

PRODUCCIÓN DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS Y FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE CINCO ESPECIES DE COMPUESTAS EN UNA COMUNIDAD XERÓFITA

DULCE MARÍA FIGUEROA-CASTRO, ZENÓN CANO-SANTANA
Y EDGAR CAMACHO-CASTILLO

Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
Ciudad Universitaria, 04510, México D.F., México.

Resumen. Se estudió la producción de estructuras reproductivas y la fenología reproductiva de cinco especies de compuestas de una comunidad xerófito del centro de México: *Eupatorium petiolare*, *Tagetes lunulata*, *Senecio praecox*, *Dahlia coccinea* y *Verbesina virgata*. En las tres últimas se estudió también la variación de estos rasgos entre sitios con condiciones lumínicas contrastantes. La producción de estructuras reproductivas fue mayor en el sitio abierto en *D. coccinea*, en el sombreado en *S. praecox* y no difirió entre sitios en *V. virgata*. La fenología reproductiva de *V. virgata* y *D. coccinea* fue distinta entre sitios, pero no la de *S. praecox*. Las especies que florecieron en secas tuvieron un periodo reproductivo más corto (*E. petiolare*: 2.8 meses; *S. praecox*: 2.0 meses) que las que lo hicieron en lluvias o a finales de éstas (*D. coccinea*: 11.0 meses; *T. lunulata*: 8.5 meses; *V. virgata*: 8.5 meses), el cual fue ocasionado por la gran duración de los frutos maduros en estas especies.

Palabras Clave: Compositae, fenología reproductiva, floración, fructificación, sombra, Pedregal de San Ángel, México.

Abstract. We studied the production of reproductive structures and the reproductive phenology of five Compositae species in a xeric community in Central Mexico: *Eupatorium petiolare*, *Tagetes lunulata*, *Senecio praecox*, *Dahlia coccinea*, and *Verbesina virgata*. The last three species were studied in two sites with contrasting light conditions. The number of reproductive structures produced by *D. coccinea* was higher in the open site than in the shaded one. In contrast, *S. praecox* had a higher production in the shaded site, but *V. virgata* showed no differences. The reproductive phenology of *V. virgata* and *D. coccinea* was different between sites, but it was not happen in *S. praecox*. The species that flowered during the dry season had a shorter reproductive period (*E. petiolare*: 2.8 mo; *S. praecox*: 2.0 mo) than those that flowered during the rainy season or during the late rainy season (*D. coccinea*: 11.0 mo; *T. lunulata*: 8.5 mo; *V. virgata*: 8.5 mo), which was caused by the high duration of the mature fruit stage in these species.

Key words: Compositae, reproductive phenology, flowering, fruiting, shade, Pedregal de San Ángel, México.

En diversos trabajos se ha sugerido que la fenología reproductiva de una población de plantas depende de ciertos factores proximales, tales como la disponibilidad de luz (Widén, 1991a), la temperatura (Vasek y Sauer, 1971; Smith-Ramírez y Armesto, 1994) y la humedad y precipitación (Vasek y Sauer, 1971; Monasterio y Sarmiento, 1976; Opler *et al.*, 1976; Alvim y Alvim, 1978; Smith-Ramírez y Armesto, 1994), así como de diversos factores evolutivos que han moldeado dicha característica, tales como los polinizadores (Rathcke y Lacey, 1985) y la acción de los herbívo-

ros (Crawley, 1983). Esto ha traído como consecuencia que la fenología reproductiva de una planta tenga ciertas restricciones asociadas con su historia filogenética (Kochmer y Handel, 1986) y con su forma de vida (Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Martínez, 1997).

Por otra parte, la producción de estructuras reproductivas de las plantas depende directamente de la disponibilidad de recursos tales como la luz y los nutrientes del suelo (Daubenmire, 1992; Grime, 1992; Prins *et al.*, 1990). Al parecer, cuando la disponibilidad de luz es baja, la aborción de semillas aumenta

y el número de frutos disminuye considerablemente. En ambientes heterogéneos de luz se espera que tanto la fenología reproductiva como la producción de estructuras reproductivas se vea afectada. Asimismo, el periodo reproductivo de las plantas puede verse afectado por la velocidad de captura de recursos que ocurre en el periodo prerreproductivo, por la eficiencia de la polinización, por la velocidad de maduración de las semillas y por la eficiencia de los mecanismos de dispersión.

