



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Fenología de dos especies de la familia Asteraceae en la
cuenca del río Magdalena, Ciudad de México, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ITZEL ROCÍO ARREDONDO SERRANO



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

Ciudad Universitaria, CDMX, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

HOJA DE DATOS DEL JURADO

- | | |
|--|--|
| 1. Datos del alumno
Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta | 1. Datos del alumno
Arredondo
Serrano
Itzel Rocío
55 60 85 92 56
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
414049790 |
| 2. Datos del tutor
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno | 2. Datos del tutor
Dra
Silvia
Castillo
Argüero |
| 3. Datos del sinodal 1
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno | 3. Datos del sinodal 1
Dra
Ana Elena
Mendoza
Ochoa |
| 4. Datos del sinodal 2
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno | 4. Datos del sinodal 2
Dra
Margarita
Collazo
Ortega |
| 5. Datos del sinodal 3
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno | 5. Datos del sinodal 3
Dra
María Guadalupe
Barajas
Guzmán |
| 6. Datos del sinodal 4
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno | 6. Datos del sinodal 4
Dr
Pedro Eloy
Mendoza
Hernández |
| 7. Datos del trabajo escrito
Título

Número de páginas
Año | 7. Datos del trabajo escrito
Fenología de dos especies de la familia Asteraceae
en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de
Mexico, México
54 p.
2018 |

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto con clave IN216014 con nombre *Importancia de las malezas en las comunidades secundarias del bosque templado de la cuenca del río Magdalena* de PAPIIT.

Al proyecto con clave PE201817 con nombre *Ecología de la vegetación secundaria y los hongos como indicadores del estado de conservación de un bosque templado de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México* de PAPIME.

A los pagadores de impuestos que permitieron que la UNAM canalizara tantos recursos para mi educación universitaria.

A cada uno de mis sinodales, cuyas correcciones enriquecieron esta tesis desde varios puntos de vista.

A mi directora de tesis, la Dra. Silvia Castillo, por su paciencia y comprensión. Por siempre ver a sus estudiantes como personas y preocuparse por su bienestar dentro y fuera de la academia. Por el gran esfuerzo que hace de siempre estar presente en las salidas de campo de sus alumnos, incluyéndome. Por siempre estar atenta de mi avance y por motivarme a terminar.

A todos los integrantes del Laboratorio de Dinámica de Comunidades, por tener una gran disposición para ayudar y por crear un ambiente agradable que al mismo tiempo estimula la crítica constructiva. Particularmente a Leti, por haberme auxiliado en varias ocasiones con el análisis estadístico de esta tesis; a Yuri por su ayuda constante en las salidas de campo y por sus críticas a mi trabajo que creo que lo mejoraron bastante, y a Ale por acompañarme tantas veces a campo que hasta le tocó que nos asaltaran (lo siento).

Al Biólogo Marco Antonio Romero Romero, por su apoyo técnico en el Laboratorio.

A los comuneros de Santa María Magdalena Atlitic, por permitirnos estudiar su bosque y por acompañarnos en muchos muestreos.

A mis profesores de la carrera, particularmente a los de Plantas, Protistas, Recursos Naturales, Molecular 3, Taxonomía Vegetal, Métodos de Enseñanza y Comunicación de la Ciencia.

A Manuel, por tener intereses tan interesantes que propiciaron que nos volviéramos amigos. Por ser tan ñoño de las plantas and the occasional octopus, haces que me vuelva a gustar la biología.

A Ariel por ser tan amable y por las conversaciones de WhatsApp, la música y The Office.

A los Jóvenes Ilustres (Mai, Elena, Óscar, Maru e Ibra) por la conversación constante vía Messenger, las fiestas en casa de Elena, las películas, las canciones de Disney, RuPaul's Drag Race, los temas recurrentes, Beyoncé, los papás súper hospitalarios de Mai, la Lotería de Angiospermas, las prácticas de campo y cocinar escuchando I'll Be Fine. Gracias por contarme sobre ustedes y escucharme cuando les cuento sobre mí.

A Jorge, por ayudarme a darme cuenta de cuando no estoy trabajando y por acompañarme siempre. Ojalá que sigamos volviéndonos mejores personas y nos sigamos queriendo.

A mi papá, por ser una parte tan importante de lo que soy, aunque solo te conocí por unos años. Te quiero y te extraño.

A mi mamá, por todo su esfuerzo para que mi hermana y yo podamos hacer lo que nos gusta, aunque eso signifique que nos vayamos lejos. Gracias por nunca limitarme y creer que soy capaz de hacer lo que me proponga. Siempre puedo sentir tu cariño infinito.

A mi mamá, mi mejor maestra.

ÍNDICE

RESUMEN.....	3
1. INTRODUCCIÓN.....	4
1.1. La fenología como disciplina biológica.....	4
1.2. Fenología vegetativa y factores ambientales que influyen en ella.....	5
1.3. Fenología reproductiva y factores ambientales que influyen en ella.....	7
2. ANTECEDENTES.....	8
2.1. Fenología de bosques templados de México.....	8
2.2. Fenología de <i>Roldana angulifolia</i> y <i>Roldana barba-johannis</i>	9
3. JUSTIFICACIÓN.....	10
4. OBJETIVOS.....	11
4.1. Objetivo general.....	11
4.2. Objetivos particulares.....	11
5. HIPÓTESIS.....	12
6. MÉTODO.....	12
6.1. Descripción del área de estudio.....	12
6.2. Descripción de <i>Roldana angulifolia</i>	14
6.3. Descripción de <i>Roldana barba-johannis</i>	15
6.4. Trabajo de campo.....	16

6.5. Registro de datos ambientales.....	18
6.6. Análisis de datos.....	19
7. RESULTADOS.....	20
7.1. Patrones fenológicos.....	20
7.1.1. Floración.....	20
7.1.2. Fructificación.....	22
7.1.3. Crecimiento foliar.....	24
7.1.4. Cantidad de tallos.....	26
7.2. Influencia de los factores ambientales en la fenología.....	27
7.2.1. Análisis de Correspondencia Canónica.....	27
7.2.2. Correlaciones entre factores fenológicos, estructurales y ambientales.....	30
8. DISCUSIÓN.....	33
9. CONCLUSIONES.....	39
10. LITERATURA CITADA.....	41
11. APÉNDICE.....	53

RESUMEN

Conocer la fenología de una especie es una herramienta valiosa para comprender su historia de vida, así como la dinámica que ésta desarrolla como parte de un ecosistema. A pesar de constituir alrededor del 16% de la superficie del país y proveer una importante suma de servicios ecosistémicos, los bosques templados de México han sido escasamente estudiados en cuanto a su fenología. Para el presente estudio se seleccionaron dos especies de arbustos de Asteraceae (*Roldana angulifolia* y *Roldana barba-johannis*) con altos valores de importancia relativa en el bosque de *Abies* de la cuenca del río Magdalena, en el sur de la Ciudad de México. Una vez al mes durante 13 meses se registró la fenología reproductiva (flores y frutos jóvenes y maduros) y la vegetativa (tallos y hojas jóvenes, maduras y seniles), así como variables estructurales (altura y cobertura) de 50 individuos de cada especie. También se obtuvieron datos mensuales de variables ambientales (precipitación, temperatura, fotoperiodo, cobertura del dosel, humedad relativa, humedad del suelo) de la zona de muestreo. Se realizaron Análisis de Correspondencias Canónicas y correlaciones de Spearman para visualizar cómo se relacionan las variables bióticas y las abióticas. La floración de ambas especies se dio durante la temporada de secas y se correlacionó de manera negativa con precipitación, temperatura y fotoperiodo. La producción floral de ambas especies fue sincrónica (Z de *R. angulifolia* = 0.51, Z de *R. barba-johannis* = 0.78). La fructificación se dio al final de la temporada de secas y tuvo su pico al inicio de la temporada de lluvias, correlacionándose positivamente con la humedad relativa. Ambas especies produjeron frutos de manera sincrónica (Z de *R. angulifolia* = 0.58, Z de *R. barba-johannis* = 0.81). La cantidad de tallos de las especies varió poco durante el muestreo, pero las hojas mostraron claros picos de producción en la temporada de lluvias. Ambas especies presentan una temporalidad marcada y tienen fenologías similares, lo cual es congruente con los numerosos caracteres biológicos que tienen en común.

Palabras clave: *Roldana angulifolia*, *Roldana barba-johannis*, fenología reproductiva, fenología vegetativa, factores abióticos, bosque templado.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. La fenología como disciplina biológica

La palabra fenología viene del griego *phaino* (mostrarse o aparecer) y se refiere al estudio de eventos recurrentes en la historia de vida de los organismos, su temporalidad y los factores que los afectan (Fenner, 1998; Schwartz, 2013). Algunos de los registros fenológicos más antiguos que se han encontrado provienen de Japón y China, y datan de hace aproximadamente 3000 años (Polgar & Primack, 2011; Schwartz, 2013). A pesar de este inicio temprano, la fenología se mantuvo como una herramienta agronómica con información limitada al nivel local hasta mediados del siglo XX, cuando el desarrollo de redes de monitoreo fenológico a escala continental en Europa permitió la producción y registro de datos de mayor calidad, formalizando a la fenología como una disciplina biológica (Schwartz, 2013).

La acumulación centralizada de un superávit como consecuencia del desarrollo de la agricultura se considera la condición básica que permitió el nacimiento y mantenimiento de las primeras civilizaciones (Llobera, 2003; Boyden, 2004). En este sentido, puede argumentarse que las observaciones fenológicas son tan antiguas como la civilización misma, ya que para que éstas se lograsen, los grupos humanos debieron observar a las plantas de su medio ambiente durante períodos prolongados, lo cual probablemente llevó al descubrimiento de patrones en el ciclo de vida de estos que les permitieron seleccionar y aprovechar una variedad de especies, habilidad que se volvió crucial para su supervivencia.

En años recientes, el campo de la fenología ha ganado importancia. Este auge se concentra principalmente en la relevancia del cambio climático en los patrones fenológicos de especies de importancia económica o ecológica (Walther *et al.*, 2002; Lavoie & Lachance, 2006; Menzel *et al.*, 2006; Han *et al.*, 2014), pero ha resultado también en la producción de estudios sobre muchas otras temáticas ecológicas importantes. Se ha estudiado el papel de la fenología en las interacciones entre plantas y animales (Visser & Holleman, 2001; CaraDonna *et al.*, 2014), la respuesta fenológica ante

la fragmentación de hábitat y el efecto de borde (Christianini & Oliveira, 2013; Athayde & Morellato, 2014), la utilidad de los datos fenológicos para el entendimiento y prevención de incendios forestales (Bajocco *et al.*, 2010; Alvarado *et al.*, 2015), el papel de los patrones fenológicos en interacciones de especies exóticas, invasoras y nativas (Wolkovich & Cleland, 2011; Wolkovich *et al.*, 2014), entre muchos otros (Morellato *et al.*, 2016).

1.2. Fenología vegetativa y factores ambientales que influyen en ella

Se entiende como fenología vegetativa a los aspectos del crecimiento de las plantas que no están relacionados con la reproducción sexual. El término incluye al nacimiento de brotes, la apertura de hojas, la cobertura, el número de tallos y el crecimiento de las raíces (Nitta & Ohsawa, 1997; Asshoff *et al.*, 2006; Morin *et al.*, 2009; Jeong *et al.*, 2011; Tanentzap *et al.*, 2012).

El crecimiento vegetativo tiene efectos sumamente importantes en el funcionamiento de los ecosistemas, al ser el medio por el cual se determina la superficie que captura radiación solar. Esto se ve directamente reflejado en la captura y balance de carbono de los ecosistemas, su productividad, así como el intercambio de energía y CO₂ entre la biósfera y la atmósfera (Goulden *et al.*, 1996; Myneni *et al.*, 1997; White *et al.*, 1999; Rötzer *et al.*, 2004; Schaefer *et al.*, 2005; Piao *et al.*, 2007; Bonan, 2008; Doughty & Goulden, 2008; Sitch *et al.*, 2008). Adicionalmente, la fenología de hojas, tallos y raíces puede afectar de manera importante a la constitución microambiental en un ecosistema. Algunos de los factores abióticos que dependen en parte de la fenología vegetativa son las condiciones limítrofes del suelo, tales como el albedo, la rugosidad, la temperatura de la superficie y los flujos superficiales de energía y agua (Hogg *et al.*, 2000; Molod *et al.*, 2003; Schaefer *et al.*, 2005; Piao *et al.*, 2007; Bonan, 2008).

La fenología vegetativa ha sido vista por numerosos autores como una suma de caracteres adaptativos. La herbivoría es considerada una importante fuerza selectiva para la determinación de la temporalidad en la producción de hojas (Fenner, 1998). De hecho, existe evidencia de que cuando las hojas nuevas se producen de manera sincrónica sufren un menor daño por herbívoros

que cuando se producen aisladamente, aunque esta correlación no se ha observado en todas las especies estudiadas (Lieberman & Lieberman, 1984; Clark & Clark, 1991; Aide, 1993; Murali & Sukumar, 1993; Van Shaik *et al.*, 1993; Coley & Barone, 1996; Lamarre *et al.*, 2014). Por otro lado, Tanentzap (2012) presentó evidencia que apoya la hipótesis de que tener una morfología de muchos tallos confiere a las especies una ventaja que propicia su persistencia en presencia de herbívoros, en comparación con especies de un solo tallo.

Por otro lado, la fenología de las comunidades puede fungir como una fuerza selectiva que ha contribuido al surgimiento de una amplia gama de adaptaciones fisiológicas, anatómicas y conductuales en consumidores tanto primarios como secundarios (Terborgh & Van Shaik, 1987).

Numerosos autores se han propuesto indagar cómo afectan las distintas variables ambientales a los patrones fenológicos de las especies. Por ejemplo, la producción de hojas demostró una marcada correlación positiva con los meses de mayor precipitación en una comunidad de selva seca en la costa mexicana del Pacífico (Bullock & Solis-Magallanes, 1990), en cambio, en un bosque tropical perennifolio, el tiempo de sequía coincide con un mayor recambio de las hojas de los árboles, manifestándose una estacionalidad que no se mide en cantidad de hojas, sino en su calidad (capacidad fotosintética) (Wu *et al.*, 2017). Un aspecto ampliamente estudiado en las últimas décadas es el efecto de la temperatura —particularmente la exposición prolongada a bajas temperaturas— en el surgimiento de nuevas hojas (conocido como *bud burst* vegetativo) y cómo se espera que su temporalidad se vea afectada por el cambio climático (Kramer, 1996; Linkosalo 2000; Linkosalo *et al.*, 2006; Ghelardini *et al.*, 2010). La luz solar también ha demostrado tener un papel crucial que se ha manifestado de distintas formas: por un lado, se ha encontrado que algunos árboles tropicales tienen una producción foliar que coincide con los períodos de mayor irradiación solar (Van Shaik *et al.*, 1993; Wright & Van Schaik, 1994); y por otro, en ecosistemas templados se ha encontrado que el fotoperiodo es de suma importancia para el crecimiento en longitud y grosor de los tallos (Heide, 1974). Se ha reportado que características del suelo como la humedad y el

contenido de nutrientes han tenido efectos importantes en el crecimiento vegetativo de las plantas, a pesar de no ser variables desencadenantes de estos procesos (Cardoso *et al.*, 2012)

1.3. Fenología reproductiva y factores ambientales que influyen en ella

La fenología reproductiva se refiere al desarrollo de estructuras directamente asociadas a la reproducción como son las flores y los frutos. La presencia de estas estructuras influye directamente en los procesos de polinización y dispersión, los cuales determinan la generación de nuevos individuos y, a una escala mayor, la sucesión de las comunidades vegetales. En adición a esto, un estudio longitudinal que nos permita observar la longevidad de las flores (el tiempo en que están abiertas y funcionales) y frutos, puede indicar la adecuación reproductiva de una planta, pues es una medida de la cantidad de polen y frutos dispersados (Primack, 1985). Finalmente, los frutos de una comunidad son una importante fuente de alimento para consumidores primarios (Noma & Yumoto, 1997).

