

Fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* (Amaryllidaceae) y su relación con la lluvia

María de Jesús Xóchitl Damián-Domínguez, Zenón Cano-Santana e Iván Castellanos-Vargas

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México
xochdd@gmail.com

Introducción

La fenología es la descripción de los eventos estacionales de las comunidades bióticas influenciados por el ambiente (Schwartz, 2003). Su estudio permite reconocer la importancia de factores bióticos y abióticos sobre la sucesión de eventos estacionales en el ciclo de vida de un organismo. En las comunidades de plantas la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo son los factores ambientales que disparan los eventos de floración (Rathcke y Lacey, 1985; Loomis y Connor, 1992) mediante el rompimiento de la dormancia de las yemas (Bowers y Dimmitt, 1994). Una vez iniciado este proceso continúa en función de éstos y otros factores ambientales, en el que destaca la precipitación, la cual permite que se mantengan niveles adecuados de disponibilidad de agua en el suelo, necesaria para la floración. Entre los patrones fenológicos de floración se han identificado los siguientes (Gentry, 1974): (1) *estado estable*, en el que una planta produce pocas flores cada día, sobre un largo periodo de tiempo; (2) *cornucopia*, en el que las plantas producen un gran número de flores con un tiempo de vida de varias semanas; (3) *estrategia "big bang" o floración masiva*, que muestra una alta sincronización en la producción de flores a nivel individual y poblacional, con periodos de floración muy cortos cada año; y (4) *floración múltiple*, que hace alusión a numerosos periodos de floración cortos, distribuidos a lo largo del año.

Dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo, REPSA) la fenología reproductiva de las amarilidáceas es muy

interesante. O'Gorman (1963) señala que las especies de *Zephyranthes* nativas del Valle de México poseen flores que aparecen antes que las hojas y que éstas florecen masivamente durante el mes de mayo en las llanuras y entre las rocas del Pedregal de San Ángel. Castillo-Argüero *et al.* (2004) registraron tres especies de amarilidáceas en la REPSA: *Sprekelia formosissima* (L.) Herb., *Zephyranthes concolor* (Lindl.) Benth. y Hook y *Z. longifolia* Hemsl. Recientemente, A. García-Mendoza (com. pers.) identificó como *Habranthus concolor* Lidl. algunos ejemplares de flores blancas, con tintes verdosos o rosados en el ápice exterior de los segmentos del perianto (Fig. 1a), a *Zephyranthes fosteri* Traub, con flores sésiles o con un pedúnculo corto de color rosa que se torna aún más rosado con el tiempo (Fig. 1c), y una morfoespecie cuya identidad taxonómica se mantiene bajo discusión y que se ha designado en este trabajo como *H. aff. concolor*, con flores rosa pálido y tintes rojizos en los segmentos del perianto (Fig. 1b). *El International Plant Names Index* considera como sinónimos a *H. concolor* y *Z. concolor*.

César-García (2002) registró que *Z. concolor* (= *Habranthus concolor*) era la primera especie en florecer al inicio de la estación lluviosa, entre marzo y abril, con fructificación en junio. García-Mendoza (com. pers.) ha sugerido que *H. aff. concolor* es el producto de la hibridación entre *Z. fosteri* y *H. concolor* y Damián-Domínguez (en prep.) ha encontrado evidencias morfológicas de ello.

En este trabajo (1) se describen las fenofases florales de ambas especies y se compara la duración de cada feno-



FIG 1. Aspecto de las flores. a) *Habranthus concolor*, b) *H. aff. concolor* y c) *Zephyranthes fosteri*.

fase en ambas, (2) se hace un análisis comparativo de los patrones de fenología floral entre *H. concolor* y *H. aff. concolor*, y (3) se reporta el periodo de tiempo que tarda en producir flores *H. concolor* después de las primeras lluvias.

Materiales y métodos

Sistema de estudio

Habranthus concolor es una hierba de hasta 40 cm de alto, con un bulbo ovoide de 1.5 a 4.5 cm de diámetro y hojas que se desarrollan en la etapa de fructificación, sus flores son solitarias, de color blanco y de 7 cm de diámetro localizadas en un escapo floral y su fruto es una cápsula trilobada con semillas negras y planas; la mayoría de los individuos producen sólo una flor, aunque se han observado individuos que producen dos flores de forma simultánea (Damián-Domínguez, en prep.).

Aunque esta especie puede producir semillas por autocruza (Damián-Domínguez, en prep.), se ha observado a *Dialictus* sp. y *Apis mellifera* portando polen y alimentándose de él. Otros visitantes incluyen trips, chinches, moscas y mariposas, y a estas últimas se las ha observado bebiendo agua contenida en las flores después de la lluvia, así como succionando secreciones líquidas del estigma, por lo que su papel como polinizadores no está claro.

Habranthus aff. concolor por su parte, es una hierba de hasta 23 cm de altura, con un bulbo de 3 a 6 cm de diámetro, y flores de 4 cm de diámetro, sobre las que se han observado trips así como actividad de forrajeo de la abeja *Dialictus* sp. (Damián-Domínguez, en prep.).