En este trabajo se pretende 1] determinar el efecto de la sombra sobre la producción de estructuras reproductivas y sobre la fenología reproductiva de tres especies de compuestas y 2] explorar, mediante un análisis detallado de la fenología reproductiva de cinco especies de compuestas, los procesos que pueden estar determinando la amplitud del periodo reproductivo de plantas pertenecientes a la misma familia.

Materiales y métodos

Área de estudio. El presente estudio fue realizado dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel, ubicada al

suroeste de la Ciudad de México, dentro del campus de la Universidad Nacional Autónoma de México (19° 20' N, 99° 08' W, 2300 msnm). En este sitio se registra una temperatura media anual de 15.5°C y una precipitación anual de 879 mm, distribuidos de manera diferencial a lo largo del año, de tal forma que se puede distinguir una estación lluviosa, de junio a octubre y una de secas, de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Soberón *et al.*, 1991). Los datos de la vegetación se describen detalladamente en Rzedowski (1954), Valiente-Banuet y De Luna (1990) y Soberón *et al.* (1991). El sustrato de este sitio se originó por la erupción del volcán Xitle ocurrida hace ca. 2 000 años (Carrillo, 1995). Los distintos patrones de solidificación de la lava y el efecto de los procesos físicos de enfriamiento e intemperismo dieron como resultado la presencia de una topografía irregular, donde se presentan desde planchas de roca totalmente planas hasta hoyos y grietas de 6 m de profundidad. En los sitios más abruptos se desarrolla una vegetación con más de 40% de cobertura arbórea, lo cual da un aspecto sombreado; en tanto que en los sitios planos se presenta una

Cuadro 1. Características biológicas de las compuestas en estudio.

Característica	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
Forma de crecimiento ¹	Arbustiva	Arbustiva	Herbácea perenne	Herbácea anual	Arbustiva
Altura de la planta (cm) ¹	90-200	100-500	40-200	20-80	100-250
Flores liguladas ¹	Ausentes	Amarillas	Amarillas -Anaranjadas	Amarillas	Amarillas
Flores del disco ¹	Blancas	Amarillas	Amarillas	Amarillas	Amarillas
Número de flores del disco por capítulo ¹	35-42	13-22	70-160	20-40	30-60
Periodo reproductivo estudiado	22 ene.- 25 abr. 1996	22 ene.- 25 abr. 1996	2 jul. 1996- 4 jun. 1997	26 sep. 1996- 14 may. 1997	1 oct. 1996- 4 jun. 1997
Polinización ²	Viento, insectos nocturnos, autocompatible	Viento	Insectos diurnos	Diptera, autocompatible	<i>Apis mellifera</i> , autocompatible
Síndrome de dispersión/ diáspora ³	Anemocoria/ pogonócora	Anemocoria/ pogonócora	Anemocoria/ pteróscora	Anemocoria/ pogonócora	Anemocoria/ pteróscora

¹ Rzedowski y Rzedowski, 1985.

² Figueroa-Castro, 1997.

³ Martínez, 1997.

cobertura de árboles menos de 15%, por lo cual tienen un aspecto abierto (Cano-Santana, 1994).

Sistema de estudio. Para este estudio se seleccionaron cinco especies de plantas de la Familia Compositae que presentan una alta dominancia en la comunidad vegetal en términos de productividad primaria neta aérea (PPNA) y fitomasa aérea (Cano-Santana, 1994; Cano-Santana, datos no publ.), y una fenología reproductiva diferencial (Meave *et al.*, 1994; Cano-Santana y Castillo, datos no publ.).

La Familia Compositae es la más importante en la Reserva por su aporte en número de especies (20%; Valiente-Banuet y De Luna, 1990) y a la PPNA del ecosistema (poco más del 32.6%; Cano-Santana, 1994). Las características morfológicas y ecológicas de las cinco especies seleccionadas se resumen en el cuadro 1.