Se han determinado patrones generales de floración para distintos tipos de vegetación. En bosques tropicales húmedos, se ha observado que los picos de floración se asocian con las temporadas de mayor radiación solar (Wright & Van Shaik, 1994) o el fotoperíodo más largo (Borchert *et al.*, 2005). En los bosques tropicales secos con estacionalidad marcada la mayor producción de flores se registra a finales de la temporada seca e inicio de la temporada de lluvias (Murali & Sukumar, 1994). En bosques templados caducifolios se observa un patrón generalizado para las plantas de estratos bajos, que florecen de manera notablemente sincrónica en la primavera, antes de que los árboles vuelvan a producir hojas y el dosel se cierre (Heinrich, 1976).

En cuanto a la fenología de frutos, los patrones generales parecen agruparse por tipo de vegetación en localidades alrededor del mundo. En una comunidad de bosque templado en México, la mayoría de especies fructifican después de la temporada de lluvias (Díaz López, 2015). Bonilla-Valencia *et al.* (2017a) encontraron que, para una especie de la misma comunidad, el porcentaje de producción de frutos era mayor en los sitios con mayor incidencia de luz, correlacionándose

con precipitación y temperatura. Cortés-Flores et al., (2013) encontraron que las especies anemócoras tenían una mayor fructificación en la temporada seca, mientras que especies autócoras y zoocoras alcanzaban su mayor producción de frutos al inicio de la temporada de secas. Para varias especies de *Quercus* en un bosque templado en México, la fructificación mostró una correlación con los meses de humedad moderada a alta y factores bióticos como la competencia y la depredación (Bello González, 1994). Esto ha sido observado también en bosques templados en Japón y Estados Unidos, donde la mayor producción de frutos comienza a finales de verano y principios de otoño; los autores sugieren que esta temporalidad es adaptativa, pues la mayor producción de frutos coincide con la llegada de aves frugívoras migratorias (Thompson & Willson, 1979; Noma & Yumoto, 1997).

El patrón general encontrado en una selva tropical en Brasil y en especies de árboles de la selva Lacandona en México fue que la mayor producción de frutos se da en los meses más secos (Morellato *et al.*, 2000; Orantes García *et al.*, 2011). En bosques tropicales secos en India y México se encontró que los picos de producción de frutos coinciden con el final de la temporada de lluvias y el inicio de la de secas (Bullock & Solis-Magallanes, 1990; Murali & Sukumar, 1994). Van Shaik *et al.* (1993) consideran que la fructificación temprano en la temporada de lluvias en bosques estacionalmente secos podría ser una adaptación para que las semillas germinen en ambientes de bajo estrés hídrico y se minimice la mortalidad de plántulas en la temporada de secas.

2. ANTECEDENTES

2.1. Fenología de bosques templados de México

Debido a su ubicación latitudinal y a su historia geológica, los bosques templados de México tienen especies vegetales tanto de afinidad neártica como neotropical, lo cual resulta en la convergencia de especies de orígenes biogeográficos muy distintos (Rzedowski, 2006). Esto, combinado con su marcada temporalidad (lluvias y secas) y una alta heterogeneidad ambiental, los vuelve ecosistemas

muy particulares, y por ende es difícil extrapolar a estos bosques las observaciones realizadas en bosques templados de otras regiones del planeta (Morrone, 2005; Miranda & Hernández-X., 2015). Los estudios fenológicos de bosques templados mexicanos están concentrados principalmente en la cuenca del río Magdalena (CRM), el Ajusco Medio y la Barranca de Tarango en la Ciudad de México y en el Cerro del Águila, en el estado de Michoacán. En un estudio en la comunidad de la CRM se han observado dos picos de floración antes y después de la temporada de lluvias, con aproximadamente la mitad de las especies estudiadas floreciendo durante la temporada de lluvias; así como un pico de alta producción de frutos al finalizar las lluvias, un poco menos del 50% de las especies contempladas fructificando en esta temporada (Díaz López, 2015; Bonilla-Valencia *et al.*, 2017a). Para el caso del Ajusco Medio que alrededor del 57% de las especies del bosque cerrado presentan flores en los meses de diciembre y enero, y entre un 43 y un 50% presentan frutos en el período de enero de abril; en este caso ambas estructuras reproductivas se dan principalmente durante la temporada de secas (Martínez Romero, 1997). Por otro lado, en el bosque de la Barranca de Tarango el período de septiembre a diciembre es el de mayor presencia tanto de flores (11 de las 14 especies de arbustos incluidas en el estudio) como de frutos (10 de 14 especies de arbustos) (Ventura González, 2012). Por último, en el ecosistema del Cerro del Águila se ha reportado que la precipitación es el factor ambiental más importante para la producción de flores en plantas herbáceas, y el fotoperiodo para la floración en arbustos y árboles (Cortés-Flores *et al.*, 2015). En cuanto a la producción de frutos, se ha encontrado que las especies anemócoras presentan un pico en medio de la temporada de secas, en cambio las autócoras y zoócoras tienen la mayor fructificación al principio de la misma temporada (Cortés-Flores *et al.*, 2013).

2.2. Fenología de *Roldana angulifolia* y *Roldana barba-johannis*

Con respecto a la fenología de *R. angulifolia* y *R. barba-johannis*, Díaz López (2015) reportó en un estudio a nivel comunidad en la CRM que ambas especies presentan un patrón de floración “todo el año”, presentando *R. angulifolia* la mayor producción de flores en febrero (75%), y *R. barba-*

johannis en noviembre (75%). En un estudio realizado en el Ajusco Medio (Martínez Romero, 1997), se reporta que ambas especies presentan flores durante la temporada de secas, específicamente desde diciembre hasta febrero.

En cuanto a la producción de frutos, se reporta que *R. barba-johannis* tiene un patrón de fructificación “durante las secas”, con una producción del 50% durante el mes de mayo. En cambio, *R. angulifolia* fue clasificada en el patrón de fructificación “durante las lluvias”, que presentó una producción del 25% durante el mes de julio (Díaz López, 2015). Martínez Romero (1997) reporta una coincidencia en la fase de producción de frutos de ambas especies durante la temporada de secas, durante los meses de enero a abril.

3. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la fenología tiene un gran valor descriptivo, pues es un paso indispensable en el conocimiento de la historia de vida de un organismo (Yampolsky, 2002). Además, esta disciplina ha probado ser de gran relevancia para la conservación (Morellato *et al.*, 2016), así como para el entendimiento y prevención de las invasiones de plantas tanto nativas como exóticas (Wolkovich & Cleland, 2011).

Roldana angulifolia y *Roldana barba-johannis*, las especies a estudiar en este trabajo, presentan valores de importancia relativa altos en la comunidad de la CRM y son consideradas especies características (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). Sin embargo, no existe ningún estudio fenológico que se enfoque en estas especies. Martínez Romero (1997), Díaz López (2015) y Bonilla-Valencia *et al.* (2017a) las incluyeron en estudios de fenología reproductiva a nivel comunidad, sin embargo, su tamaño de muestra para las especies fue de 5 a 10 individuos o no se menciona, además de que no se incluyó un análisis de la fenología vegetativa. En este estudio se pretende describir la

fenología tanto de estructuras reproductivas como vegetativas, además de hacerlo con un mayor detalle e incluyendo 50 individuos de cada especie.

Adicionalmente, una de las metas del presente trabajo es contrastar la historia natural de ambas especies. Las plantas seleccionadas, al ser congéneres, comparten varias características biológicas; tienen forma de crecimiento arbustiva, alturas similares, pequeñas inflorescencias amarillas y se dispersan por anemocoria. Se ha reportado que algunas especies fenotípicamente similares y taxonómicamente cercanas compiten entre sí (Brown *et al.*, 2002; Mony *et al.*, 2007) o pueden facilitar procesos como la polinización en especies similares (Moeller, 2004; Sargent & Ackerly, 2008), por lo que este estudio puede ayudar a dilucidar las consecuencias de estas posibles interacciones en sus patrones fenológicos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Describir la fenología reproductiva y vegetativa de dos arbustos de la familia Asteraceae en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México y su relación con algunas variables ambientales.

4.2. Objetivos particulares

Determinar los patrones fenológicos reproductivos y vegetativos de *R. angulifolia* y *R. barba-johannis*

Calcular y comparar los índices de sincronía en floración y fructificación de cada una de las especies.

Describir la relación de la fenología de las especies estudiadas con algunas condiciones ambientales abióticas (precipitación, apertura del dosel, temperatura y humedad relativa y algunas propiedades fisicoquímicas del suelo).

5. HIPÓTESIS

De acuerdo con lo reportado para *R. angulifolia* y *R. barba-johannis* en otros estudios, se espera que la mayor producción de flores se dé de manera sincrónica durante la temporada de secas y que presenten correlaciones negativas con la precipitación, temperatura y fotoperiodo.

De acuerdo con lo reportado para las especies de interés en otros estudios, se espera que la producción de frutos se dé durante la temporada de secas, ya que ambas especies presentan frutos que se dispersan mediante el viento y la temporada de secas presenta un ambiente propicio para esta estrategia, al haber menos follaje y mayor incidencia de vientos fuertes.

Respondiendo a la marcada temporalidad del ecosistema (lluvias y secas), se espera que el período de mayores lluvias coincida con el mayor crecimiento vegetativo respondiendo principalmente al aumento en la precipitación, en la humedad del suelo y en el fotoperiodo, puesto que estas variables tienen un papel importante en la tasa fotosintética.

La cercanía filogenética que resulta en similitudes de atributos biológicos (como forma de crecimiento, tipo de inflorescencia y fruto, síndrome de dispersión) entre ambas especies resultarán en patrones fenológicos similares.

6. MÉTODO

6.1. Descripción del área de estudio

La cuenca del río Magdalena ocupa parte de las delegaciones Cuajimalpa, Álvaro Obregón y Magdalena Contreras en la Ciudad de México, entre las coordenadas 19°13'53" y 19°18'12" N, y 99°14'50" y 99°20'30" O y abarca aproximadamente 3,000 hectáreas (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). Su relieve montañoso comprende desde los 2470 hasta los 3850 m s.n.m (Ontiveros Delgado, 1980; Álvarez Román, 2000). La región está atravesada por el río Magdalena, que nace de los cerros

Palma, San Miguel, Coconetla y Cochinos a una altitud *ca.* 3650 m s.n.m, y tiene una longitud aproximada de 21600 m (Álvarez Román, 2000).

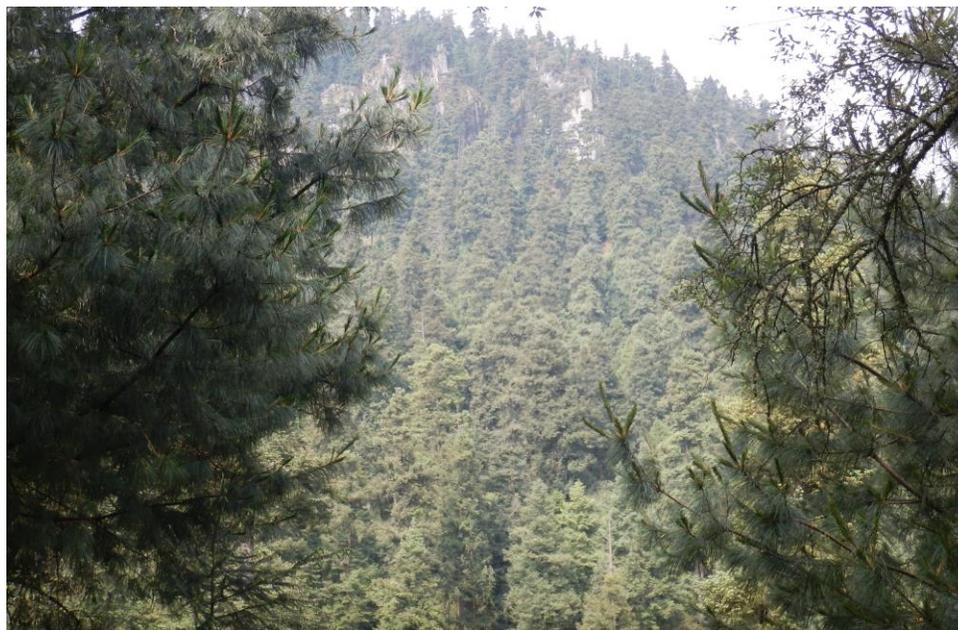


Figura 1. Fotografía del bosque de *Abies* en una montaña de la Cuenca del Río Magdalena.

En el área se presentan tres tipos de vegetación: bosque de *Pinus hartwegii* en la zona más alta, bosque de *Abies religiosa* en la zona media y bosque mixto de *Quercus* en la zona baja.

El área de estudio es el bosque de *A. religiosa*, el cual se encuentra entre los 2750 y los 3500 m s.n.m y cuenta con tres principales asociaciones vegetales (*Acaena elongata-Abies religiosa*, *Roldana angulifolia-Abies religiosa* y *Abies religiosa-Senecio cinerarioides*). El bosque de *A. religiosa* presenta dos tipos de clima templado subhúmedo: entre los 2400 y 2800 m s.n.m. el subtipo C (w₂) (w) b (i'), el más húmedo de los húmedos; y entre 2800 y 3500 m s.n.m. el subtipo C (b') (w) b i, subhúmedo semifrío con verano fresco (Álvarez Román, 2000). Se reporta un régimen de lluvias en verano, una precipitación anual que va desde 950 hasta 1300 mm. Las temperaturas oscilan poco a lo largo del año, con un rango promedio de 5-13 °C que puede bajar hasta 0-6 °C y subir hasta los 9-20 °C (Dobler-Morales, 2010). El tipo de suelo que predomina en este bosque es Andosol

húmico, caracterizado por una capa superficial de color rojo oscuro a negro rica en materia orgánica. Esta capa está compuesta por hojarasca y tiene una textura de migajón arenoso con una alta porosidad (Álvarez Román, 2000). De los tipos de vegetación de la cuenca del río Magdalena, es el de mayor superficie (44.6%, 1071 ha), además de almacenar la mayor cantidad de carbono (83603 t) y proveer un total de 10,091,000 m³ de agua como servicio ecosistémico (Almeida-Leñero *et al.*, 2007).