Fenología y descripción de fenofases reproductivas

Con el fin de determinar la fenología reproductiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor*, en marzo de 2006 se seleccionaron ocho cuadros de estudio permanente de 10 × 10 m en los que abundaban brotes de estas especies. Cinco de estos cuadros se ubicaron en la Zona Núcleo Oriente de la REPSA, dos en las áreas verdes adyacentes al estacionamiento de alumnos de la Facultad de Contaduría y Administración dentro del camellón central del Circuito Exterior, y otro en un área verde localizada en el costado norte del edificio de Programas Universitarios. En 2006 los cuadros seleccionados dentro de la zona núcleo sufrieron un incendio severo dos meses antes de iniciar el estudio.

Se describieron las fenofases florales con base en observaciones realizadas sobre los primeros individuos de ambas especies que florecieron en los ocho cuadros. En cada cuadro se marcaron todos los individuos y se hicieron registros diarios para determinar la fecha de aparición y término de cada fenofase.

Relación entre la lluvia y el inicio de la floración en *H. concolor*

Para determinar el tiempo transcurrido entre la primera lluvia del año y la producción de flores en 2006, se simuló una lluvia copiosa de 31.8 mm, aplicando 10 L de agua en un radio de 10 cm a 50 bulbos de *H. concolor* localizados en las áreas verdes adyacentes al estacionamiento de estudiantes de la Facultad de Contaduría y Administración el 28 de marzo de 2006. Se registró el número de días en los que se inició la floración en estas plantas. El 13 de marzo de 2007 se registró la primera

lluvia (de 1.9 mm), y se registró el número de días que tardaron en producir flores los bulbos de *H. concolor* marcados para el ensayo de riego de 2006.

Resultados

Fenofases de las estructuras reproductivas y su duración

Las estructuras reproductivas de las especies de estudio atraviesan por nueve fenofases (Fig. 2): (a) *brote*, que se caracteriza porque sólo son visibles las dos brácteas que cubren el botón; (b) *botón joven*, en el que sus tépalos tienen tintes verdosos; (c) *botón maduro*, cuando los tépalos son de color blanco; (d) *flor joven*, en que la flor está semiabierta sin polen en las anteras; (e) *flor madura*,

es la etapa en la que la flor se encuentra en antesis, con polen en las anteras; (f) *flor senil*, que ocurre cuando la flor adquiere tintes rosados en la punta de los tépalos; (g) *fruto temprano*, es el fruto en el que no se distinguen los tres lóbulos de la cápsula; (h) *fruto joven*, se distingue cuando se diferencian los tres lóbulos y termina cuando el fruto se torna color paja; y (i) *fruto maduro*, en el que la cápsula se abre y dispersa las semillas.

Se encontró que la apertura de las flores en *H. concolor* se lleva a cabo desde el medio día (12:00 h), y un gran porcentaje de los individuos registran su antesis en la noche. Las flores de *H. concolor* no se cierran durante la noche; en contraste, las flores de *H. aff. concolor* registran su antesis desde las 9:00 h y cierran alrededor de las 18:00 h o cuando la temperatura y la radiación solar disminuyen.