Métodos

La fenología reproductiva y el número de estructuras reproductivas se registraron semanalmente durante un ciclo reproductivo de cada especie, abarcando el periodo entre enero de 1996 a junio de 1997, de acuerdo a las fechas señaladas en el cuadro 1. Aunque las observaciones de desarrollo de las estructuras reproductivas se hicieron desde la aparición de los primeros botones, los cómputos de las estructuras reproductivas en cada etapa de desarrollo se iniciaban de 0 a 6 semanas después de este evento, dependiendo de la especie. Las etapas de desarrollo reconocidas en este estudio fueron: botones, flores y frutos, dentro de las cuales se reconocieron los estadios joven y maduro. Cuando los frutos llegaron a su madurez, la fenología reproductiva se registró quincenalmente. Las etapas reproductivas se diferenciaron a partir de los siguientes eventos: a] aparición de las estructuras reproductivas (botón joven); b] apertura del capítulo (botón maduro); c] desarrollo de flores liguladas, o la presencia de una coloración blanca en la parte superior de los botones en el caso de *E. petiolare* (flor joven); d] aparición de la primera flor abierta, con estructuras reproductivas desarrolladas y funcionales en el capítulo (flor madura); e] desaparición de flores funcionales (generalmente acompañada por el inicio de la abscisión de las lígulas; fruto joven); f] abscisión total de las lígulas y presencia de capítulos secos (fruto maduro) y g] dispersión del último aquenio. En el caso de *S. praecox*, sólo se consideraron cinco estadios, ya que se excluyó la división de botones jóvenes y maduros, debido a que no se observaron grandes diferencias morfológicas durante el desarrollo de los mismos.

El conteo de capítulos se realizó en individuos sanos y en edad reproductiva de cada especie de estudio. Los individuos de *T. lunulata* fueron marcados sólo en sitios abiertos, en tanto que los de *E. petiolare* fueron marcados sólo en sitios sombreados, ya que estas dos especies sólo se distribuyen en estos tipos de sitio. Los individuos de *S. praecox*, *D. coccinea* y *V. virgata* fueron marcados en ambos tipos de ambientes. El número de plantas marcadas varió en función de su forma de crecimiento y tamaño. Se marcaron 20 individuos de *E. petiolare*, 30 de *T. lunulata*, 40 individuos de *D. coccinea* en sitios abiertos y 40 en sitios sombreados y 20 individuos de *V. virgata* y *S. praecox* en sitios abiertos y 20 en sitios sombreados. Los individuos de cada especie fueron seleccionados dentro de cada tipo de sitio, mediante la ubicación del individuo más cercano a un punto seleccionado al azar en un cuadrante de 50 X 50 m. En el caso de *E. petiolare*, *S. praecox* y *V. virgata*, el conteo de capítulos se llevó a cabo en 2 ramas seleccionadas al azar por individuo marcado. En tanto que en *T. lunulata* y *D. coccinea*, el conteo de capítulos se efectuó sobre todo el individuo.

Para determinar si existían diferencias significativas en la producción de estructuras reproductivas de *S. praecox*, *D. coccinea* y *V. virgata* bajo las distintas condiciones lumínicas, se aplicó una prueba de *U* de Mann-Whitney para muestras grandes y con corrección por ligaduras ("correction for ties"), comparando los datos de las semanas con mayor producción de estructuras (Daniel, 1978, pp. 85-86; Zar, 1984).