6.2. Descripción de *Roldana angulifolia*



Figura 2. *Roldana angulifolia*. Ejemplar en campo (izquierda) que muestra hojas e inflorescencias. Ejemplar de herbario (derecha) que muestra hojas y frutos, la regla representa 10 cm.

Roldana angulifolia (DC.) H.Rob & Brettell es una planta arbustiva que mide de 1 a 3 m de alto, con pocas ramificaciones, los tallos principales parten desde la base y son pilosos. Las láminas de las hojas son subpalmatinervas, de 3 a 15 cm de largo, y de 2 a 20 cm de ancho, con márgenes generalmente 5-8 lobulados y con el borde denticulado. Los peciolos miden 2 a 14 cm. La inflorescencia es paniculada-cimosa, ligeramente péndula y con pubescencia glandulosa. Las cabezuelas son radiadas, miden de 10 a 17 mm de alto, escasas a numerosas. Por cabezuela tienen de 5 a 7 flores liguladas, amarillas, de 5 a 6 mm de largo, y de 15 a 48 flores del disco, amarillas, de

9 a 12 mm de largo. Los aquenios son claviformes, de 3 a 4 mm de largo, cafés con las costillas blancas, cerdas del vilano blancas (Rzedowski & Rzedowski, 2005).

6.3. Descripción de *Roldana barba-johannis*



Figura 3. *Roldana barba-johannis*. Ejemplar en campo (izquierda) que muestra hojas e inflorescencias. Ejemplar de herbario (derecha) con hojas y frutos, la regla representa 10 cm.

Roldana barba-johannis (DC.) H. Rob. & Brettell es un arbusto de 1.5 a 3 m de altura, generalmente con tallos abundantes que parten desde la base, quebradizos y tomentosos. Las láminas son ampliamente ovadas, de 3 a 20 cm de largo por 1.5 a 12 cm de ancho, con el ápice agudo, los márgenes ocasionalmente sinuados y denticulados, de glabras a tomentosas en las nervaduras en el haz, y densamente tomentosas en el envés. El pecíolo mide de 1.5 a 13 cm de largo. Inflorescencia de cima corimbiforme. Con cabezuelas radiadas de 7 a 11 mm de alto, numerosas. Por cabezuela tienen de 5 a 8 flores liguladas, amarillas, de 3 a 5 mm de largo, y de 14 a 20 flores del disco, amarillas, de 5 a 8 mm de largo. Tienen aquenios claviformes o subcilíndricos de 1 a 2 mm de largo, de color café-amarillento o negruzco, con las cerdas del vilano blancas (Rzedowski & Rzedowski, 2005).

6.4. Trabajo de campo

Se seleccionó un área donde ambas especies fueran abundantes. Dicha área se ubicaba en una ladera viendo al norte y con una pendiente de 50°. Mediante un recorrido en el área seleccionada se marcaron 50 individuos de cada especie con etiquetas de aluminio y cinta de flagging. Se realizaron muestreos mensuales durante trece meses, que comenzaron en diciembre del 2015 y concluyeron en diciembre del 2016.

Para cada individuo se registraron la altura, la cobertura (calculada con la fórmula del área de una elipse a través del diámetro mayor y diámetro menor de la copa de cada individuo), el número de tallos, porcentaje de ramas con hojas, proporción de cada estado de madurez de las hojas (jóvenes, maduras y seniles; Figura 4), el porcentaje de ramas con estructuras reproductivas y la proporción de cada estado de madurez tanto de flores como de frutos (jóvenes y maduros; Figura 5).



Figura 4. Hojas de *Roldana angulifolia*. De izquierda a derecha: hojas jóvenes, maduras y seniles.



Figura 5. Inflorescencias de *Roldana barba-johannis*. A la izquierda, inflorescencias jóvenes; a la derecha, inflorescencias maduras.

Para llevar a cabo un registro eficiente de las proporciones de diferentes estadios de las estructuras de interés, se utilizó la escala propuesta por Fournier y Charpentier (1975) modificada por Carabias-Lillo y Guevara-Sada (1985), que se presenta en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Escala de estructuras fenológicas de Fournier y Charpentier, modificada por Carabias-Lillo y Guevara-Sada.

Categoría	Cantidad de estructuras observadas
0	Ausencia de la característica
1	Presencia de la característica, 1-10%
2	Presencia de la característica, 11-25%
3	Presencia de la característica, 26-50%
4	Presencia de la característica, 51-75%
5	Presencia de la característica, 76-100%

A lo largo del tiempo se marcaron nuevos individuos para mantener el tamaño de muestra constante ya que hubo pérdidas por tala o por pisoteo de ganado.

6.5. Registro de datos ambientales

Para determinar algunas variables ambientales que podrían estar asociadas a la fenología de las especies, se obtuvieron las siguientes variables utilizando diversas técnicas.

Para obtener la temperatura y la humedad relativa del sitio, se colocaron tres medidores HoBo Data Logger U23 colgados en ramas de árboles en el punto más bajo, en un punto medio, y un punto alto de la ladera sobre la que se marcaron los individuos. Dichos dispositivos se programaron para obtener datos cada 10 minutos durante todo el año, mismos que se utilizaron para determinar los promedios mensuales de temperatura y humedad relativa.

Con el propósito de conocer la humedad del suelo, cada mes se tomaron dos muestras de suelo de la parte más alta y más baja de la ladera, las muestras se pesaron y fueron secadas en una estufa a 50 °C durante cuatro días. El porcentaje de humedad del suelo se calculó con la diferencia de peso entre la muestra fresca y la muestra seca, con la siguiente fórmula.

$$\% \text{ humedad} = \frac{\textit{masa de muestra fresca} - \textit{masa de muestra seca}}{\textit{masa de muestra fresca}} \times 100$$

Para conocer la cantidad de luz que pasaba por el dosel se tomaron dos fotos hemisféricas cada mes, en las zonas alta y baja de la ladera. Las fotos se tomaron al ras del suelo con una cámara Nikon D3300 y un lente de ojo de pez EX Sigma 4.5 1:28 DC DSM, siempre orientadas hacia el norte. Posteriormente se analizaron con el programa HemiView 2.1 para obtener el FSG (Factor de Sitio Global), que es una medida de la transmisión de luz total en un sitio determinado (Canham *et al.*, 1990).

Para estimar la precipitación de la zona de estudio, se consultó la base de datos del Servicio Meteorológico Nacional (SMN, 2015; SMN, 2016) para obtener los promedios de precipitación mensual de la Ciudad de México en los meses que abarcó el estudio. Se consideraron como meses

de la temporada de lluvias a todos los incluidos dentro del periodo entre el primero y el último mes con precipitación mayor a 45 mm.

El fotoperiodo fue calculado utilizando la herramienta ofrecida en el sitio web de la National Atmospheric & Oceanic Administration de Estados Unidos, para el mismo día en que se realizó el muestreo cada mes (NOAA, 2017).

6.6. Análisis de datos

Con el propósito de estimar la coincidencia temporal entre la producción de estructuras reproductivas dentro de cada especie y entre especies, se calculó el índice de sincronía (Augspurger, 1983). Este índice adopta valores que van del 0 (totalmente asincrónico) hasta el 1 (completamente sincrónico) y se calcula con las fórmulas:

Sincronía individual

$$X_1 = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq 1}$$

Índice de Sincronía Poblacional

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_1$$

En las que n es el número de individuos de la población; f_i , el número de días en que el individuo i presenta cierta estructura y e , el número de días en que tanto el individuo i como el individuo j presentan dicha estructura.

A manera de análisis exploratorio, se realizó una Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en el programa PC-ORD v.5.10 para observar, a grandes rasgos, la forma en que se relacionaban las variables fenológicas, estructurales y ambientales. Antes de evaluar las correlaciones entre pares de variables, se realizó una prueba de Shapiro-Wilk para determinar si los conjuntos de datos tenían una distribución normal. Al determinarse que no era el caso, se optó por usar correlaciones de

Spearman, que además de ser aptas para datos no paramétricos, tienen la ventaja de poder detectar relaciones no lineales entre las variables analizadas, a diferencia de su análogo paramétrico. Para obtener estos estadísticos se utilizó el Programa R v. 3.3.2.

7. RESULTADOS

7.1. Patrones fenológicos

7.1.1. Floración

Como se observa en la Figura 6, la especie *R. angulifolia* presentó flores desde octubre hasta abril, período dentro del cual las flores jóvenes comenzaron a registrarse en octubre y las maduras se presentaron un mes después. Se registró un máximo de flores maduras en marzo (9.66%). El índice de sincronía de Augsperger para estas estructuras es de $Z=0.51$. Los picos de producción de flores jóvenes se dieron en diciembre de 2015 y noviembre de 2016, en los cuales se registraron producciones promedio del 23.03% y 21.91%. La producción inicial de flores jóvenes se vio menguada en su estadio maduro.

En la Figura 7 se muestra el patrón de producción de flores de *R. barba-johannis*. La producción se extendió desde diciembre de 2015 hasta abril de 2016 y volvió a comenzar en septiembre del mismo año, continuando hasta diciembre. Dentro de este período, las estructuras maduras se encontraron sólo a partir de octubre y el mayor pico de su producción se registró en enero (29.44%). Se registró una baja pronunciada en la presencia de flores maduras en el mes de febrero. El índice de sincronía para estas estructuras fue de $Z=0.78$. La mayor producción de flores jóvenes se presentó en el mes de octubre (39.15%) y de nuevo pudo observarse que la producción inicial no se vio reflejada con tanta intensidad al madurar las estructuras.

La cantidad de flores producida por *R. barba-johannis* fue consistentemente mayor que la producida por *R. angulifolia*. Ambas especies presentaron flores maduras en el mismo período de

tiempo (noviembre a abril), que coincide con el último mes de la temporada de lluvias y toda la temporada de secas (Figuras 6 y 7).

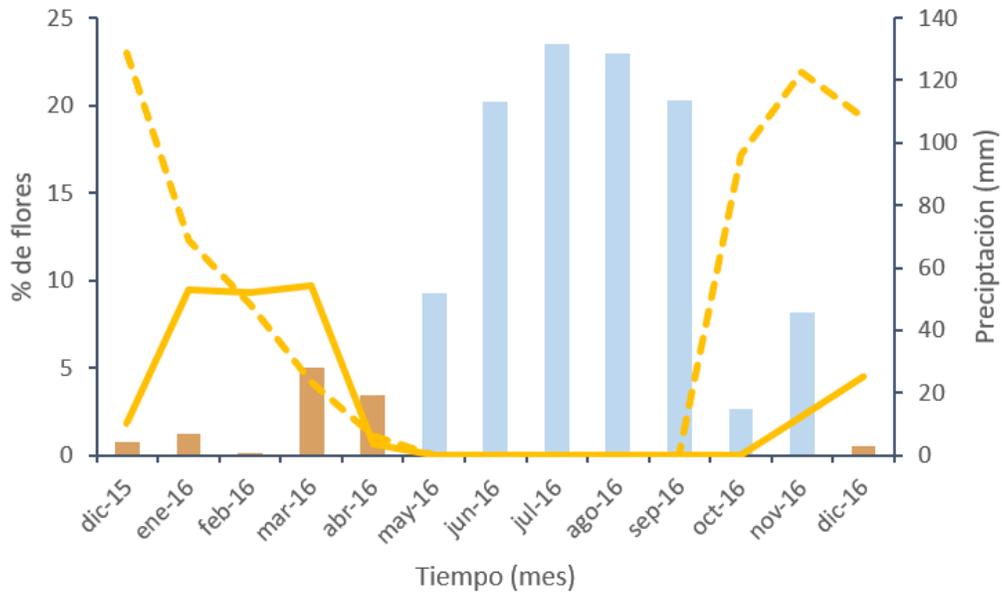


Figura 6. Patrón fenológico de flores de *Roldana angulifolia* (líneas amarillas) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea discontinua representa las flores jóvenes y la línea continua representa las flores maduras.

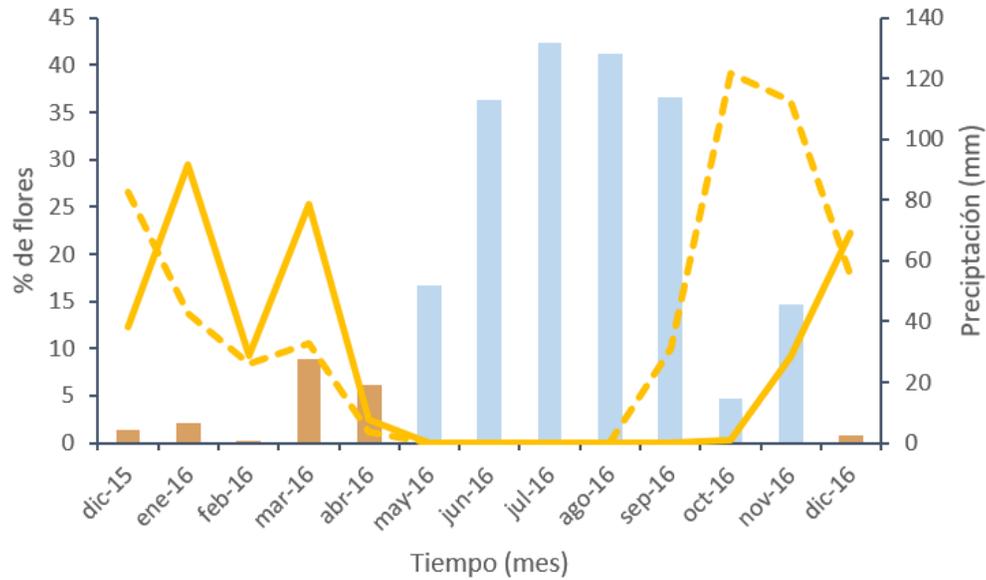


Figura 7. Patrón fenológico de flores de *Roldana barba-johannis* (líneas amarillas) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea discontinua representa las flores jóvenes y la línea continua representa las flores maduras.

7.1.2. Fructificación

En *R. angulifolia* se observaron frutos maduros a partir de diciembre del primer año y se continuaron viendo hasta el mes de mayo, que fue el tiempo en que se presentó el mayor porcentaje de estas estructuras (19.02%). Al mes siguiente (junio) ya no se encontró planta alguna con frutos maduros. El índice de sincronía de Augsperger para frutos maduros de la población fue $Z=0.58$. El primer registro de frutos jóvenes ocurrió también en diciembre del 2015, pero para el muestreo de mayo, solo se observaron las estructuras maduras. El pico de producción de frutos jóvenes ocurrió en marzo, con 22.78% y es mayor que el pico de frutos maduros (Figura 8).