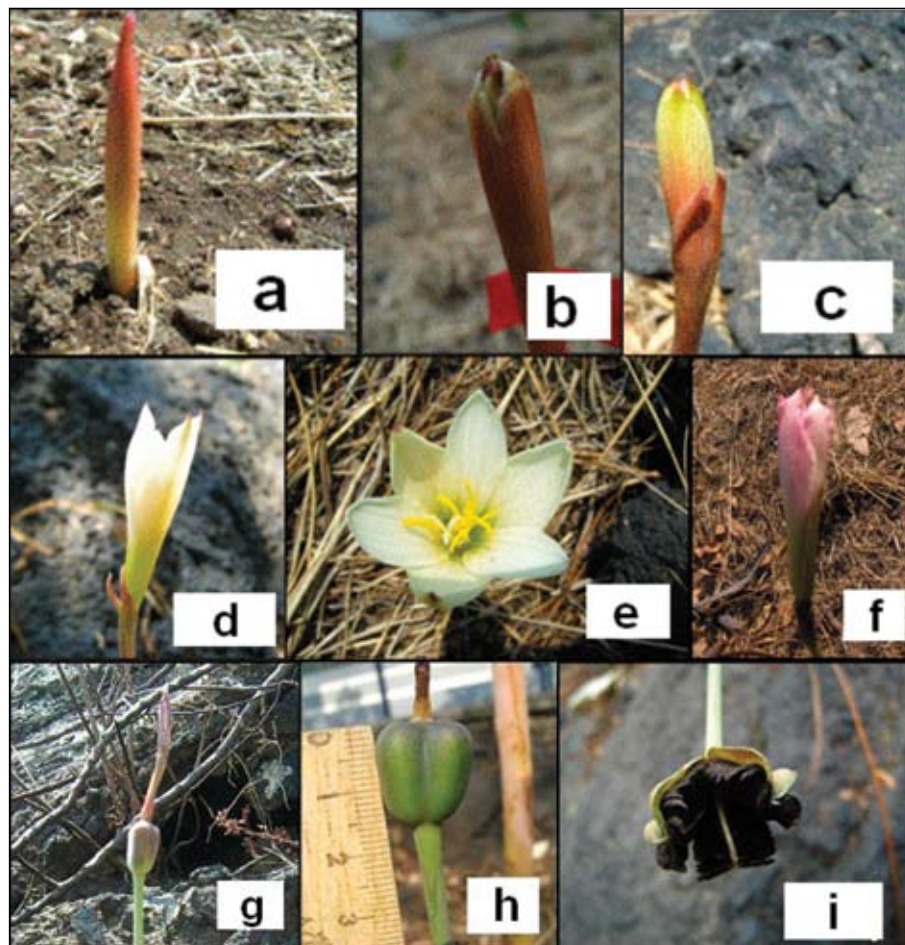


FIG. 2. Fenofases de las estructuras reproductivas de *H. concolor*. a) *Brote*. b) *Botón joven*. c) *Botón maduro*. d) *Flor joven*. e) *Flor madura*. f) *Flor senil*. g) *Fruto temprano*. h) *Fruto joven*. i) *Fruto maduro*.

En general, se encontraron diferencias en la duración de cinco de las nueve fenofases reconocidas entre especies. La duración del botón joven, flor madura y fruto maduro fue significativamente más prolongada en *H. concolor* que en *H. aff. concolor*, en tanto que la duración del botón maduro y del fruto temprano fue significativamente más corto en *H. concolor* (Tabla 1). De hecho, la duración de las flores en anthesis fue 2.8 veces más prolongada en *H. concolor* que en *H. aff. concolor*.

Fenología reproductiva

En 2006 *H. concolor* (Fig. 3a) y *H. aff. concolor* (Fig. 3b) experimentaron dos periodos de producción de brotes, lo cual afectó la fenología reproductiva. Las flores en anthesis de *H. concolor* constituyeron alrededor del 50% de las estructuras en dos periodos: uno del 30 de marzo al 9 de abril, y otro del 24 al 30 de abril. Asimismo, sus frutos jóvenes dominaron en dos periodos, uno entre el 10 y el 17 de abril y otro entre el 8 y el 23 de mayo, en tanto que los frutos maduros se detectaron del 17 de abril al 7 de mayo y después del 22 de mayo. *Habranthus aff. concolor*, por su parte, produjo brotes del 30 de marzo al 1 de abril y el 27 de abril y sus flores en anthesis se registraron del 27 de marzo al 3 de abril y el 24 de abril, en tanto que sus fru-

tos jóvenes se detectaron del 10 al 24 de abril y después del 8 de mayo.

En 2007 se notó un retraso fenológico floral de *H. concolor* respecto a 2006 y un adelanto de *H. aff. concolor*, además, se detectaron dos periodos distinguibles de producción de brotes en *H. concolor* y al menos tres en *H. aff. concolor* (Figs. 3c y d). Los brotes y los botones de *H. concolor* fueron más evidentes entre el 4 y el 24 de abril y las flores maduras se registraron hasta el día 10 de ese mes, aunque el valor más alto de la temporada se presentó durante la última semana de abril con el 30%. Los frutos se registraron desde el 17 de abril y la dispersión de semillas se llevó a cabo desde esa misma semana. Los brotes de *H. aff. concolor*, por su parte, se detectaron en tres periodos: del 13 al 19 de marzo, del 3 al 6 de abril, 26 al 27 de abril y otro, menos intenso, únicamente el 7 de mayo. Esto estuvo asociado a que se detectaran casi todas las fenofases a lo largo del periodo reproductivo. En 2007 las flores maduras se registraron entre el 13 de marzo y el 14 de mayo en porcentajes inferiores al 20%. Los frutos tempranos, por ejemplo, fueron evidentes en tres periodos: la semana del 20 y la del 27 de marzo, la del 10 de abril y la del 1 de mayo. Los frutos maduros, por su parte, se detectaron desde la semana del 10 de

Tabla 1. Duración \pm e.e. (intervalo) de cada fenofase de las estructuras reproductivas de *H. concolor* y *H. aff. concolor*, N= 20 en ambos casos. Los datos corresponden a la temporada 2007. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de t para muestras independientes, g.l. = 38).

Etapa	Duración en días	
	<i>H. aff. concolor</i>	<i>H. concolor</i>
Brote	1.0 \pm 0 (1-1) ^a	1.05 \pm 0.05 (1-2) ^a
Botón joven	1.0 \pm 0 (1-1) ^b	1.20 \pm 0.09 (1-2) ^a
Botón maduro	1.50 \pm 0.12 (1-2) ^a	1.18 \pm 0.09 (1-2) ^b
Flor joven	1.0 \pm 0 (1-1) ^a	1.0 \pm 0 (1-1) ^a
Flor madura	1.0 \pm 0 (1-1) ^b	2.80 \pm 0.16 (2-4) ^a
Flor senil	2.70 \pm 0.11 (2-3) ^a	2.55 \pm 0.17 (1-4) ^a
Fruto temprano	3.00 \pm 0.13 (2-5) ^a	2.06 \pm 0.21 (1-4) ^b
Fruto joven	11.35 \pm 0.65 (8-18) ^a	11.30 \pm 0.13 (10-12) ^a
Fruto maduro	6.33 \pm 0.80 (3-10) ^b	9.10 \pm 0.56 (6-14) ^a

abril, en este caso se espera que apareciera un periodo posterior al 15 de mayo, en el que aparecieron los frutos maduros del tercer periodo, el cual no fue visto por término de muestreo.