Resultados

Las especies que florecen en secas (*E. petiolare* y *S. praecox*) presentaron periodos reproductivos cortos (2.8 y 2.0 meses, respectivamente), en tanto que las especies que florecen en lluvias o a finales de éstas (*D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*) presentaron periodos reproductivos largos (11.0, 8.5 y 8.5 meses en promedio, respectivamente; cuadro 2). El fruto maduro casi siempre fue el estadio de mayor duración en las especies que florecieron en lluvias o a finales de éstas. En *V. virgata* esta etapa duró 22 semanas (sólo superado por la duración de los botones jóvenes en el sitio abierto: 23 semanas), en *T. lunulata* 29 semanas, y en *D. coccinea* 35 a 38 semanas. En las dos especies que florecen en secas la duración del fruto maduro fue relativamente corta (8 semanas en ambas especies). Otra etapa que tuvo una alta duración fueron los botones jóvenes de *E. petiolare* (13 semanas), *D. coccinea* (13 a 16 semanas) y *V. virgata* (17 a 23 semanas). Los botones jóvenes de estas especies están presentes incluso cuando la etapa de flor ma-

dura ha terminado. A excepción de los casos anteriores, la duración de cada estadio fue más o menos similar dentro de una especie (6 a 15 semanas). La presencia de flores maduras se observó durante periodos que variaron de 6 (en *S. praecox* de ambiente sombreado y en *V. virgata* de ambiente abierto) a 11 semanas (en *D. coccinea* en ambiente abierto y en *T. lunulata*; cuadro 2).

En general, la fenología reproductiva de *S. praecox* no fue afectada por el tipo de ambiente, pero sí la de *V. virgata* y *D. coccinea* (cuadro 2). Los botones

jóvenes de los individuos de sitios abiertos de *V. virgata* permanecieron seis semanas más que los de los individuos del ambiente sombreado; asimismo, las flores maduras de las plantas de sombra duraron cuatro semanas más que las del ambiente abierto. Por otro lado, el inicio de los primeros cinco estadios de las estructuras reproductivas de *D. coccinea* ocurrió 2-4 semanas más temprano en el ambiente abierto que en el ambiente sombreado (cuadro 2).

Eupatorium petiolare presentó el mayor número de estructuras reproductivas el 29 de febrero (figura 1a).