La población de *R. barba-johannis* presentó frutos maduros desde diciembre hasta junio, período dentro del cual se observaron las estructuras jóvenes hasta el mes de abril. La mayor presencia de

frutos maduros se registró en mayo (35.54%), una vez más, cerca del final del período de fructificación. El índice Z de Ausperger para esta estructura tuvo un valor de 0.81. El pico de frutos jóvenes ocurrió en marzo, con un 30.78%. La baja en producción floral del mes de febrero se vio reflejada en una menor cantidad de frutos en marzo, aunque el cambio fue de menor magnitud que la diferencia inicial observada en las flores (Figura 9).

En cuanto a producción de frutos, se siguió observando una mayor productividad en la especie *R. barba-johannis* en relación con su congénere. Los frutos maduros de ambas especies se registraron a lo largo de la temporada de secas y alcanzó el pico de frutos al inicio de las lluvias (Figuras 8 y 9).

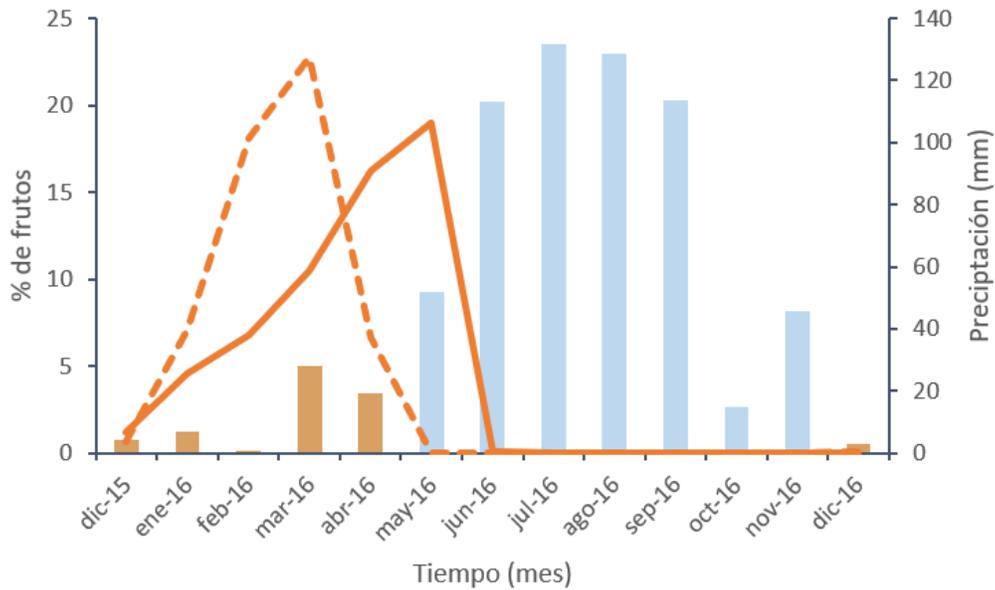


Figura 8. Patrón fenológico de *Roldana angulifolia* (líneas naranjas) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea discontinua representa los frutos jóvenes y la línea continua representa los frutos maduros.

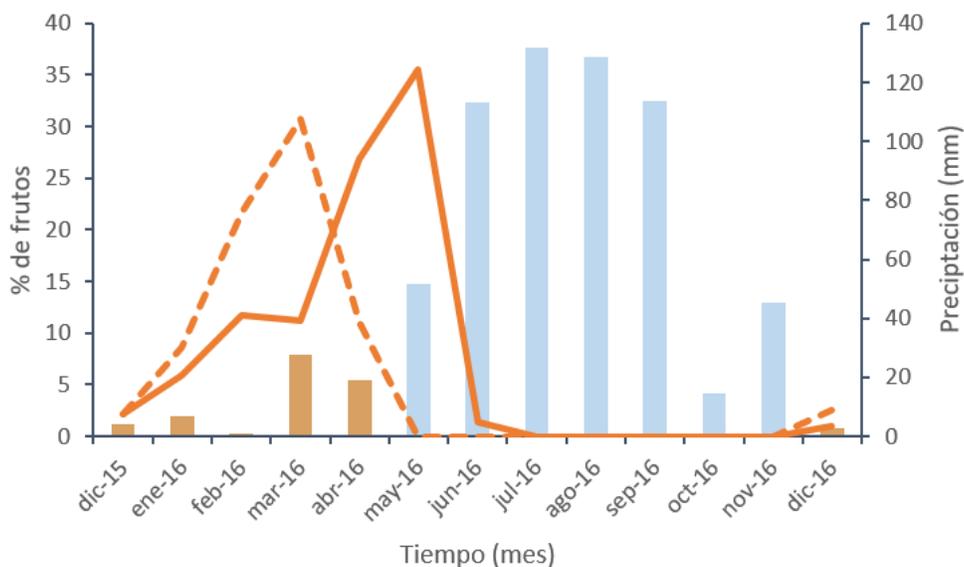


Figura 9. Patrón fenológico de frutos de *Roldana barba-johannis* (líneas naranjas) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea interrumpida representa los frutos jóvenes y la línea continua representa los frutos maduros.

7.1.3. Foliación

Ambas especies presentaron hojas durante todo el año a pesar de tener fluctuaciones, tanto en la producción total como en la proporción de hojas jóvenes, maduras y seniles. Los picos en la proporción de hojas maduras se prestaron durante la temporada de lluvias para ambas especies (Figuras 10 y 11, 13 y 14).

Para la especie *R. angulifolia* el estadio foliar presente en mayor proporción varía a lo largo del año: durante el último mes de la temporada de secas y en el primer mes de lluvias se observó una mayor proporción de hojas jóvenes en comparación con las maduras y seniles. Por otro lado, durante la mayor parte de la temporada de secas la proporción de hojas tanto maduras como seniles es mayor a la de hojas jóvenes de *R. angulifolia*. Durante los meses de mayor precipitación, la presencia de hojas maduras se disparó hasta alcanzar su punto de mayor cobertura durante el mes de julio (un promedio de 0.52 m²), que coincidió con el mes de mayor precipitación. A partir de este mes, la

cantidad de hojas maduras disminuyó hasta alcanzar su punto más bajo en abril, el último mes de la temporada de secas (Figura 10).

Por otro lado, *R. barba-johannis* mantuvo la tendencia de ser más productiva que su congénere. La cantidad de hojas maduras de esta especie tuvo fluctuaciones aparentemente más erráticas, pero se pudo distinguir un pico de producción durante la temporada de lluvias, en el mes de septiembre (1.41 m² de cobertura) y dos puntos de baja producción en enero (0.920 m² de cobertura) y mayo (0.918 m² de cobertura). La cobertura de las hojas jóvenes y seniles fue siempre menor que la de maduras pero pudieron observarse picos, aunque poco pronunciados, que ocurrieron primero en las hojas jóvenes y se observó el mismo patrón desplazado unos meses para las hojas seniles. Los picos de producción de hojas jóvenes ocurrieron en el mes de marzo (antes de las lluvias) y en julio (el mes de mayor precipitación) (Figura 11).

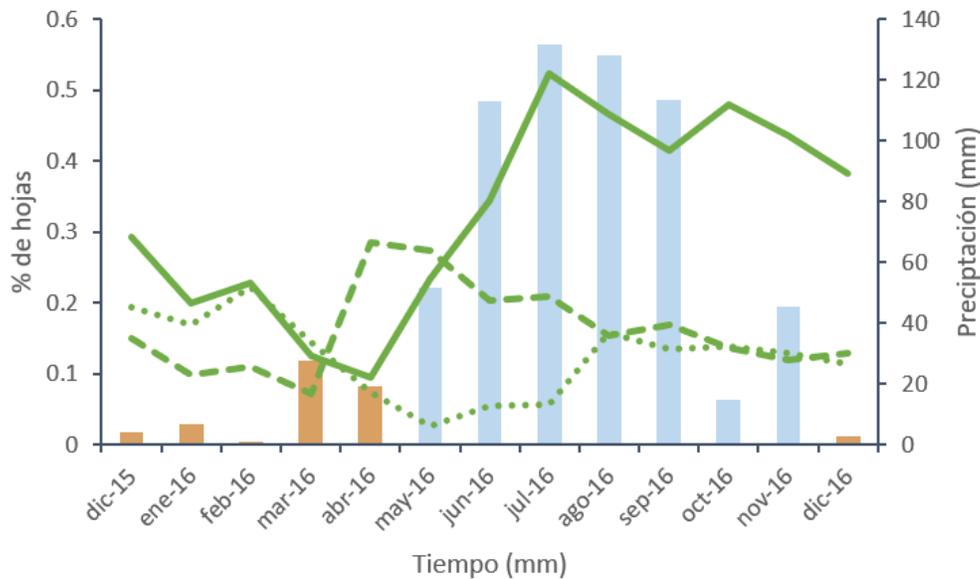


Figura 10. Patrón fenológico de cobertura de hojas para *Roldana angulifolia* (línea verde) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea discontinua representa las hojas jóvenes, la línea continua las hojas maduras y la línea punteada las hojas seniles.

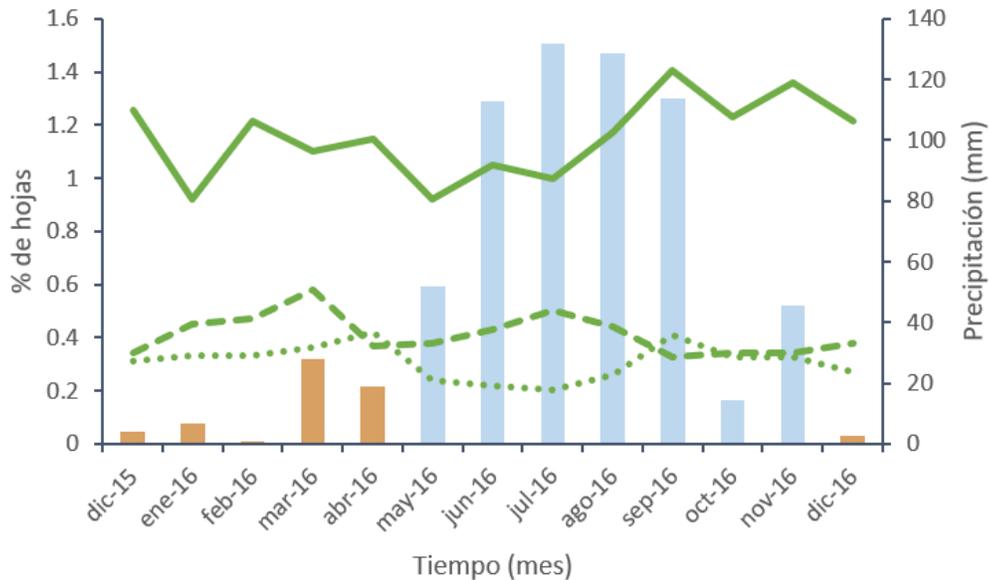


Figura 11. Patrón fenológico de cobertura de hojas para *Roldana barba-johannis* (línea verde) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias). La línea discontinua representa las hojas jóvenes, la línea continua las hojas maduras y la línea punteada las hojas seniles.

7.1.4. Cantidad de tallos

El número de tallos fue el parámetro fenológico que manifestó la menor variación. Especialmente en *R. angulifolia*, el número promedio de tallos permaneció casi constante a lo largo de todo el periodo de estudio (Figura 12).

La especie *R. barba-johannis* presentó un número de tallos considerablemente mayor que *R. angulifolia* durante todos los meses. En esta especie pudo observarse que en el mes de abril el número promedio de tallos de los individuos estudiados alcanzó su punto más alto (3.92). Este punto coincidió con el final de la temporada de lluvias (Figura 12).

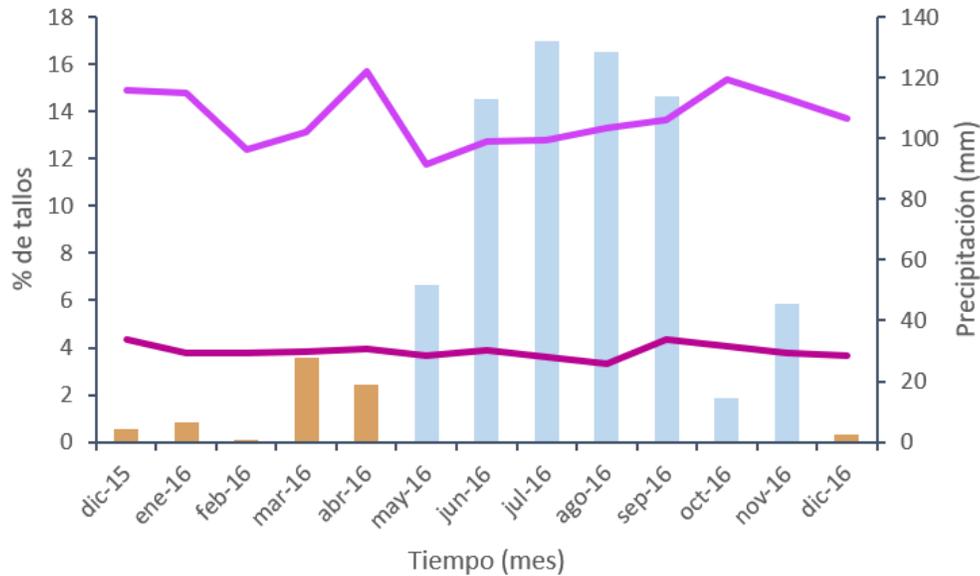


Figura 12. Número de tallos observado en *R. angulifolia* (línea morada) y *R. barba-johannis* (línea violeta) comparado con la precipitación registrada en el periodo de estudio (barras cafés = temporada de secas; barras azules = temporada de lluvias).

7.2. Influencia de los factores ambientales en la fenología

7.2.1. Análisis de Correspondencia Canónica

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de *Roldana angulifolia* mostró que la temporalidad del ecosistema estudiado fue importante para la fenología de la especie, puesto que separó los datos de la temporada de lluvias y secas, por arriba y por debajo del Eje 1, respectivamente (Figura 13).

A pesar de que el valor de $p = 0.09$ no es significativo, se pudo observar una tendencia de las variables cuyos valores aumentan durante la temporada de lluvias (como la precipitación, la temperatura, el FSG, el fotoperiodo) a agruparse en la mitad superior de la gráfica, asociadas con aspectos del crecimiento vegetativo de la planta (altura, cobertura, número de tallos, hojas), mientras que la producción floral se agrupó con los meses de la temporada de secas (Figura 13).