La floración de *H. aff. concolor* ocurrió antes que la de *H. concolor* en ambos años (Fig. 3).

Los patrones fenológicos de *H. concolor* y *H. aff. concolor* registrados en 2006 mantuvieron una relación estrecha con las lluvias. La precipitación acumulada durante los meses de marzo, abril y mayo fue de 138.7 mm, el 50% de este valor se alcanzó el 31 de marzo. Tres días después de una lluvia de 6.2 mm los brotes de ambas especies aparecieron, mientras que las flores se registraron después de cuatro días, aunque se observaron flores de *H. concolor* desde el 30 de marzo (Fig. 4a). En 2007 la precipitación acumulada en marzo, abril y mayo fue de 62.7 mm, con el 50% registrado para el 5 de mayo. En 2007,

los brotes de *H. aff. concolor* se registraron 24 h después de una lluvia de 1.9 mm. Para esta especie los brotes se registraron desde el 13 y hasta el 17 de marzo, mientras que las flores se registraron desde el 16 hasta el 22 de marzo. *H. concolor* no presentó desarrollo de brotes con esta intensidad de lluvia y sus primeros brotes surgieron el 3 de abril y las flores siete días después, sin ser antecedidas por lluvia (Fig. 4b). En esta especie, después de la aparición masiva de brotes el 26 de abril, nuevos brotes y flores en antesis se registraron en proporciones del 6 y 8%, respectivamente, hasta el 19 de mayo.

El pico de floración de ambas especies fue altamente sincrónico en ambos años, en 2006 ocurrió el 30 de abril, *H. concolor* registró 215 flores maduras y *H. aff. concolor* sólo 16 flores en los sitios de estudio (Fig.5a). En 2007 el pico de floración de *H. concolor* ocurrió el 30 de abril, con 78 flores, en tanto que el de *H. aff. concolor* ocurrió el día 29 de ese mes, con 48 flores (Fig. 5b).