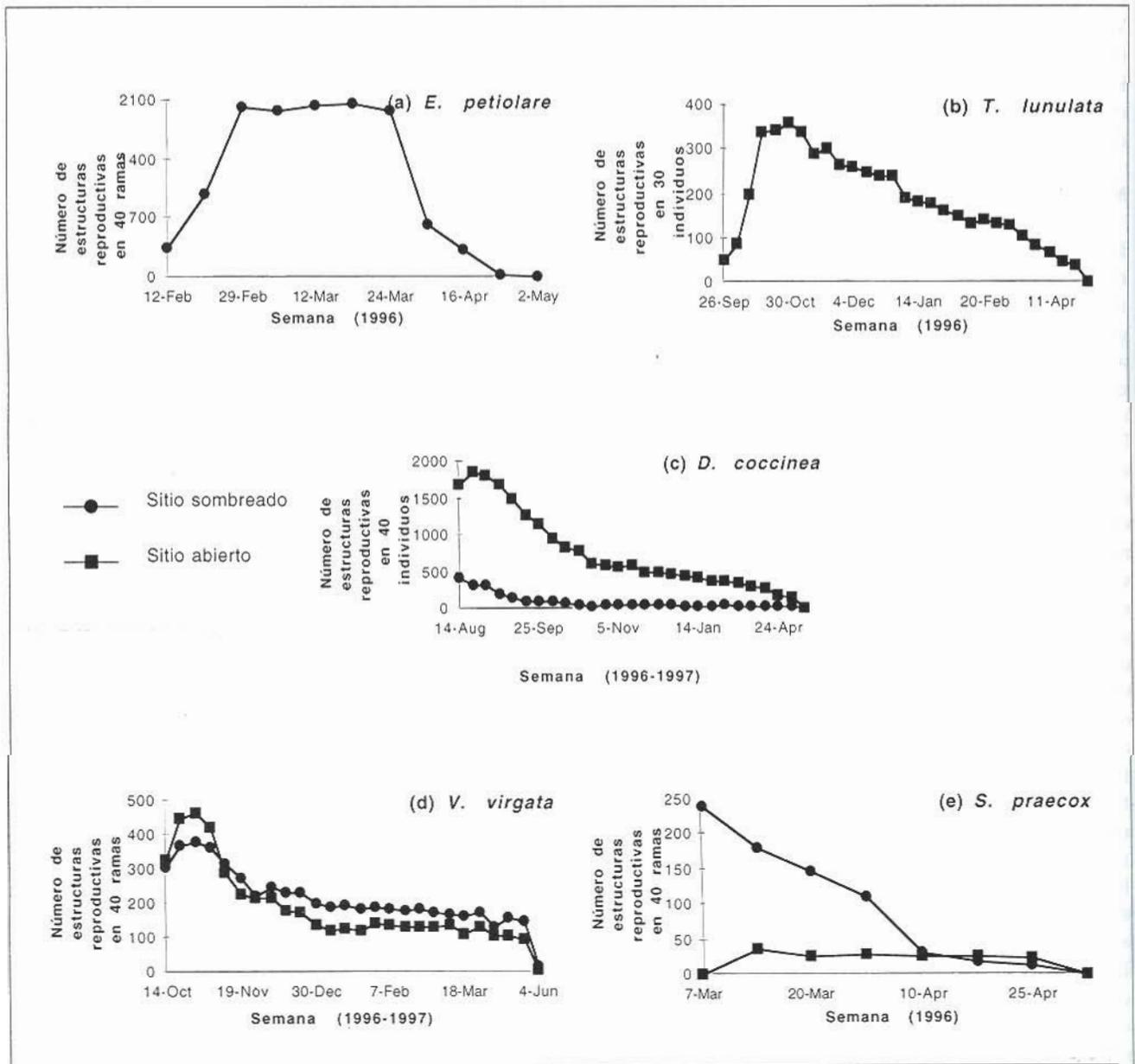


Figura 1. Número de estructuras reproductivas de cinco especies de compuestas en la Reserva del Pedregal de San Ángel. a) *Eupatorium petiolare*, b) *Tagetes lunulata*, c) *Dahlia coccinea*, d) *Verbesina virgata*, y e) *Senecio praecox*.

El periodo de mayor floración ocurrió entre el 7 y el 14 de marzo. Los frutos jóvenes de esta especie tuvieron su mayor abundancia durante la semana del 20 de marzo, mientras que los maduros la presentaron durante la semana del 10 de abril. Se registró una disminución drástica de capítulos entre el 24 de marzo (1973 capítulos en 40 ramas) y el 10 de abril (620; figura 1a), lo cual coincidió con la maduración de los frutos jóvenes y la dispersión rápida de los achenios maduros. Los botones jóvenes de *E. petiolare* fueron observados durante 13 semanas, los botones maduros durante nueve, las flores jóvenes durante ocho, las flores maduras siete semanas y los frutos (tanto jóvenes como maduros) durante ocho semanas (cuadro 2).

Los mayores valores de producción de flores maduras en *Tagetes lunulata* ocurrieron en la semana del 30 de octubre que fue cuando también se presentó el mayor número de estructuras reproductivas (figura 1b). Después de ese momento las estructuras reproductivas fueron desapareciendo de manera gradual. La mayor producción de frutos maduros ocurrió en la semana del 11 de diciembre. La duración de los botones jóvenes fue de 10 semanas, mientras que tanto los botones maduros como las flores jóvenes y maduras tuvieron una duración de 11 semanas; los frutos jóvenes duraron 15 semanas y los frutos maduros 29 (cuadro 2).

La producción de estructuras reproductivas de *S. praecox* fue muy baja durante el año de estudio. El periodo de mayor floración de esta especie ocurrió en la semana del 27 de marzo. La producción de estructuras reproductivas en el ambiente sombreado fue siete veces mayor que la del sitio abierto (valores máximos: sombreado: 239 capítulos/40 ramas, el 7 de marzo; abierto: 35 capítulos/40 ramas, el 12 de marzo; mar 7: $U = 680.0$, $gl = 40, 40$, $z = 2.528$, $P < 0.02$; figura 1c). La tasa de desaparición de las estructuras reproductivas fue mayor en los sitios sombreados que en los abiertos, lo cual coincidió con la maduración y la dispersión de los achenios.

