el crecimiento de *S. nigra*. Este resultado coincide con lo reportado en otros bosques templados de Europa, en donde la especie es catalogada como invasora y se distribuye en zonas de dosel abierto (Pollard y Coussan, 1981). Así mismo, también coinciden con lo encontrado para la mayoría de las especies de malezas y pioneras de México, en las cuales, la apertura de claros de luz,

favorecen su crecimiento en biomasa y su establecimiento (Espinosa y Sarukhán, 1997).

El incremento de luz además de favorecer la TRC también puede promover una mayor supervivencia, dado que para ambas temporadas, el microambiente uno mostro los mayores porcentajes de supervivencia. De acuerdo a esto, se ha encontrado que la especie de sucesión temprana *Schizolobium*, favorece su crecimiento y supervivencia en condiciones de mayor luz, dado que sus hojas que regulan el exceso de radiación solar y disminuyen los daños de la luz en los sistemas fotosintéticos. Además la mayor disponibilidad de luz, que guía a un incremento de biomasa en la raíces, favorece un mayor captación de agua, que compensa la pérdida de agua por transpiración (Körner, 1991).

La apertura del dosel influye en otros factores microambientales como la temperatura, los cuales, determinan la TRC de las plántulas (Roxburgh y Kelly, 1995). *S. nigra* en el análisis de CCA, mostró una relación positiva entre la TRC, con la temperatura. Esto concuerda con lo encontrado para los bosques templados, en donde los aumentos de temperatura por debajo de los 10 °C favorecen la división celular de las partes aéreas (Fisher *et al.*, 1997). Tomando en cuenta *S. nigra* presenta características propias de las malezas, como una alta TRC, los aumentos simultáneos de temperatura y CO<sub>2</sub>, producto del calentamiento global, podrían favorecer su colonización en áreas naturales del bosque de *A. religiosa* (Dukes y Mooney, 1999).

## LITERATURA CITADA

- 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.
- Barrios A.N., Ritchie J. y Smucker A.J. 1998. El efecto de sequía en el crecimiento, la fotosíntesis y la intercepción de luz en frijol común. *Agronomía Mesoamericana* **9**: 01-08.
- Bazzaz F.A. y Pickett S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual review of ecology and systematics* **11**: 287-310.

- Bellingham J.P., Duncan P. R., Lee G.W. y Buxton, P.R. 2004. Seedling growth rate and survival do not predict invasiveness in naturalized woody plants in New Zealand. *Oikos* **106**: 308-316.
- Bonilla-Valencia L., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. 2016. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* (En prensa).
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **45**:1437-1449.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. y Barajas-Guzmán G. 2014. Establecimiento de tres especies arbóreas en la cuenca del río Magdalena, México. *Botanical Sciences* **92**: 309-317.
- Challenger A. Conceptos Generales de los ecosistemas de montaña en México. 2003. En: Sánchez Ó., Vega E., Peters E. y Monroy-Vilchis O. Eds. Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Instituto Nacional de Ecología, INE, SEMARNAT, Ciudad de México, México.
- Cornelissen J.H.C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* **84**: 573–582.
- Cousens R.D., Weaver S.E., Martin T.D., Blair A.M. y Wilson B.J. 1991. Dynamics of competition between wild oats (*Avena fatua* L.) and winter cereals. *Weed Research* **31**: 203-210.
- Dominguez-Lerena S., Villar S.P., Fuertes L. y Peñuleas R.J.L. 2001. ¿Puede la profundidad de plantación afectar la calidad fisiológica y al desarrollo en campo de los brinzales de *Pinus halapensis*? *Actas del III Congreso Forestal Español* **3**:49-54.
- Dukes J.S. y Mooney H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 135-139.
- Espinosa F.J. y Sarukhán J. 1997. Manual de malezas del valle de México: claves, descripciones e ilustraciones. Universidad nacional Autónoma de México: Fondo de Cultura Económica, México, Ciudad de México, 408 p.
- Fernández J.G., Delgado E.P., Climent J.M. y Pardo J.A. 2002. Efecto de la procedencia en la supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis* Sm. en medio árido. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* **11**: 171-180.

- Fischer G., Torres Carvajal F. y Torres Bazurto J. 1997. Efecto de la temperatura del suelo sobre la planta 1, crecimiento y desarrollo. *Revista Comalfi* **3**:78-92
- Galloway L.F. y Burgess K.S. 2009. Manipulation of flowering time: phenological integration and maternal effects. *Ecology* **90**:2139-2148.
- Gray A.N. y Spies T.A. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *The Journal of Ecology* **84**:635-645.
- Grotkopp E., Rejmánek M. y Rost T.L. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist* **159**: 396- 419.
- Harcombe P.A. 1987. Tree life tables. *BioScience* **37**:557-568.
- Harper J.L., Williams J.T. y Sagar G.R. 1965. The behavior of seeds in soil: I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* **53**:273-86.
- Harper J.L. y White J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:419-463
- Harper J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. Londres, RU. 892 pp.
- Hunt R. 1982. Plant Growth Curves: The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold. Londres 243 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.
- Kitajima K. Y Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*: 331-359.
- Korner C.H. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional ecology* **5**: 162-173.
- Kozlowski T.T., Kramer P.J. y Pallardy S.G. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press. Nueva York.