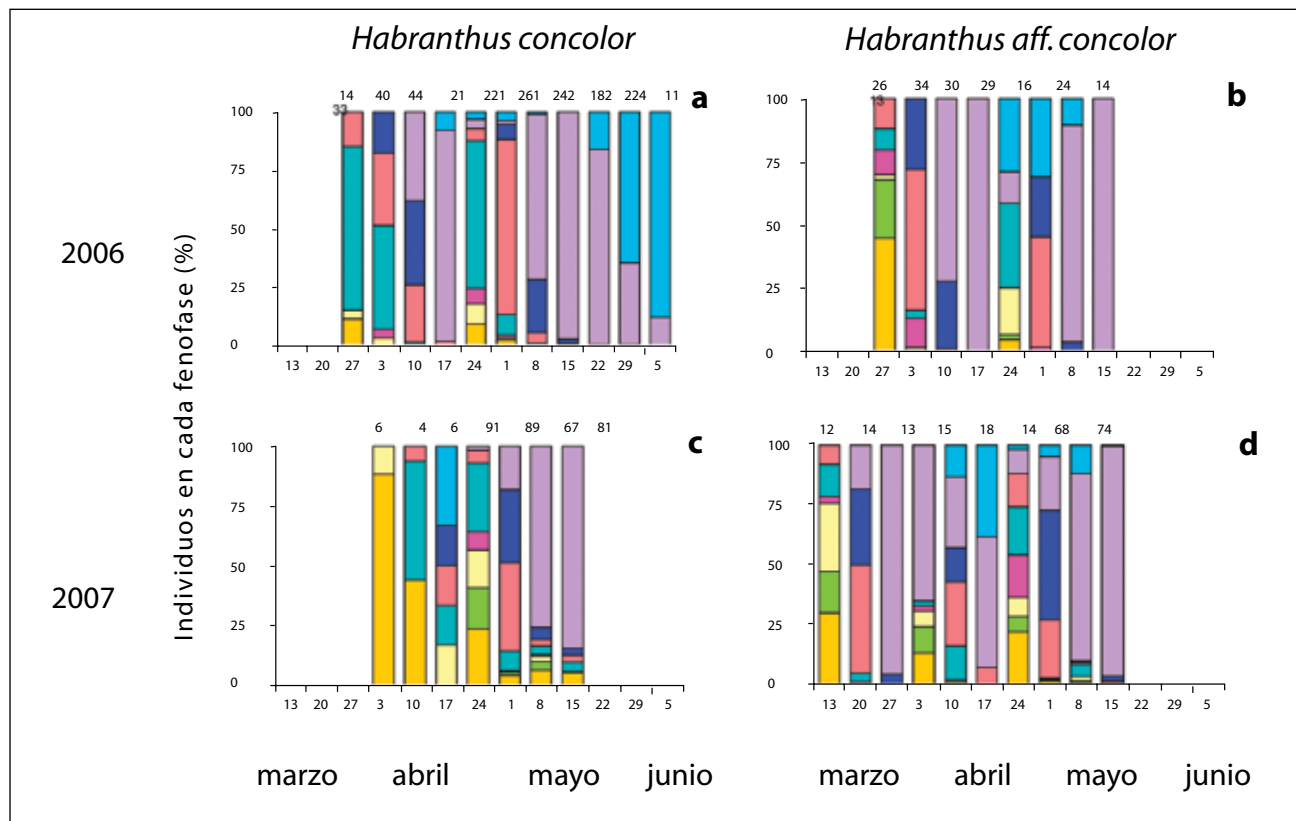


FIG. 3. Fenogramas semanales de *H. concolor* y *H. aff. concolor* en la REPSA. Fenofases: (■) brotes, (■) botón joven, (■) botón maduro, (■) flor joven, (■) flor madura, (■) flor senil, (■) fruto temprano, (■) fruto joven y (■) fruto maduro. Los tamaños de muestras fueron 14-242 y 4-91 para *H. concolor*, y 13-34 y 12-74 para *H. aff. concolor*, en 2006 y 2007, respectivamente.

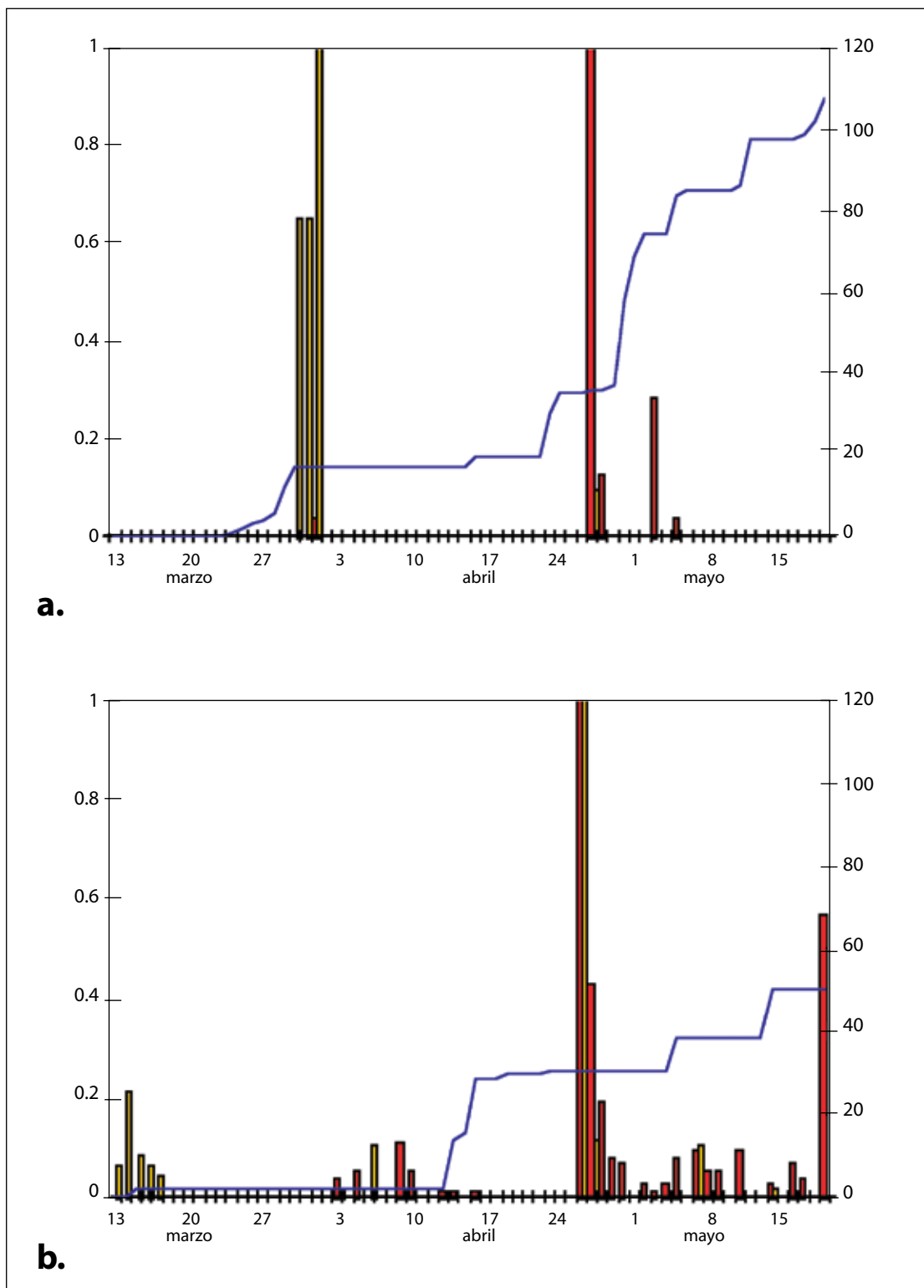


FIG. 4. Número relativo de brotes [esto es, (No. de brotes en el día i)/(No. máximo de brotes en un día dentro de la temporada de floración)] de *H. concolor* (■) y *H. aff. concolor* (■) en relación a la precipitación acumulada (—). a) 2006. b) 2007.