Dahlia coccinea presentó los mayores valores de número de flores maduras el 4 de septiembre. La producción de estructuras reproductivas de *D. coccinea* fue 4.5 veces mayor en el ambiente abierto que en el sombreado (valores máximos: abierto: 1849 capítulos/40 ind., el 20 de agosto; sombreado: 406 capítulos/40 ind., el 14 de agosto; figura 1d). Estas diferencias fueron significativamente diferentes (ago. 20: $U = 1593.5$, $gl = 40, 40$, $P < 0.01$; ago. 14: $U = 1581.5$, $gl = 40, 40$, $P < 0.01$). Asimismo, se registró una alta tasa de desaparición temprana de estructuras reproductivas en sitio sombreado debida a la caída de éstas antes de la formación del fruto, hecho que no ocurrió en los sitios abiertos.

La mayor producción estructuras reproductivas en *V. virgata* ocurrió en la semana del 28 de octubre en ambos tipos de ambiente (figura 1e), la mayor producción de flores maduras se presentó entre el 20 y el 27 de noviembre, mientras que el pico de producción de frutos maduros se presentó el 31 de enero en el sitio sombreado y el 7 de febrero en el abierto. La producción de estructuras reproductivas no difirió entre ambientes (oct. 28: abierto: 464 capítulos/40 ramas; sombreado: 381 capítulos/40 ramas; $U = 702.5$, $gl = 40, 40$, $P > 0.05$; figura 1e), aunque se observó una mayor desaparición de estructuras reproductivas en los sitios abiertos debida sobre todo a la remoción de estructuras florales por parte del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomophidae).

Discusión

La fenología reproductiva de algunas de estas especies ha sido abordada por Sánchez (1980) (para plantas de todo el Valle de México), Benítez (1986) (para plantas del Ajusco, 2800-3937 m s.n.m.) y Meave *et al.* (1994) (para plantas de la Reserva); sin embargo, ninguno de ellos abordó el estudio del efecto de ambientes contrastantes sobre la fenología reproductiva. Asimismo, en ninguno de ellos existen datos sobre la fenología de los frutos de *D. coccinea*. Este estudio es más detallado dado el número de etapas reproductivas que se distinguieron y la mayor frecuencia de registro de datos.

Los datos de este trabajo contrastan con los de Meave *et al.* (1994) tomados entre diciembre de 1980 y enero de 1982, quienes registraron un periodo reproductivo de cuatro meses para *S. praecox*, *E. petiolare* y *V. verbescina*, y de cinco meses para *T. lunulata*. Las diferencias encontradas en las especies que florecen en secas se debe a que estos autores reportaron los datos mensualmente en registros tomados bisemanalmente. Sin embargo, el hecho de que hayan registrado periodos reproductivos más cortos en *T. lunulata* y *V. virgata*, sugiere que hay una gran variación interanual en este parámetro.

Sánchez (1980) sólo registró periodos de floración de cuatro especies. Nuestros datos de fenología floral de *S. praecox* y *D. coccinea* coinciden con los de él; sin embargo, hay discrepancias en la fenología floral de *T. lunulata* y *V. virgata*. Este autor reporta que *T. lunulata* (= *T. tenuifolia*) florece en septiembre y octubre. Nosotros obtuvimos, al igual que Meave *et al.* (1994), que esta especie florece de octubre a diciembre, aunque Benítez registra que ésta ocurre de agosto a octubre en el Ajusco. La discrepancia se puede deber a que las plantas revisadas por Sánchez (1980) eran de grandes altitudes, donde la floración parece lle-

vase a cabo tempranamente. De manera similar Sánchez (1980) registra que *V. virgata* florece de agosto a diciembre, nosotros encontramos que ésta ocurrió de noviembre a enero, Meave *et al.* (1994) reportó que ocurre de octubre a diciembre, y Benítez (1986)

la registra de agosto a octubre en el Ajusco. Al igual que en caso anterior, parece que esta especie florece más tempranamente a mayor altitud y, probablemente, en años más fríos, aunque esto requiere de estudios más detallados.