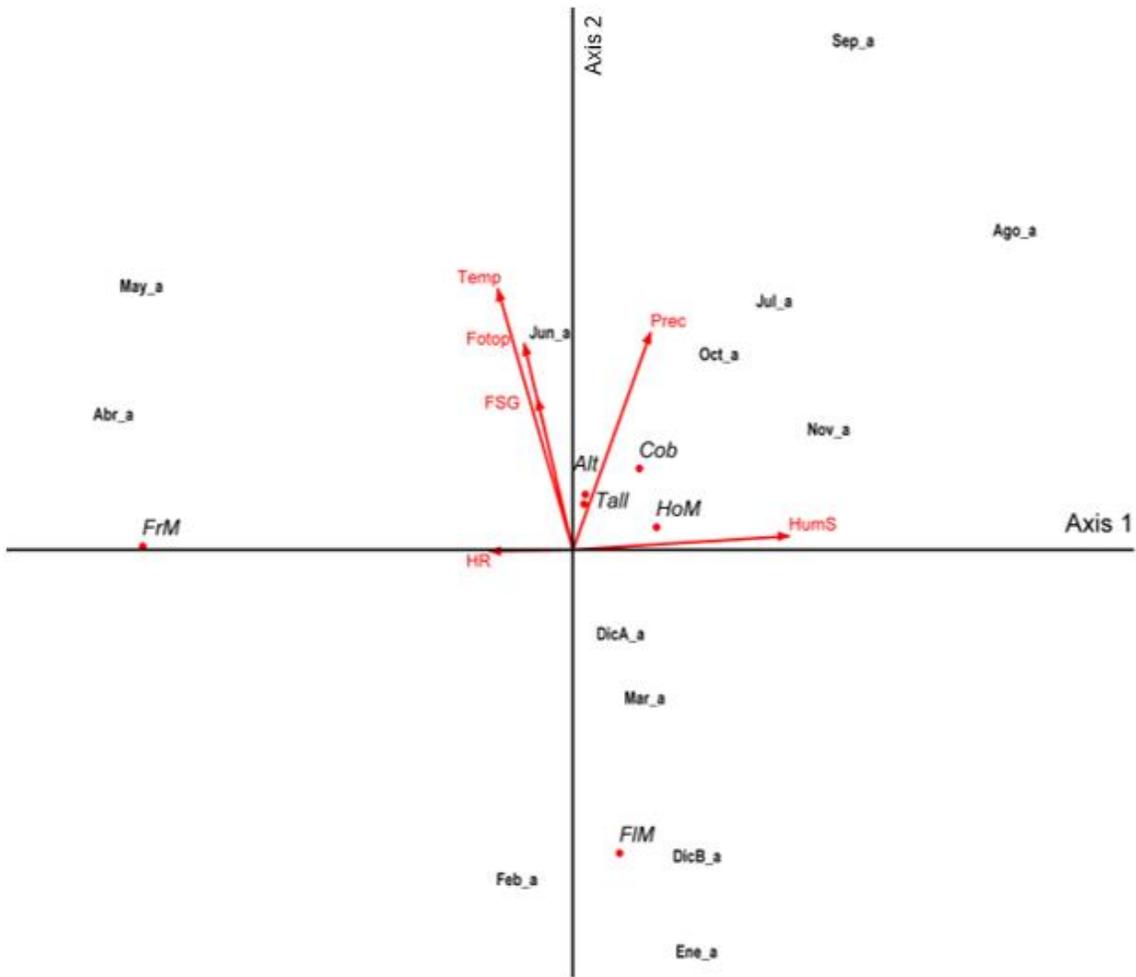


Figura 13. Análisis de Correspondencias Canónicas para *Roldana angulifolia* y las variables ambientales registradas en el sitio de muestreo. Se muestran todos los meses de muestreo (DicA_a – DicB_a), altura (Alt), cobertura (Cob), número de tallos (Tall), porcentaje de hojas maduras (HoM), porcentaje de flores maduras (FIM), porcentaje de frutos maduros (FrM), temperatura (Temp), fotoperiodo (Fotop), Factor de Sitio Global (FSG), precipitación (Prec), humedad del suelo (HumS) y humedad relativa atmosférica (HR). El coeficiente canónico de correlación para el Eje 1 fue de 0.742, con una $p = 0.0981$.

Al igual que en el caso de su congénere, el CCA de *Roldana barba-johannis* mostró una división de la temporada de lluvias (arriba del Eje 1) y la temporada de secas (debajo del Eje 1). Los factores abióticos cuyos valores aumentaron en la temporada de lluvias se concentraron en la mitad superior de la gráfica, siendo la precipitación y la humedad del suelo las variables más estrechamente relacionadas con el crecimiento vegetativo (cobertura, altura, número de tallos y hojas). Tanto las flores como los frutos maduros de esta especie se agruparon con los meses de la temporada de secas (Figura 14).

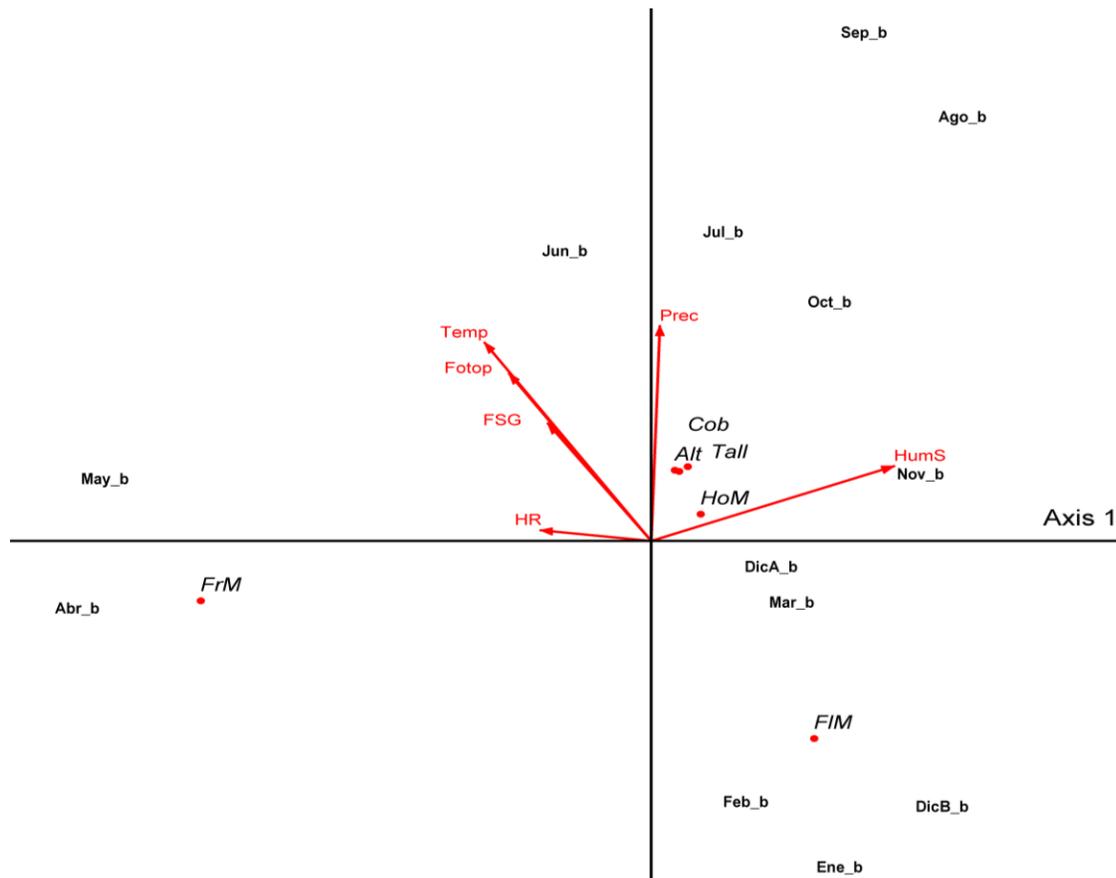


Figura 14. Análisis de Correspondencias Canónicas para *Roldana barba-johannis* y las variables ambientales registradas en el sitio de muestreo. Se muestran todos los meses de muestreo (DicA_b – DicB_b), altura (Alt), cobertura (Cob), número de tallos (Tall), porcentaje de hojas maduras (HoM), porcentaje de flores maduras (FIM), porcentaje de frutos maduros (FrM), temperatura (Temp), fotoperiodo (Fotop), Factor de

Sitio Global (FSG), precipitación (Prec), humedad del suelo (HumS) y humedad relativa atmosférica (HR). El coeficiente canónico de correlación para el Eje 1 fue de 0.799, con una $p = 0.0170$.

7.2.2. Correlaciones entre los factores fenológicos, estructurales y ambientales

A continuación se presentan las matrices de correlación de Spearman que se calcularon para cada una de las especies. Estas matrices permitieron observar la correspondencia entre múltiples pares de variables al mismo tiempo.

Para *R. angulifolia* (Figura 15), la producción de hojas tuvo una fuerte correlación negativa con la producción de frutos ($r_s = -0.89$, $p < 0.001$). El mismo tipo de correlación, aunque de menor magnitud, se encontró con la producción de flores ($r_s = -0.62$, $p < 0.05$).

Se encontró una correlación negativa entre la proporción de flores maduras y la precipitación, la temperatura y el fotoperiodo ($r_s = -0.69, -0.80, -0.72$; $p < 0.01$), los valores de todos estos factores aumentaron durante la temporada de lluvias. Los frutos maduros resultaron estar relacionados positivamente con la humedad relativa de la atmósfera ($r_s = 0.70$, $p < 0.01$).

Los datos indicaron que la cobertura de los individuos estuvo positivamente relacionada con la humedad del suelo ($r_s = 0.59$, $p < 0.05$). Por otro lado, la altura tuvo una correlación negativa con la precipitación ($r_s = -0.73$, $p < 0.01$).

De forma similar a su congénere, las flores de *R. barba-johannis* (Figura 16) se relacionaron negativamente con la precipitación, temperatura y el fotoperiodo ($r_s = -0.79, -0.85, -0.82$; $p < 0.01$). La proporción de frutos maduros tuvo una relación positiva con la humedad relativa de la atmósfera ($r_s = 0.63$, $p < 0.05$) y negativa con la humedad del suelo ($r_s = -0.59$, $p < 0.05$).

Otro resultado notable observado en las correlaciones fue la relación positiva observada entre la producción foliar y la altura de las plantas ($r_s = 0.58$, $p < 0.05$).

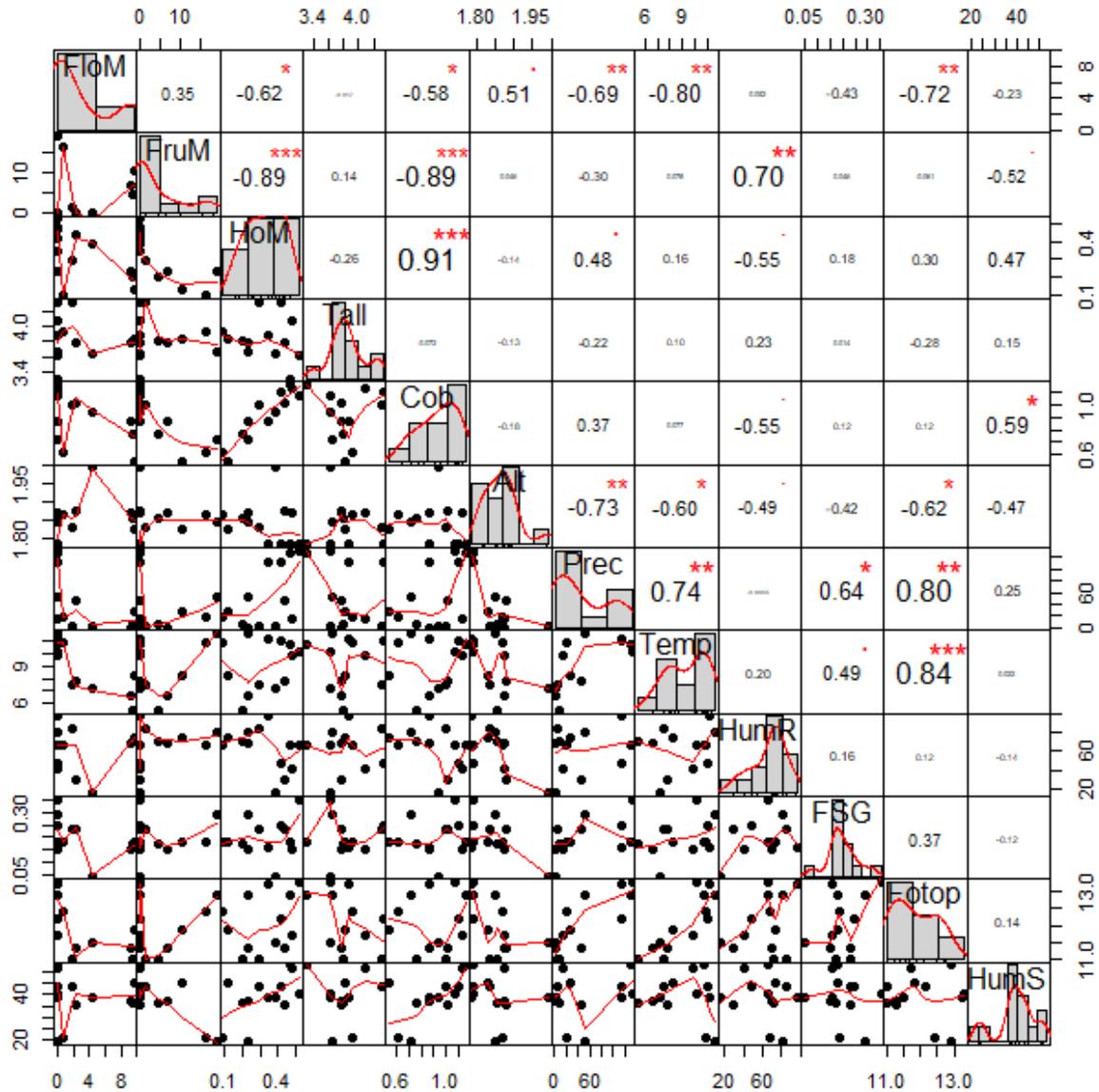


Figura 15. Matriz de correlaciones de la especie *Roldana angulifolia*. En la diagonal se muestran las distribuciones de las variables. Por debajo de la diagonal se muestran los diagramas de dispersión de los pares de variables, con una línea ajustada en rojo. Por encima de la diagonal están los coeficientes de correlación (números negativos y positivos) con su nivel de significancia (marcas rojas). Cada nivel de significancia está asociado a un símbolo: “***” < 0.001, “**” < 0.01, “*” < 0.05, “.” < 0.1, “ ” < 1. FloM= flores maduras, FruM= frutos maduros, HoM= hojas maduras, Tall= tallos, Cob= cobertura, Alt= altura, Prec= precipitación, Temp= temperatura, HumR= humedad relativa, FSG= Factor de Sitio Global, Fotop= fotoperiodo y HumS= humedad del suelo.