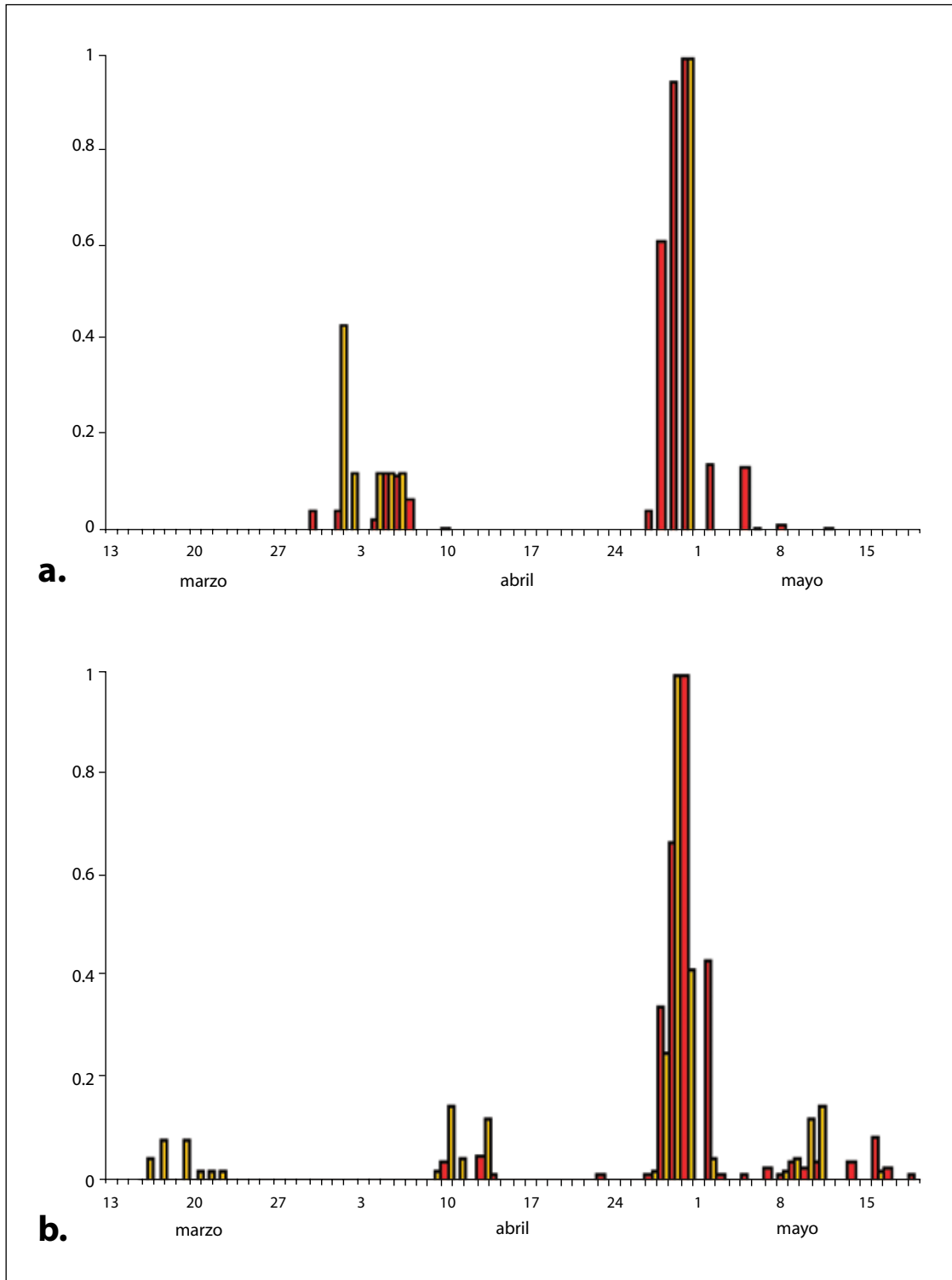


FIG. 5. Número relativo de flores (ver explicación en Fig. 4) de *H. concolor* (■) y *H. aff. concolor* (■). a) 2006. b) 2007.