Cuadro 2. Fenología reproductiva de las especies de estudio. Ambiente abierto (—); ambiente sombreado (—). Los números indican la duración en semanas: duración en ambiente abierto/duración en ambiente sombreado. No hay datos de fenología en 1997 de *E. petiolare* y *S. praecox*; tampoco se siguió la fenología de *D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata* a principios de 1996.

Estructura reproductiva	1 9 9 6												1 9 9 7					
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
<i>Eupatorium petiolare</i>																		
Botón joven	—			13														
Botón maduro	—			9														
Flor joven	—			8														
Flor madura	—			7														
Fruto joven	—			8														
Fruto maduro	—			8														
<i>Senecio praecox</i>																		
Botón	—			9 / 10														
Flor joven	—			7 / 8														
Flor madura	—			9 / 6														
Fruto joven	—			9 / 9														
Fruto maduro	—			8 / 8														
<i>Dahlia coccinea</i>																		
Botón joven					16 / 13	—												
Botón maduro					9 / 6	—												
Flor joven					8 / 7	—												
Flor madura					11 / 8	—												
Fruto joven					15 / 12	—												
Fruto maduro						35 / 38	—											
<i>Tagetes lunulata</i>																		
Botón joven								10	—									
Botón maduro								11	—									
Flor joven								11	—									
Flor madura								11	—									
Fruto joven								15	—									
Fruto maduro								29	—									
<i>Verbesina virgata</i>																		
Botón joven								23 / 17	—									
Botón maduro								13 / 13	—									
Flor joven								7 / 9	—									
Flor madura								6 / 10	—									
Fruto joven								12 / 11	—									
Fruto maduro									22 / 22	—								

Las especies de estudio que florecen y fructifican durante la época de secas (*E. petiolare* y *S. praecox*) tienen una fenología reproductiva de menor duración. Las especies de plantas que florecen en la temporada de lluvias o a finales de éstas presentan periodos reproductivos más largos debido sobre todo a la mayor duración de los frutos maduros. Esto sugiere que la dispersión de las semillas durante la temporada de lluvias se encuentra limitada por los altos niveles de humedad y la baja incidencia de vientos. Así mismo, durante la temporada de lluvias el mayor desarrollo de la vegetación reduce la velocidad del viento dificultando la dispersión de las semillas anemócoras. La lluvia y la humedad ocasionan que las semillas y las estructuras alares (en el caso de *D. coccinea*) o el vilano (en el caso de *T. lunulata* y *V. virgata*), se adhieran entre sí, impidiendo su rápida dispersión. Como las especies de estudio son anemócoras, el viento tiene un papel central en la duración de los frutos maduros sobre los capítulos, ya que parece existir una sincronía entre la maduración de los frutos y la temporada de vientos. En el Valle de México los vientos más fuertes ocurren durante la temporada de secas. En el periodo de estudio se registraron velocidades máximas de hasta 22.1 m/s entre enero y mayo, mientras que de junio a diciembre se registraron velocidades máximas de hasta 14.6 m/s (datos del Servicio Meteorológico Nacional, Tacubaya, México). La sincronía entre la fructificación y la incidencia del viento ha sido observada por Castillo y Carabias (1982) en un ecosistema de dunas costeras.

La alta y temprana producción de estructuras reproductivas, así como la menor mortalidad de frutos jóvenes que experimenta *D. coccinea* en sitios abiertos pueden estar relacionados con la mayor disponibilidad de recursos en términos de luz, por lo que la producción y sobrevivencia de flores y/o gametos y por tanto, de semillas, son más bajos en tales condiciones (Stone, 1983). Adicionalmente, el efecto de la sombra es un factor que puede disminuir la actividad de los insectos visitantes diurnos que son los más importantes para la polinización de esta especie (Figueroa-Castro, 1997), lo cual reduce las probabilidades de polinización provocando la aborción de los óvulos y la caída prematura de las estructuras reproductivas. Sin embargo, es necesario hacer trabajo experimental para dilucidar el papel de los recursos lumínicos y de los polinizadores en la caída prematura de los capítulos.