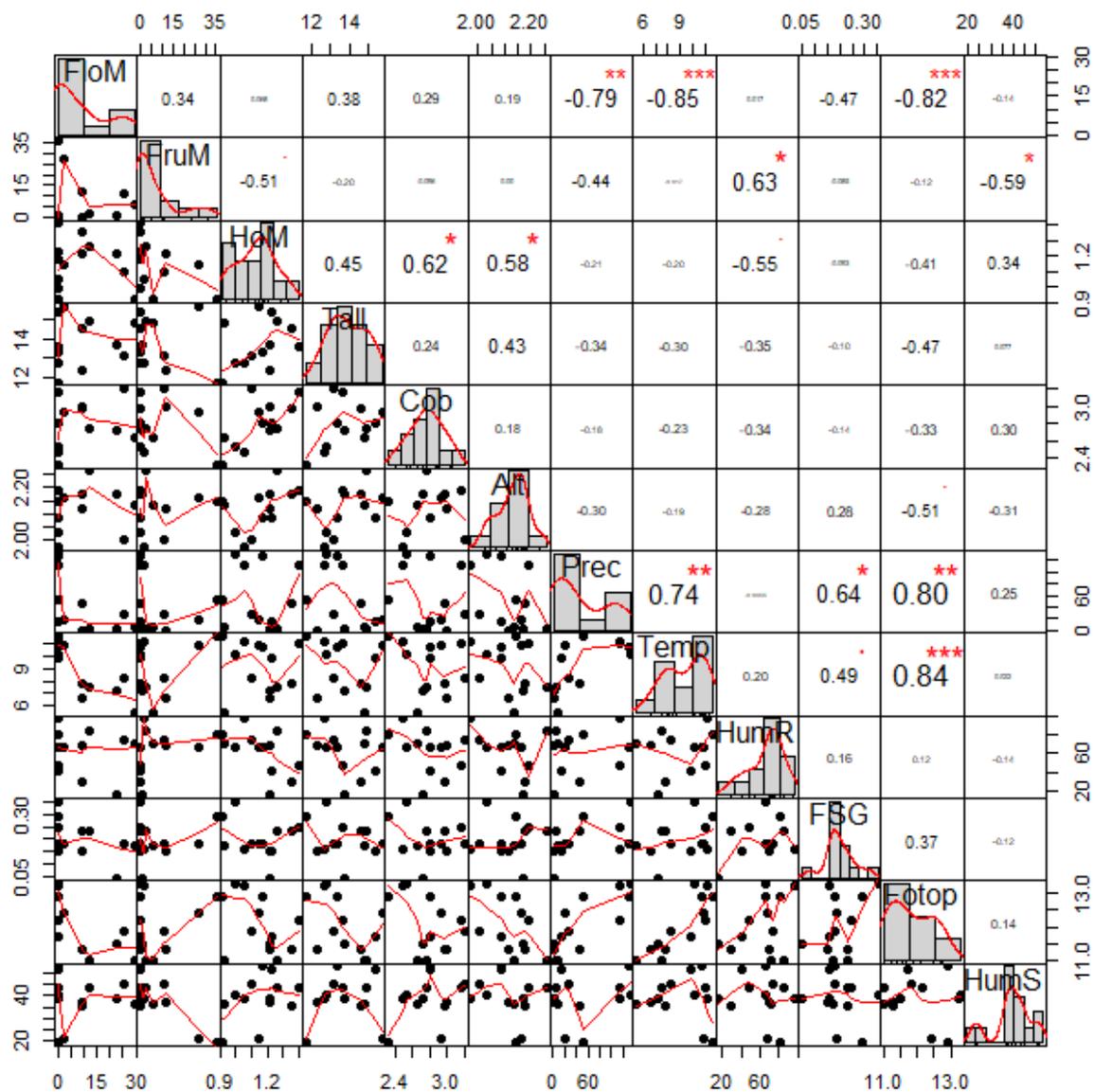


Figura 16. Matriz de correlaciones de la especie *Roldana barba-johannis*. En la diagonal se muestran las distribuciones de las variables. Por debajo de la diagonal se muestran los diagramas de dispersión de los pares de variables, con una línea ajustada en rojo. Por encima de la diagonal están los coeficientes de correlación (números negativos y positivos) con su nivel de significancia (marcas rojas). Cada nivel de significancia está asociado a un símbolo: “***” < 0.001, “**” < 0.01, “*” < 0.05, “.” < 0.1, “” < 1. FloM= flores maduras, FruM= frutos maduros, HoM= hojas maduras, Tall= tallos, Cob= cobertura, Alt= altura, Prec= precipitación, Temp= temperatura, HumR= humedad relativa, FSG= Factor de Sitio Global, Fotop= fotoperiodo y HumS= humedad del suelo.

8. DISCUSIÓN

Este estudio permitió observar las diferentes fenofases de poblaciones de *R. angulifolia* y *R. barba-johannis*, tanto reproductivas como vegetativas, a lo largo de 13 meses. Se reportó la proporción de estructuras como flores, frutos, hojas y tallos, además de diversos estadios de madurez para las tres primeras. Este enfoque raramente es representado en estudios de fenología, ya que usualmente se obtiene un panorama menos detallado al reportar sólo la presencia o ausencia de estructuras (predominantemente frutos y/o flores) encontradas a lo largo de recorridos, lo cual puede resultar en sesgos al incluir a los individuos que presentan dichas estructuras de manera más conspicua. En ese sentido, el aporte más sustancial de este estudio es que permite describir la fenología de dos grupos de individuos de manera minuciosa, así como relacionar las distintas fenofases tanto temporalmente como con su ambiente, dando lugar a nuevas hipótesis acerca de cómo es la asignación de recursos en cada especie.

Las dos especies objeto de este estudio son policárpicas y presentan ciclos reproductivos anuales, dentro de los cuales existe una temporalidad marcada y las fenofases pueden considerarse prolongadas de acuerdo con la clasificación de Díaz López (2015).

La floración de ambas especies se presentó durante el período que abarca el final de la temporada de lluvias (septiembre-octubre) y toda la temporada de secas (noviembre a mayo) (Figuras 6 y 7). Estos resultados son congruentes con lo reportado anteriormente para las especies en cuestión. Díaz López (2015), quien encontró que ambos arbustos presentan un patrón de floración “durante todo el año”, reportó que la floración de *R. angulifolia* se extiende desde noviembre hasta julio y la de *R. barba-johannis* va de octubre a junio. La diferencia encontrada en la duración de las fenofases puede ser explicada por el distinto método de muestreo empleado. Para el presente estudio se marcaron individuos de ambas especies en una pendiente determinada *a priori* y se realizó un seguimiento de dichos organismos, mientras que los datos utilizados por Díaz López (2015) y Bonilla-Valencia *et al.* (2017) se obtuvieron mediante la realización de recorridos y no se limitaron

a un conjunto predeterminado de individuos, de manera que sus resultados reflejan, por un lado, la heterogeneidad ambiental característica de la cuenca del río Magdalena y por otro, la amplia distribución de estas especies (Santibáñez Andrade, 2009). Adicionalmente, el tiempo de floración de las especies estudiadas coincide con el patrón encontrado para los arbustos de otro bosque templado neotropical en el estudio publicado por Cortés-Flores y colaboradores (2015).

La producción de flores de ambas especies se correlacionó de manera negativa con la precipitación, la temperatura y el fotoperiodo, variables cuyos valores aumentan durante la temporada de lluvias (Figuras 13 a 16). La floración durante la temporada de secas es un patrón que se presenta con regularidad en bosques de temporalidad marcada (Heinrich, 1976; Murali & Sukumar, 1994; Martínez Romero, 1997; Ventura González, 2012; Bonilla et al., 2017a). Esto ha sido explicado con distintas hipótesis entre las cuales destaca la de presencia de polinizadores, en la que se asume que las plantas han coevolucionado con los insectos que las polinizan, de tal manera que el período de floración coincide con el tiempo de mayor abundancia de los polinizadores, que suele ser durante la temporada de secas (Foster, 1982; Frankie *et al.*, 1983; Van Shaik *et al.*, 1993). Una hipótesis alterna, la de atracción de polinizadores, señala que la sincronía temporal en la producción de flores puede facilitar que los polinizadores encuentren parches de plantas, resultando en un mayor éxito reproductivo para estas especies (Augspurger, 1981; Van Shaik *et al.*, 1993). Esta hipótesis obtiene cierto grado de sustento en los altos valores de sincronía observados en las especies estudiadas en este trabajo (Z de *R. angulifolia* = 0.51, Z de *R. barba-johannis* = 0.78). Se han reportado valores de sincronía similarmente altos para arbustos y otras especies del sotobosque en numerosos ecosistemas con atributos similares al estudiado en esta tesis, tales como otros bosques templados (Yumoto, 1987; Yumoto, 1988), bosques de menor altitud con climas más cálidos (Augspurger, 1983) y ecosistemas templados de alta montaña (Primack, 1980). La superposición en la producción de flores vuelve a estas estructuras más conspicuas ante insectos que pueden actuar como polinizadores. Sin embargo, es difícil afirmar que esto es lo que ocurre para *R.*

angulifolia y *R. barba-johannis* sin haber hecho un estudio de la dinámica de los polinizadores de estas especies.

En el caso de *R. angulifolia*, la proporción de flores maduras presentó una correlación negativa con la proporción de hojas maduras (Figura 15), lo cual podría darse como respuesta a la asignación de más recursos a la actividad reproductiva durante la etapa de secas, en contraste con la temporada de lluvias en la que la especie asigna más recursos al crecimiento vegetativo (reflejado en el porcentaje total de hojas maduras, Figura 10), produciendo fotosintatos que le permiten a la planta la producción sincrónica de flores en la temporada de secas. La asignación energética al crecimiento de esta especie parece estar asociada a una mayor precipitación, temperatura y fotoperiodo. Esta asignación diferencial ha sido reportada para varias especies, entre las cuales se incluyen algunas de la familia Asteraceae (*Senecio erucifolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Bellis perennis*, *Leontodon helveticus*, *Erigeron glabratus*, *Aster alpinus*, entre otras) en un estudio cuyos resultados sugieren que existe una asignación energética mayor a la reproducción o al crecimiento dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentran las especies (Fabbro y Körner, 2004).

La producción de frutos tanto de *R. angulifolia* como de *R. barba-johannis* se presenta a lo largo de la temporada de secas, aumentando de manera paulatina hasta alcanzar su punto máximo al inicio de la temporada de lluvias y deteniéndose abruptamente después de esto (Figuras 8 y 9). Díaz López (2015) reporta que tanto *R. angulifolia* como *R. barba-johannis* presentan frutos durante solo un mes, al inicio de la temporada de lluvias (julio y mayo, respectivamente). Debido a que los frutos son menos conspicuos que las flores, la diferencia entre las duraciones de la fenofase del presente estudio y la reportada por Díaz López puede ser resultado de que los frutos solo fueron evidentes en los recorridos durante su punto de mayor presencia en la comunidad. El patrón de fructificación que abarca toda la temporada de secas se ha encontrado en otros bosques templados neotropicales (Cornejo-Tenorio & Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés-Flores et al., 2015). Un periodo de fructificación concentrado mayormente en la temporada de secas tiene congruencia

con la morfología de los frutos de ambas especies, ya que son secos y presentan vilano. Este tipo de frutos requiere de un ambiente de poca humedad para que las estructuras maduren y se dispersen (Cortés-Flores et al., 2015). Esta explicación se ve respaldada, además, por el hecho de que la temporada de secas es también el período del año con mayor incidencia de vientos fuertes, como los llamados “nortes”, que crean un ambiente propicio para la dispersión de frutos con vilano (Van Shaik *et al.*, 1993; Gómez Ramírez & Reséndiz Espinosa, 2002).

El pico de fructificación en las especies arbustivas anemócoras estudiada por Cortés-Flores *et al.* (2015) ocurre en febrero y marzo, lo cual difiere de manera importante de lo encontrado para las especies de este estudio, cuyos frutos son persistentes hasta el inicio de las lluvias, donde alcanzan su punto de producción máxima. El patrón encontrado en este estudio ha sido observado en otros ecosistemas (Foster, 1982; Frankie et al., 1983; Garwood, 1983; Primack, 1987) y ha resultado en el nacimiento de la hipótesis del Tiempo Óptimo de Germinación (Van Shaik *et al.*, 1993), la cual supone que permanecer latente en el suelo requiere de un mayor costo respiratorio que germinar inmediatamente, o que implica un alto riesgo de mortalidad (ocasionado, por ejemplo, por germinar tarde en la temporada de lluvias y coincidir con la temporada de secas). Si esta hipótesis explicara lo que ocurre en la naturaleza, se podría esperar que algunas comunidades con temporalidad marcada presenten sus picos de fructificación al inicio de la temporada de lluvias, lo cual puede observarse en las especies estudiadas en este trabajo. Adicionalmente, esta explicación tiene respaldo en las correlaciones positivas que se observan entre la producción de frutos y la humedad relativa para ambas especies (Figuras 15 y 16). Los altos valores de sincronía poblacional encontrados en este estudio ($Z_{R. angulifolia} = 0.58$, $Z_{R. barba-johannis} = 0.81$) pueden resultar beneficiosos para plantas cuyas semillas son consumidas por depredadores generalistas, dado que una gran cantidad de frutos presentes al mismo tiempo puede saciar a los depredadores y seguir teniendo semillas viables para la germinación (Ims, 1990).

Con relación a la fenología foliar es destacable que ambas especies son perennifolias y su mayor producción de hojas se presentó durante la temporada de lluvias. Esto indica que las variables que

aumentan durante la temporada de lluvias (como la precipitación, la temperatura y el fotoperiodo) posiblemente sean factores importantes para la generación de hojas nuevas, lo cual se ve reflejado en las correlaciones positivas con fotoperiodo y temperatura para la especie *R. angulifolia* (Apéndice 1). Dicho patrón se ha registrado para algunas especies de árboles de origen templado habitando en latitudes cálidas (Borchert *et al.*, 2005), a nivel comunidad para bosques tropicales caducifolios (Bullock & Solís Magallanes, 1990; Murali & Sukumar, 1992; Wright & Van Shaik, 1994) y en especies arbóreas de bosque tropical perennifolio (Wright & Van Shaik, 1994; Morellato *et al.*, 2000; Orantes García *et al.*, 2011). Según Van Shaik y colaboradores (1993), las especies vegetales de localidades con temporalidad marcada podrían maximizar su crecimiento de dos maneras: evitando la producción de nuevas hojas durante períodos con condiciones de estrés o produciendo nuevas hojas en respuesta a períodos de condiciones favorables. La segunda de estas estrategias es la que parece más probable para las especies estudiadas en esta tesis. Particularmente para *R. angulifolia* estas condiciones favorables podrían ser las temperaturas más altas y un fotoperiodo prolongado, como es evidenciado por las correlaciones de estas variables ambientales con la producción de hojas jóvenes, siendo entre estas la correlación más cercana con la temperatura ($r=0.75$, $p<0.01$). En la misma especie, las hojas en estadio senil presentan correlaciones negativas con las mismas variables, lo cual apoya la tercera hipótesis de esta tesis. Tanto la temperatura como el fotoperiodo han sido reportados como factores de gran importancia para el crecimiento y la senescencia de las hojas de bosques templados (Estiarte *et al.*, 2015); donde el fotoperiodo suele ser el factor principal en bosques templados con inviernos muy severos (Soolanayakanahally *et al.*, 2013), mientras que la temperatura es más importante en bosques con inviernos más cálidos (Tanino *et al.*, 2010), como es el caso del bosque de *Abies religiosa* donde habitan los objetos de estudio de esta investigación.