Efecto de las primeras lluvias en *H. concolor*

En 2006, 16 de los 50 bulbos regados desarrollaron su brote. El 31% de ellos registró el brote dos días después del riego y el 50% se registraron con flores en anthesis seis días después. El 38% de los 16 individuos que respondieron en el ensayo produjeron brote, pero éstos se secaron. En 2007 la precipitación acumulada se mantuvo en 1.9 mm desde el 15 de marzo hasta el 13 de abril. Las lluvias durante el 14 al 23 de abril acumularon 30.4 mm. El 48% de los bulbos produjeron brotes el 26 de abril. El tiempo transcurrido en presentar brotes y frutos jóvenes bajo el ensayo de riego fue mayor que el registrado bajo la acumulación de lluvia en 2007 (Tabla 2).

Discusión y conclusiones

La comparación de los patrones fenológicos registrados en 2006 y 2007 indican que *H. concolor* requiere de valores de precipitación alrededor de los 30 mm para romper la dormancia e iniciar el desarrollo de la flor. En contraste, *H. aff. concolor* muestra requerimientos de humedad en el suelo más bajos, por lo que se registraron

brotes 15 días antes que *H. concolor* en la temporada 2007 (Fig. 4b), y en mayor proporción en la temporada 2006. Otros estudios han sugerido que la coexistencia de especies con diferentes estrategias fenológicas se debe a sus diferencias fisiológicas en la capacidad de utilizar agua proveniente de pequeños pulsos de lluvia, como es el caso de *Arctostaphylos viscida* Parry (Baker et al., 1982), *Capparis odoratissima* Jacq. y *Croton heliaster* S. F. Blake (Díaz y Granadillo, 2005). Asimismo, la intensidad y distribución de las lluvias durante el año permiten alargar la temporada reproductiva (Abd El-Ghani, 1997), tal como se observó en la temporada 2007 en ambas especies, pues a partir de mayo mantuvieron baja producción de brotes durante 20 días. Por otra parte, el acortamiento de la temporada reproductiva de *H. concolor* durante 2007 pudo ser causado por el efecto combinado de lluvias de baja intensidad y alta evaporación que no permitieron que el suelo se hidratara (Baker et al., 1982).

En ambas especies la interrupción del desarrollo de las yemas florales puede ser consecuencia de bajos potenciales hídricos experimentados por las plantas, por lo que los brotes no se desarrollan y al cabo de un tiempo se secan.

Tabla 2. Tiempo transcurrido \pm e.e. (intervalo) que tarda en presentarse cada fenofase de las estructuras reproductivas de *H. concolor* después del riego con 31.8 mm en 2006 (N = 10) y de una acumulación de 30.4 mm en 2007 (N = 24). Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de t para muestras independientes, g.l. = 32).

Etapa	Tiempo en días	
	2006	2007
Brote	3.5 \pm 0.20 (3–4) ^a	3.0 \pm 0.0 (3–3) ^b
Botón joven	4.2 \pm 0.14 (4–5) ^a	4.0 \pm 0.04 (3–4) ^a
Botón maduro	4.5 \pm 0.22 (4–5) ^a	5.1 \pm 0.04 (5–6) ^a
Flor joven	5.3 \pm 0.21 (5–7) ^a	5.7 \pm 0.12 (5–6) ^a
Flor madura	6.1 \pm 0.10 (6–7) ^a	6.1 \pm 0.08 (5–7) ^a
Flor senil	7.4 \pm 0.22 (7–9) ^b	8.0 \pm 0.04 (8–9) ^a
Fruto temprano	10.5 \pm 0.30 (9–12) ^a	10.0 \pm 0.04 (9–10) ^a
Fruto joven	13.5 \pm 0.17 (13–14) ^a	12.0 \pm 0.04 (12–13) ^b

La variación en la producción de flores en ambas temporadas puede estar ligada a las características fisiológicas de su hábito. En este caso particular, son geofitas con un bulbo como órgano de almacenamiento, cuyas reservas combinadas con las lluvias resultan en altas velocidades de crecimiento, y con la alternancia de periodos de dormancia durante la estación de sequía, como evidencian resultados obtenidos con otras especies de plantas, como *Haemanthus pubescens* L. (Ruitters *et al.*, 1993) y *Silene spaldingii* S. Wats (Lesica y Crone, 2007). Aunque no fue objeto de estudio en este trabajo, el papel que juegan los incendios en la inducción de la floración de estas especies ha sido poco documentado, aunque se sabe que las geofitas sufren mínimo daño por incendios de baja y media intensidad, pero en algunas especies se ha reportado que la floración es masiva en la primera primavera después de un disturbio de este tipo, como ha sido el caso en *H. pubescens* (Ruitters *et al.*, 1993) y *Acis nicaeensis* (Ardoino) Lledó, Davis y Crespo (Diadema *et al.*, 2007), en cuyo caso siempre disminuye la producción de flores en los años subsiguientes.

En ambas especies puede sugerirse un patrón de floración masiva o *big bang* (Gentry, 1974), pues hay alta sincronía en los picos de floración de ambos años de estudio. Este patrón fenológico de floración ha sido explicado en términos adaptativos por la disponibilidad de recursos bióticos (polinizadores y dispersores de semillas) y con el pico de disponibilidad de recursos abióticos (radiación solar o agua) (Dieringer, 1991; Domínguez y Dirzo, 1995; Boulter *et al.*, 2006; Elzinga *et al.*, 2007). Sin embargo, la sincronía en la producción de brotes y flores puede ser afectada por factores intrínsecos debidos a las características fisiológicas de cada especie vegetal (Opler *et al.*, 1976) y a las restricciones filogenéticas (Boulter *et al.*, 2006).