- Miquelajauregui-Graf Y. 2004. Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neo-buxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 78 pp.
- 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.
- Pineda-Romero C. 2016. Fenología foliar y producción de terpenos de *Sambucus nigra*, en la Cuenca del río Magdalena, CdMX. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 66 pp.
- Pollard F. y 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.
- Porter J.R. y Lowlor D.W. 1991. *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology* **13**: 396-410.
- Roxburgh J.R. y Kelly D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 213-217.
- Salazar G.J.G., Vargas H.J.J., Jasso M.J., Molina G.J.D., Ramírez H.C. y López U.J. 1999. Variación en el patrón de crecimiento en altura de cuatro especies de *Pinus* en edades tempranas. *Madera y Bosques* **5**:19-34.
- Santibáñez-Andrade G. 2009. 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.
- Santibáñez-Andrade G., Castillo-Argüero S., Zavala-Hurtado J.A. y Lindig Cisneros R. 2015. Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecological Indicators* **54**: 124-136.

- Schwilk D.W. y Ackerly D.D. 2005. Is there a cost to resprouting? Seedling growth rate and drought tolerance in sprouting and nonsprouting *Ceanothus* (Rhamnaceae). *American Journal of Botany* **92**: 404-410.
- Seghier J., Vescovo A., Padel K., Soubie R., Arjounin M., Boulain N. and Timouk F. 2009. Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *Journal of Hydrology* **375**: 78-89.
- Taiz L. y E. Zeiger. 2010. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Incorporated. 782 pp.
- Viveros-Viveros H. y Vargas-Hernández J.J. 2007. Dormancia en yemas de especies forestales. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **13**:131-135.
- Wolkovich E.M. y Cleland E.E. 2010. "The phenology of plant invasions: a community ecology perspective". *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**:287-294.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FINALES

Actualmente varios estudios de malezas, las describen como especies con alto éxito reproductivo, sin embargo, la mayoría de estos estudios no toman en cuenta todas las etapas reproductivas; como la floración, fructificación, germinación y establecimiento de plántulas (Baker, 1974; Bryson y Carter, 2009; Munguía-Rosas *et al.*, 2011). En este sentido sólo los estudios que toman en cuenta todos los aspectos reproductivos de las malezas, pueden mostrarnos un panorama completo de su dinámica reproductiva. Un programa de manejo para las malezas necesita fundarse sobre conocimientos sólidos de las características reproductivas y fisiológicas de las plantas (Zimdahl, 2013). Es por ello que este estudio cobra mayor importancia, porque se evaluaron todas las etapas reproductivas de la maleza *S. nigra*, una especie naturalizada en los bosques templados de México y de la cual se conoce muy poco sobre su dinámica reproductiva (Hanan-Alipi *et al.*, 2009; Bonilla-Valencia *et al.*, 2016).

Los patrones reproductivos de *S. nigra* responden de forma variable entre años y entre temporadas a las condiciones microambientales, lo que indica que la especie es capaz de modificar sus patrones reproductivos en función de cambios microambientales, por lo que se sugiere, la especie presenta una alta plasticidad fenotípica y probablemente genética (Langvatn, *et al.*, 1996; SanMartín-Gajardo *et al.*, 2003). Esta plasticidad también se mostró en los patrones de floración y fructificación asincrónicos, las cuales a nivel poblacional disminuyen el riesgo de enfrentar condiciones desfavorables. Tal como se esperaba, el microambiente uno, con mayor cantidad de luz, mostró los mayores porcentajes de flores y frutos, no obstante estas diferencias no fueron significativas. En relación con los tratamientos de fertilización del suelo, el incremento en la cantidad de nitrógeno y fósforo del suelo presentó un efecto significativo en la cantidad de flores y frutos, pero no un efecto significativo en la germinación, por lo cual el efecto materno en *S. nigra* probablemente no determine su éxito reproductivo. No obstante, otros factores parentales, no evaluados en este estudio, pueden tener un efecto como la constitución genética de la planta madre y el efecto parental (Galloway y Burgess, 2009; Donohue, 2009).

La relación positiva entre la fructificación y la precipitación, probablemente promueva un efecto prioritario en la utilización del recurso hídrico, y favorezca la utilización del nicho temporal vacante durante las lluvias (Wolkovich y Cleland, 2010) dado que las especies nativas del bosque de *A. religiosa* muestran patrones reproductivo asociados con la temporada seca. No obstante autores como (Crotty y Bartens, 2015), han señalado que el éxito reproductivo de las malezas, se favorece cuando presenta rasgos funcionales similares a los de las especies nativas, que implican un origen evolutivo común y por lo tanto una pre adaptación al ambiente local.