Se han registrado variaciones en la respuesta a la temperatura en numerosas especies de plantas a lo largo de su ciclo de vida, particularmente en sus diferentes fenofases (Hatfield y Prueger, 2014). Para varias especies de cultivo humano, por ejemplo, se ha observado que existe una temperatura

mínima, óptima y máxima para el crecimiento vegetativo (Hatfield et al., 2008; Hatfield et al., 2011). Esto implica que, al menos para *R. angulifolia*, al aumentar la temperatura se propicia el nacimiento de nuevas hojas y al disminuir podría desencadenar el envejecimiento de hojas.

A lo largo del año, se observó que las hojas de *R. barba-johannis* manifestaban un daño por herbivoría mucho menor que las hojas de *R. angulifolia* (obs. pers.). Esto puede ser resultado, por un lado, de que *R. barba-johannis* produce una mayor cantidad de hojas lo cual puede contribuir a la saciedad de los depredadores más rápido (Ims, 1990) y por otro lado a que las hojas de *R. angulifolia* no tienen una pubescencia tan densa como las de su congénere, la cual puede servir como una defensa mecánica contra la herbivoría (Woodman y Fernandes, 1991; Hanley et al., 2007).

A pesar de que la variación en el número de tallos entre individuos era amplia, la cantidad de tallos para cada individuo fue más bien estable a lo largo del año (Figura 12). Esto no es el resultado de tener tallos persistentes, sino del constante recambio de los mismos, evidenciado por el surgimiento de nuevos tallos a lo largo de todo el período de muestreo, particularmente durante la temporada de lluvias (obs. pers.). No se observaron picos de producción marcados, lo cual sugiere que el nacimiento de tallos no responde a ninguna de las variables ambientales medidas.

De las dos especies, *R. barba-johannis* fue la más productiva en cuanto a número de tallos, además de mostrar un patrón de recambio de tallos más errático que su congénere. Según Tanentzap y colaboradores (2012), la arquitectura de muchos tallos es un carácter ventajoso para plantas de estratos bajos en bosques templados, ya que las plantas con mayor número de tallos son más longevas y tienen mayor supervivencia a la depredación, lo cual puede explicar el éxito y permanencia de las especies estudiadas.

9. CONCLUSIONES

Los patrones de fenología reproductiva de ambas especies fueron similares, pero en la fenología vegetativa se observan diferencias importantes tanto en la variación temporal como en el tiempo de mayor producción de hojas.

Como era esperado, la mayor parte de la producción reproductiva (flores y frutos) ocurrió durante la temporada de secas. No obstante, el primer mes de la temporada de lluvias (mayo) fue en el que se registró mayor producción de frutos para las dos especies estudiadas. Las correlaciones negativas esperadas (precipitación, temperatura y fotoperiodo) se observaron en ambas especies, pero únicamente para la producción de flores. Los frutos se correlacionan de manera positiva con la humedad relativa.

De acuerdo con la hipótesis planteada para el crecimiento vegetativo, los meses de mayor producción de hojas estuvieron dentro de la temporada de lluvias. Los tallos, por otro lado, no tuvieron picos de producción marcados. Las correlaciones positivas esperadas se observaron únicamente para las hojas jóvenes de *R. angulifolia* con la temperatura y el fotoperiodo. En la misma especie, las hojas en estadio senil presentan las mismas correlaciones, pero negativas.

El presente trabajo representa un esfuerzo para conocer la fenología detallada de *R. angulifolia* y *R. barba-johannis*. Debido a que este estudio se enfocó en poblaciones pequeñas de las dos especies, se pudieron obtener datos minuciosos acerca de la producción de estructuras reproductivas y del crecimiento vegetativo en sus diversos estadios, además de compararlo con una variedad de factores ambientales y determinar sus índices de sincronía. Las limitaciones de los métodos de muestreo de este estudio llevaron al surgimiento de nuevas preguntas de investigación que podrían ser abordadas en estudios realizados en el futuro.

Para determinar con mayor exactitud la medida en que la fenología de las especies estudiadas está determinada por la respuesta a factores ambientales o a caracteres fijados a lo largo de sus historias

evolutivas sería necesario realizar estudios que abarquen más tiempo y un mayor rango de sitios de estudio. Por otro lado, para indagar acerca de la relación que tiene la presencia y abundancia de polinizadores en la fenología floral, sería interesante realizar estudios comparativos de identificación y monitoreo de los polinizadores que incluyan tanto la cuenca del río Magdalena así como otros ecosistemas donde la presencia de polinizadores o la fenología de las especies sean diferentes.

10. LITERATURA CITADA

- Aide T.M. 1993. Patterns of Leaf Development and Herbivory in a Tropical Understory Community. *Ecology* 74(2): 455-466.
- Almeida-Leñero L., M. Nava, A. Ramos, M. Espinosa, M. J. Ordóñez & J. Jujnovsky. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica* 84-85: 53-64.
- Alvarado, S.T., E. Buisson, S.M. Carriere, H. Rabarison, C. Rajaerison, M. Andrianjafy, F.M. Randriatsivery, M.H. Rasoafaranaivo, J. Raharimampionona, I.I. Lowry, P. Porter, C. Birkinshaw. 2015. Achieving sustainable conservation in Madagascar: the case of the newly established Ibity Mountain Protected Area. *Tropical Conservation Science* 8: 367-395.
- Álvarez Román K.E. 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). Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Asshoff R., G. Zotz & C. Korner. 2006. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. *Global Change Biology* 12: 848-861.
- Athayde, E.A. & L.P.C. Morellato. 2014. Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *International Journal of biometeorology* 58: 443-454.
- Augspurger C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Ecology* 62: 774-788.
- Augspurger C.K. 1983. Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica* 15(4): 257-267.

- Bajocco, S., L. Rosati & C. Ricotta. 2010. Knowing fire incidence through fuel phenology: A remotely sensed approach. *Ecological Modelling* 221: 59-66.
- Bello González M.Á. 1994. Fenología y biología del desarrollo de cinco especies de *Quercus*, en Paracho y Uruapan, Michoacán. *Revista de Ciencia Forestal en México* 19(75): 3-40.
- Bonan G.B. 2008. Forest and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320: 1444-1449.
- Bonilla-Valencia L., Y. Martínez-Orea, S. Castillo-Argüero, G. Barajas-Guzmán, M.A. Romero-Romero, & E.T. Díaz-López. 2017a. Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 144(3): 313-327.
- Bonilla-Valencia L., S. Castillo-Argüero & Y. Martínez-Orea. 2017b. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *candensis* in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* 95(1): 23-35.
- Borchert R., K. Roberts, M.D. Schwartz & G. Williams-Linera. 2005. Phenology of temperate forest trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* 50: 57-65.
- Boyden S.V. 2004. *The Biology of Civilisation: Understanding Human Culture as a Force in Nature*. UNSW Press. 189pp.
- Brown B.J., R.J. Mitchell & S.A. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (Purple Loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83(8): 2328-2336.
- Bullock S.H. & J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 22(1): 22-35.

- Canham C.D., J.S. Denslow, W.J. Platt, J.R. Runkle, T.A. Spies & P.S. Blanco. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20(5): 620-631.
- Carabias-Lillo J. & S. Guevara-Sada. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada: Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa A. & S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. Volumen II. México.
- CaraDonna P.J., A.M. Iler & D.W. Inouye. 2014. Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *PNAS* 111(13): 4916-4921.
- Cardoso F.C.G., R. Marques, P.C. Botosso & M.C.M. Marques. 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil* 354: 269-281.
- Christianini, A.V. & P.S. Oliveira. 2013. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. *Arthropod Plant Interactions* 7: 191–199.
- Clark D.B. & D.A. Clark. 1991. Herbivores, herbivory, and plant phenology: patterns and consequences in a tropical rain-forest cycad. En *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, ed. Price P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson. Pp 209-225. Wiley, Nueva York.
- Coley P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Cortés-Flores J., E. Andersen, G. Cornejo-Tenorio, G. Ibarra-Manríquez. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* 289: 445-454.
- Cortés-Flores J., G. Cornejo-Tenorio & G. Ibarra-Manríquez. 2015. Flowering phenology and pollination syndromes in species with different growth forms in a Neotropical temperate forest of Mexico. *Botany* 93: 361-367.

- Díaz López E.T. 2015. *Fenología reproductiva del bosque de Abies religiosa en la cuenca del río Magdalena D.F.* (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Dobler-Morales C.E. 2010. *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México.* Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 50 pp.
- Doughty C.E. & M.L. Goulden. 2008. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO₂ exchange. *Journal of Geophysical Research* 113: G00B06.
- Estiarte M. & J. Peñuelas. 2015. Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology* 21: 1005-1017.
- Fabbro T. & C. Körner. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199: 70-81.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(1): 78-91.
- Foster R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. En *The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes*. Ed.: Leigh E.G., A.S. Rand, D.M. Windsor. Pp 151-172. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Fournier L.A. & C. Charpentier. 1975. El tamaño de muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25: 45-48.
- Frankie G.W., W.A. Haber, P.A. Opler & K.S. Bawa. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. En *Handbook of experimental pollination biology*. Ed.: Jones C.E. & R.J. Little. University of California, Berkeley.

- Garwood N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53(2): 159-181.
- Ghelardini L., A. Santini, S. Black-Samuelsson, T. Myking & M. Falusi. 2010. Bud dormancy release in elm (*Ulmus* spp.) clones – a case study of photoperiod and temperature responses. *Tree Physiology* 30: 264-274.
- Gómez Ramírez M. & N. Reséndiz Espinosa. 2002. Seguimiento de nortes en el litoral del Golfo de México en la temporada 1999-2000. *Revista Geográfica* 131: 5-19.
- Goulden M.L., J.W. Munger, S.M. Fan, B.C. Daube & S.C. Wofsy. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science* 271: 1576-1578.
- Han S., H. Chung, N.J. Noh, S.J. Lee, W. Jo, T.K. Yoon, K. Yi, C. Park, S. Ko & Y. Son. 2014. Effect of open-field experimental warming on the leaf phenology of oriental oak (*Quercus variabilis*) seedlings. *Journal of Plant Ecology*: 1-8.
- Hanley M.E., B.B. Lamont, M.M. Fairbanks & C.M. Rafferty. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Hatfield J.L., K.J. Boote, P. Fay, L. Hahn, R.C. Izaurralde, B.A. Kimball, T. Mader, J. Morgan, D. Ort, W. Polley, A. Thomson & D. Wolfe. 2008. Agriculture. En: *The Effects on Climate Change on Agriculture, Land Resources, Water resources, and Biodiversity in the United States*.
- Hatfield J.L., K.J. Boote, B.A. Kimball, L.H. Ziska, R.C. Izaurralde, D. Ort, A.M. Thomson, D.W. Wolfe. 2011. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. *Agronomy Journal* 103: 351-370.

- Hatfield J.L. & J.H. Prueger. 2014. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes* 10: 4-10.
- Heide O.M. 1974. Growth and Dormancy in Norway Spruce Ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of Photoperiod and Temperature. *Physiologia Plantarum* 30: 1-12.
- Heinrich B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890-899.
- Hogg E.H., D.T. Price & T.A. Black. 2000. Postulated Feedbacks of Deciduous Forest Phenology on Seasonal Climate Patterns in the Western Canadian Interior. *Journal of Climate* 13: 4229-4243.
- Ims R.A. 1990. The Ecology and Evolution of Reproductive Synchrony. *Tree* 5 (5): 135-140
- Jeong S., C- Ho. H. Gim & M.E. Brown. 2011. Phenology shifts at starts vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1082-2008. *Global Change Biology* 17: 2385-2399.
- Kramer K. 1996. *Phenology and growth of European trees in relation to climate change*. Tesis de doctorado. Landbouw University. Wageningen, 210 pp.
- Lamarre G.P.A., I. Mendoza, P.V.A. Fine, C. Baraloto. 2014. Leaf synchrony and insect herbivory among tropical tree habitat specialists. *Plant Ecology* 215: 209-220.
- Lavoie C. & D. Lachance. 2006. A new herbarium-based method for reconstructing the phenology of plant species across large areas. *American Journal of Botany* 93(4): 512-516.
- Lieberman D. & M. Lieberman. 1984. The Causes and Consequences of Synchronous Flushing in a Dry Forest. *Biotropica* 16(3): 193-201.
- Linkosalo T. 2000. *Analyses of the spring phenology of boreal trees and its response to climate change*. University of Helsinki, Department of Forest Ecology Pub. 22: 1-55.

- Linkosalo T., R. Häkkinen & H. Hänninen. 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology* 26: 1165-1172.
- Llobera J.R. 2003. *An Invitation to Anthropology: The Structure, Evolution and Cultural Identity of Human Societies*. Berghahn Books. 272 pp.
- Martínez Romero María Magdalena. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del parquet ecológico de la ciudad de México Ajusco Medio, D.F.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Ciudad de México.
- Menzel A., T.H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Aha, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, O. Braslavská, A. Briede, F.M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczak, F. Magge, A. Mestre, O. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen, V. Remisová, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A.J.H Van Vliet, F. Wielgolaski, S. Zach & A. Zust. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.
- Miranda F. & E. Hernández-X. 2015. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Edición conmemorativa. Ediciones Científicas Universitarias.
- Moeller D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85(12): 3289-3301.
- Molod A., H. Salmun & D.W. Waugh. 2003. A New Look at Modelin Surface Heterogeneity: ExtendingIts Influence in the Vertical. *Journal of Hydrometeorology* 4: 810-825.
- Mony C., T.J. Koschnick, W.T. Haller & S. Muller. 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillate* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influences by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* 86: 236-242.
- Morellato L.P.C., D.C. Talora, A. Takahasi, C.C. Bencke, E.C. Romera & V.B. Ziparro. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32(4b): 811-823.