Agradecimientos

Agradecemos a todos los involucrados en la toma de datos en campo, especialmente a Cynthia Damián, Rebeca Velázquez, Mauricio Villeda y Maritza Mendoza. Al Dr. Abisaí García-Mendoza por la determinación de los ejemplares de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Z. fosteri* y sus comentarios sobre la hibridación de estas especies.

Las diferencias morfológicas (Damián-Domínguez, en prep.) y de la biología reproductiva de las dos especies de estudio sugiere que se trata de ecotipos diferentes, lo que apoya la hipótesis planteada por García-Mendoza de que *H. aff. concolor* es un híbrido entre *H. concolor* y *Z. fosteri*. *Habranthus. aff. concolor* puede gozar de la ventaja adaptativa de florecer de manera temprana, aunque no se sabe cuál es el efecto sobre su éxito reproductivo. En la REPSA la floración de estas especies inmediatamente después de las primeras lluvias puede conferir ventajas en la germinación y establecimiento de nuevos individuos, ya que las semillas son dispersadas durante los meses de precipitación más alta, evitando de esa manera estrés hídrico o la muerte del embrión.

Perspectivas

Para conocer con mayor detalle este sistema en la REPSA, sería de gran utilidad realizar análisis moleculares para corroborar la hipótesis de hibridación, efectuar estudios controlados en invernaderos que determinen el valor umbral de humedad del suelo que dispara el inicio de la floración así como conocer el mecanismo fisiológico involucrado en el rompimiento de la dormancia y el desarrollo del escapo y las flores. Por otra parte, es necesario identificar los vectores de polen y determinar el efecto que tienen sobre el éxito reproductivo y la fenología de estas especies.

Literatura citada

- ABDEL-GHANI, M. 1997. Phenology of ten common plant species in western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **35**: 673-683.
- BAKER, G. A., P. W. RUNDELL Y D. J. PARSONS. 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Botanical Gazette*, **143**: 94-100.
- BOULTER, S. L., R. L. KITCHING Y B. G. HOWLETT. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forest of northern Australia. *Journal of Ecology*, **94**: 369-382.
- BOWERS, J. E. Y M. A. DIMMITT. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **121**: 215-229.
- CASTILLO-ARGÜERO, S.; G MONTES-CARTAS, M.A. ROMERO-ROMERO, Y. MARTÍNEZ-OREA, P. GUADARRAMA-CHÁVEZ, I. SÁNCHEZ-GALLÉN Y O. NÚÑEZ-CASTILLO. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 51-75.
- CÉSAR-GARCÍA, S. F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva en el Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- DAMIÁN-DOMÍNGUEZ, X. En prep. Fenología reproductiva de dos amarilidáceas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- DÍAZ, M. Y E. GRANADILLO. 2005. The significance of episodic rains for reproductive phenology and productivity of trees in semiarid regions of North-western Venezuela. *Trees*, **19**: 336-348.
- DIADEMA, K.; F. MÉDAIL Y F. BRETAGNOLLE. 2007. Fire as a control agent of demographic structure and plant performance or a rare Mediterranean endemic geophyte. *Comptes Rendus Biologies*, **330**: 691-700.
- DIERINGER, G. 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, **78**: 497-503.
- DOMÍNGUEZ, C. Y R. DIRZO, 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, **9**: 204-216.
- ELZINGA, J. A., A. ALAN, A. BIERE, L. GIGORD, A. E. WEIS Y G. BERNASCONI. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**: 432-439.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**: 64-68.
- LESICA, P. Y E. CRONE. 2007. Causes and consequences of prolonged dormancy for an iteroparous geophyte, *Silene spaldingii*. *Journal of Ecology*, **95**: 1360-1369.
- Loomis, R. S. y S. J. Connor. 1992. Development. Pp. 104-128, en: Loomis, R.S. y S.J. Connor (eds.). Crop ecology: productivity and management in agriculture systems. Cambridge University Press, Nueva York.
- O'GORMAN, H. 1963. Pp. 140, en: O'Gorman, H. (ed.). Plantas y flores de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- OPLER, P. A.; G. W. FRANKIE Y H. G. BAKER. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, **3**: 231-236.
- RATHCKE B. Y E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 179-214.
- RUITTERS, C.; B. MCKENZIE Y L. M. RAITT. 1993. Seasonal allocation of biomass and resources in the geophytic species *Haemanthus pubescens* subspecies *pubescens* in lowland coastal fynbos, South Africa. *South African Journal of Botany*, **59**: 251-258.
- SCHWARTZ, M. D. 2003. Introduction. Pp. 3-7, en: Schwartz, M.D. (ed.). Phenology: An integrative environmental science. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.