Con relación a la germinación, las semillas de *S. nigra* difieren en gran medida con lo reportado para esta especie en bosque holárticos. Dado que las semillas de *S. nigra* no requirieron de tratamientos de escarificación y estratificación fría para germinar, además de que el tiempo de germinación fue mucho menor (Young y Young, 1992; Clergeau, 1992; Leif *et al.*, 2011; Hidayati *et al.*, 2000). Por lo que es muy probable que estas diferencia, se deban a las adaptaciones de la especie en su rango de distribución naturalizado. Además a diferencia de las malezas que favorecen su germinación en condiciones de mayor LR, *S. nigra*, presentó mayores porcentajes de germinación en luz blanca.

Los resultados de este estudio muestran para *S. nigra* que la precipitación se relaciona de forma positiva con la TRC del área basal, mientras que TRC de cobertura tiene una relación positiva con la temperatura. Dos de los factores principales que determinan el éxito del establecimiento de las plántulas (Harcombe, 1987; Porter y Lowlor, 1991; Roxburgh y Kelly, 1995; Miquelajauregui-Graf, 2004). Así mismo, se encontró una mayor TRC de área basal y altura en la temporada seca del año, en el microambiente uno y dos respectivamente y de TRC de cobertura durante la temporada de lluvia, lo cual se debe principalmente a que los bosques templados, como el bosque de *A. religiosa* de la CRM, almacenan en el suelo altos porcentajes de humedad.

El conocer el éxito reproductivo de las malezas, mediante estudios que integran las etapas reproductivas de las plantas como la floración, fructificación, germinación y supervivencia de plántulas, es fundamental para determinar los estadios más vulnerables y sus épocas de aparición en el campo (Zimdahl, 2013). Con

fundamento en los resultados presentados, se sugiere la erradicación manual de las flores y frutos, con el objetivo de prevenir el efecto prioritario de la especie, dado que las semillas y las plántulas, una vez que llegan al banco de semillas es probable formen parte de la vegetación. Sin embargo, es necesario desarrollar un programa de manejo para *S. nigra*, que tome en cuenta las interacciones de polinización y dispersión y su relación con las demás especies del bosque de *A. religiosa* de la CRM.

## LITERATURA CITADA

- Baker H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of ecology and Systematics* **5**:1-24.
- Bonilla-Valencia L., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. 2016. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* (En prensa).
- Bryson C.T. y Carter R. 2004. Biology of Pathways for Invasive Weeds 1. *Weed Technology* **18**:1216-1220.
- Clergeau P.1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in the temperate farmland. *Acta Oecologia* **13**:679-686.
- Crotty SM. Y Bertness M.D. 2015. Positive interactions expand habitat use and the realized niches of sympatric species. *Ecology* **96**: 2575-2582.
- Donohue K. 2009. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **364**:1059-1074.
- Galloway L.F. y Burgess K.S. 2009. Manipulation of flowering time: phenological integration and maternal effects. *Ecology* **90**:2139-2148.
- Hanan-Alipi A., Mondragón-Pichardo J. y Vibrans H. 2009. *Sambucus nigra* En: Vibrans H. Ed. *Malezas de Mexico*. <<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/caprifoliaceae/sambucus-nigra/fichas/pagina1.htm>> (consultado 12 enero 2015).
- Harcombe P.A. 1987. Tree life tables. *BioScience* **37**:557-568.

- Hidayati S.N., Baskin J.M. y Baskin C.C. 2000. Morphophysiological dormancy in seeds of two North American and one Eurasian species of *Sambucus* (Caprifoliaceae) with underdeveloped spatulate embryos. *American Journal of Botany* **87**:1669-1678
- Langvatn R., Albon S.D., Burkey T. y Clutton-Brock T.H. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* 653-670.
- Leif J.W., Durling J.C., Burgdof D.W. 2011. Comparison of seed germination techniques for common elderberry (*Sambucus nigra* L., SSP. *Canadensis*). *Native Plants Journal* **12**:133-135.
- Miquelajauregui-Graf Y. 2004. Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neo-buxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 78 pp.
- Munguía-Rosas M.A., Ollerton J., Parra-Tabla V y De-Nova J.A. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* **14**: 511-521.
- Porter J.R. y Lowlor D.W. 1991. *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Roxburgh J.R. y Kelly D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 213-217.
- SanMartin-Gajardo I., Morellato C. y Patricia L. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de biología tropical* **51**: 691-698.
- Wolkovich E.M. y Cleland E.E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**:287-294.
- Young, J. A. y Young C.G. 1992. Seeds of woody plants in North America. Dioscorides Press, Portland, Oregon, USA.
- Zimdahl R. 2013. Fundamentals of Weed Science, 4<sup>a</sup> ed. Academic Press. Elsevier. USA, San Diego California, 556 P.