- Morellato L.P.C., B. Alberton, S.T. Alvarado, B. Borges, E. Buisson, M.G.G. Camargo, L.F. Cancian, D.W. Carstensen, D.F.E. Escobar, P.T.P. Leite, I. Mendoza, N.M.W.B. Rocha, N.C. Soares, T.S.F. Silva, V.G. Staggemeier, A.S. Streher, B.C. Vargas & C.A. Peres. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60-72.
- Morin D., M.J. Lechowicz, C. Augsperger, J. O'Keefes, D. Viner & I. Chuine. 2009. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology* 15: 961-975.
- Morrone J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2): 207-252.
- Murali K.S. & R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94: 114-119.
- Murali K.S. & R. Sukumar. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology* 82: 759-767.
- Myneni R.B., C.D. Keeling, C.J. Tucker, G. Asrar & R.R. Nemani. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386: 698-702.
- Nitta I. & M. Ohsawa. 1997. Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. *Plant Ecology* 130: 71-88.
- NOAA. 2017. *NOAA Solar Calculator*. Consultado el 12 de febrero del 2017. En <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/>
- Noma N. & T. Yumoto. 1997. Fruiting phenology of animal-dispersed plants in response to winter migration of frugivores on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research* 12: 119-129.

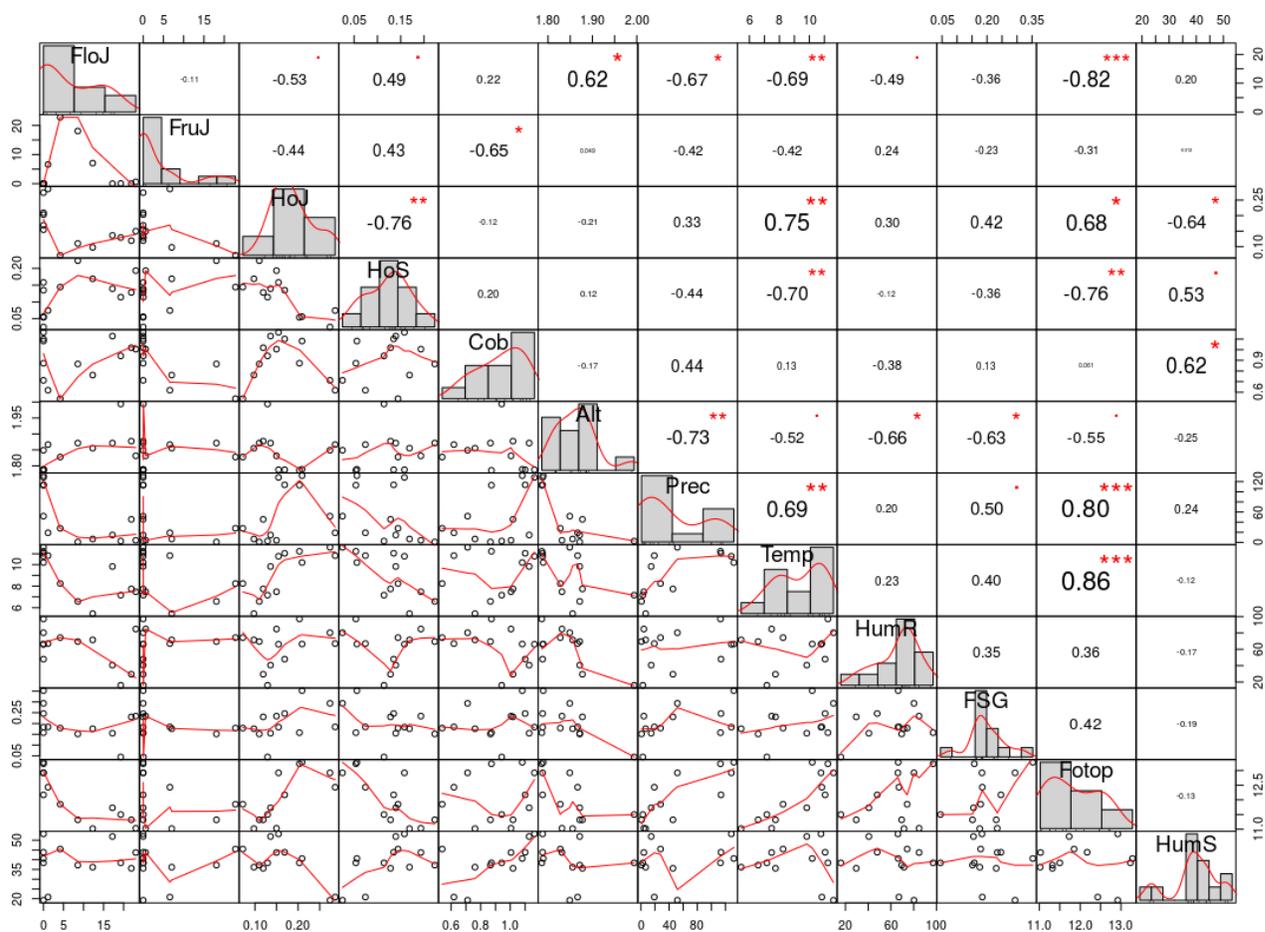
- Ontiveros Delgado A. 1980. *Análisis físico y algunos aspectos socioeconómicos de la cuenca del río Magdalena*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 pp.
- Orantes García C., M.Á. Pérez Farrera, T.M. Rioja Paradela, E.R. Garrido Ramírez & C.U. del Carpio Penagos. 2011. Fenología de dos especies arbóreas nativas de la selva tropical en Chiapas, México. *Lacandonia* 5(2): 81-86.
- Piao S., P. Friedlingstein, P. Ciais, N. Viovy & J. Demarty. 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles* 21: GB3018.
- Polgar C.A. & Primack R.B. 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist* 191: 926-941.
- Primack, R.B. 1980. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology* 68: 849-862.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15-37.
- Primack R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 409-430.
- Rötzer T., R. Grote, H. Pretzsch. 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *International Journal of Biometeorology* 48: 109-118.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Rzedowski, G.C. de & J. Rzedowski. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2a ed. Instituto de Ecología A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.

- Santibáñez Andrade G. 2009. *Composición y estructura del bosque de Abies religiosa en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría, UNAM.
- Santibáñez-Andrade G., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque* 36(2): 299-313.
- Sargent R.D. & D.D. Ackerly. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 23(3): 123-129.
- Schaefer K, A.S. Denning, O. Leonard. 2005. The winter Arctic Oscillation, the timing of spring, and carbon fluxes in the Northern Hemisphere. *Global Biogeochemical Cycles* 19: GB3017.
- Schwartz, M.D. 2013. Chapter 1, en: *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Schwartz, M.D. (editor). 2da edición. Springer.
- Sitch S., C. Huntingford, N. Gedney, P.E. Levy, M. Lomas, S.L. Piao, R. Betts, P. Ciais, P. Cox, P. Friedlingstein, C.D. Jones, I.C. Prentice & F.I. Woodward. 2008. Evaluation of terrestrial carbon cycle, future plant geography, and climate-carbon cycle feedback using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Global Change Biology* 14: 2015-2039.
- SMN. 2015. Precipitación a nivel nacional y por entidad federativa 2015. Consultado el 17 de enero del 2017 en:
<http://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Climatolog%C3%ADa/Pron%C3%B3stico%20clim%C3%A1tico/Temperatura%20y%20Lluvia/PREC/2015.pdf>
- SMN. 2016. Precipitación a nivel nacional y por entidad federativa 2016. Consultado el 17 de enero del 2017 en:
<http://smn.cna.gob.mx/tools/DATA/Climatolog%C3%ADa/Pron%C3%B3stico%20clim%C3%A1tico/Temperatura%20y%20Lluvia/PREC/2016.pdf>

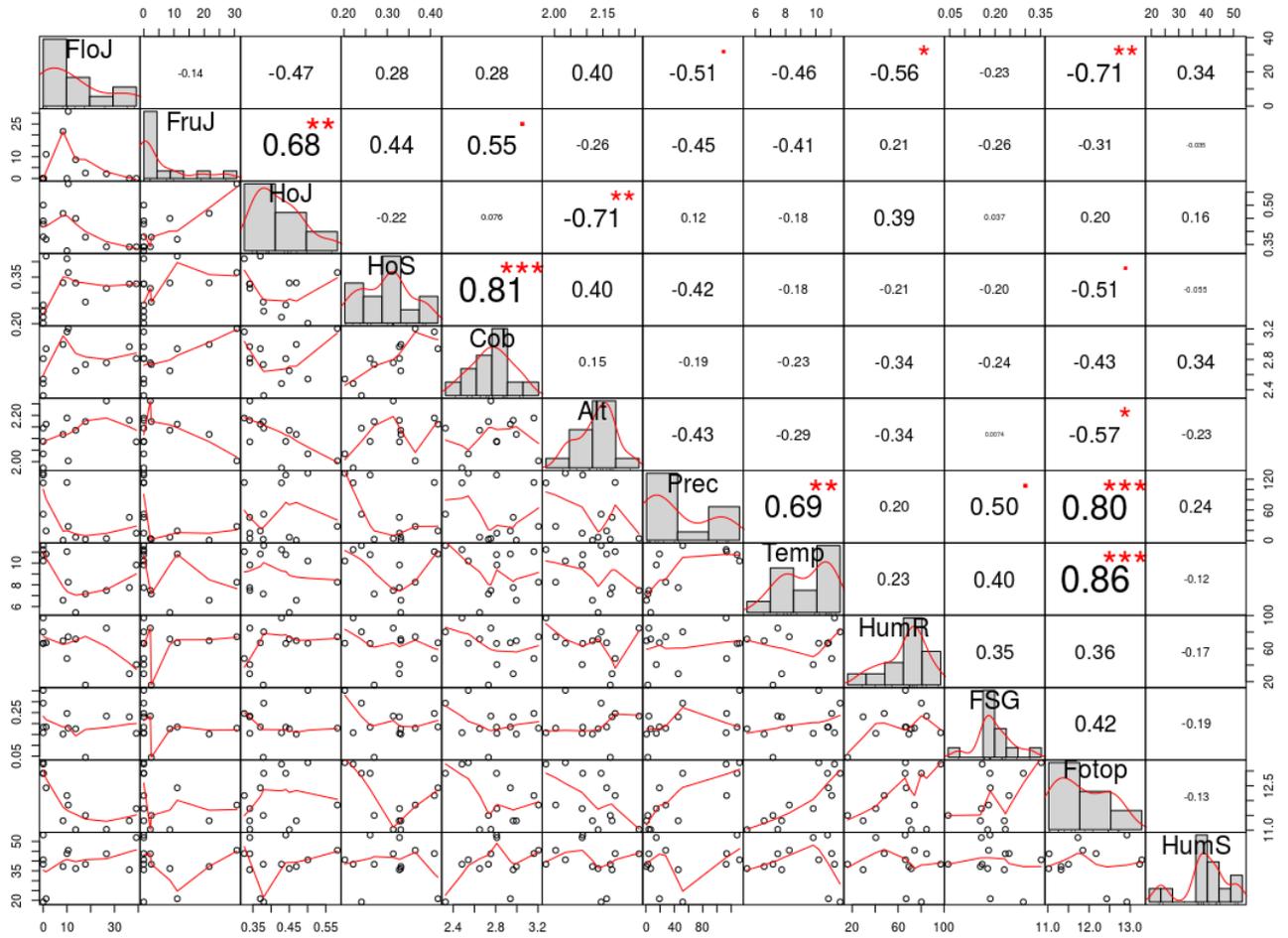
- Soolanayakanahally R.Y., R.D. Guy, S.N. Silim & M.H. Song. 2013. Timing of photoperiodic competency causes phenological mismatch in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.). *Plant Cell and Environment* 36: 116-127.
- Tanentzap A.W., E.P. Mountford, A.S. Cooke & D.A. Coomes. 2012. *Journal of Ecology* 100: 171-183.
- Tanino K., L. Kalcstis, S. Silim, E. Kendall, G.R. Gray. 2010. Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction. *Plant Molecular Biology* 73: 49-65.
- Terborgh J. & C.P. Van Shaik. 1987. Convergence vs. non-convergence in primate communities. En *Organization of Communities: Past and Present*, ed. Gee J.H.R. & P.S. Giller. Pp 205-226. Blackwell Science, Oxford.
- Thompson J.N. & M.F. Willson. 1979. Evolution of Temperate Fruit/Bird Interactions: Phenological Strategies. *Evolution* 33(3): 973-982.
- Van Shaik C.P., J.W. Terborgh & S.J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Ventura González Noemí Lorena. 2012. *Fenología de una zona conservada de bosque en la Barranca de Tarango, Distrito Federal, México*. Tesis de Licenciatura. Tlaneplanta, Estado de México.
- Visser M.E. & L.J.M. Holleman. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society B* 268: 289-294.

- Walther G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg & F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- White M.A., S.W. Running & P.E. Thornton. 1999. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 42: 139-145.
- Wolkovich, E.M. & E.E. Cleland. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287–294.
- Wolkovich, E.M., B.I. Cook & T.J. Davies. 2014. Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist* 201: 1156–1162.
- Woodman R.L. & G.W. Fernandes. 1991. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos* 60: 11-19.
- Wu J., S.P. Serbin, X. Xu, L.P. Albert, M. Chen, R. Meng, S.R. saleska & A. Rogers. 2017. The phenology of leaf quality and its within-canopy variation is essential for accurate modeling of photosynthesis in tropical evergreen forests. *Global Change Biology* 2017: 1-14.
- Wright S.J. & C.P. Van Schaik. 1994. Light and the Phenology of Tropical Trees. *The American Naturalist* 143(1): 192-199.
- Yampolsky L.Y. 2002. Life History Theory. En Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Ltd. www.els.net
- Yumoto T. 1987. Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island. *Ecological Research* 2: 133-145.
- Yumoto T. 1988. Pollination systems in the cool temperate mixed coniferous and Broad-leaved forest Zone of Yakushima Island. *Ecological Research* 3: 117-129.

11. APÉNDICE



Apéndice 1. Matriz de correlaciones de estadios juveniles de estructuras reproductivas y estadios jóvenes y seniles de hojas para la especie *Roldana angulifolia*. En la diagonal se muestran las distribuciones de las variables. Por debajo de la diagonal se muestran los diagramas de dispersión de los pares de variables, con una línea ajustada en rojo. Por encima de la diagonal están los coeficientes de correlación (números negativos y positivos) con su nivel de significancia (marcas rojas). Cada nivel de significancia está asociado a un símbolo: “***” < 0.001, “**” < 0.01, “*” < 0.05, “.” < 0.1, “ ” < 1.



Apéndice 2. Matriz de correlaciones de estadios juveniles de estructuras reproductivas y estadios jóvenes y seniles de hojas para la especie *Roldana barba-johannis*. En la diagonal se muestran las distribuciones de las variables. Por debajo de la diagonal se muestran los diagramas de dispersión de los pares de variables, con una línea ajustada en rojo. Por encima de la diagonal están los coeficientes de correlación (números negativos y positivos) con su nivel de significancia (marcas rojas). Cada nivel de significancia está asociado a un símbolo: “***” < 0.001, “**” < 0.01, “*” < 0.05, “.” < 0.1, “ ” < 1.