En *S. praecox* la presencia temprana y la mayor producción de estructuras reproductivas en ambiente sombreado sugiere que las altas temperaturas y bajos niveles de humedad, típicos de los sitios abiertos, pueden afectar estas variables. Esto parece ser corro-

borado con el hecho de haber registrado una escasa producción de estructuras reproductivas en *S. praecox* durante el año de estudio, ya que durante los primeros meses de éste no se registraron lluvias (0.0 mm de enero a marzo). En contraste, en el año siguiente (1997) esta compuesta presentó una floración abundante y normal asociada al hecho de que en éste se registraron algunas lluvias prematuras (37.4 mm de enero a marzo).

En 1997 el 50% de los individuos produjeron flores en tanto que en 1996 sólo el 8% de ellos lo hicieron (Cano-Santana y Castillo, datos no publ.). Drempter y Lakhani (1979) encontraron que las lluvias prematuras de primavera podían incrementar la floración de *Senecio jacobea*. Por otra parte, se ha sugerido que la disponibilidad de nutrientes es un factor clave para el inicio de la floración de *S. jacobea* (Prins *et al.*, 1990) y *S. integrifolius* (Widén, 1991b). En este sentido, el agua del suelo hace posible la absorción de nutrientes por parte de las plantas. Indudablemente, este posible efecto de la humedad y/o de las lluvias tempranas debe ser corroborado para *S. praecox*.

Verbesina virgata no se vio afectada por el ambiente en su producción de estructuras reproductivas. Sin embargo, en el sitio abierto los botones jóvenes duraron más tiempo y las flores maduras duraron menos que en el sitio sombreado. Uno de los factores evidentes en el sitio abierto fue el intenso consumo de botones y flores por el chapulín *S. purpurascens*. Es posible que las plantas de sitios abiertos hayan tenido una respuesta compensatoria a la herbivoría continuando la producción de botones durante un periodo más largo. Asimismo, la menor duración de las flores maduras en los sitios abiertos pudo deberse a la remoción de capítulos por el insecto. No obstante, esto también pudo ser debido a una mayor eficiencia de polinización favorecida por 1] la ausencia de vegetación arbórea que permite un mayor movimiento de polen por el viento, y 2] una mayor actividad de insectos favorecida por las condiciones de luz y temperatura.

Al igual que las plantas de *V. virgata* del sitio abierto, las plantas de esta especie del sitio sombreado y las de *D. coccinea* y *E. petiolare* también presentaron botones jóvenes que experimentaron una alta duración, lo cual provocaba que estuvieran presentes aun después de que concluyera el periodo de flor madura. Es posible que esto se deba a que las plantas producen más estructuras reproductivas de las que los recursos disponibles alcanzan a sostener. Así, cuando coexisten botones jóvenes de desarrollo lento con flores maduras polinizadas, la asignación de recursos por parte de la planta debe favorecer al desarrollo

de las semillas y no a los botones, los que quizás ni siquiera alcancen el estadio de flor madura.

Los resultados obtenidos muestran la existencia de diversas respuestas producidas por los factores ecológicos asociados a la sombra, lo cual se ve reflejado en la biología reproductiva de las plantas. Asimismo, estos datos también sugieren que la distribución en mosaico de la vegetación arbórea tiene efectos detectables sobre la fenología reproductiva y muy probablemente sobre la ontogenia floral y el éxito reproductivo de las plantas de estratos inferiores.

Agradecimientos

El presente estudio fue apoyado por el Proyecto CONACYT No. 400302-5-0202PN. D.M.F.C. fue apoyada con una beca-tesis de Fundación UNAM para la realización de este trabajo. Agradecemos a Teresa Valverde, Yvonne Vargas e Irene Sánchez-Gallén por la revisión del resumen en inglés. Asimismo, agradecemos a dos revisores anónimos por sus sugerencias que mejoraron significativamente este trabajo.

Literatura citada

- Alvim P.T. y Alvim R. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. En: Tomlinson P.B. y Zimmermann M.H. (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, 445-464.
- Benítez G. 1986. *Árboles y Flores del Ajusco*. Instituto de Ecología. México.
- Cano-Santana Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral. UNAM, México, 198 pp.
- Carrillo T.C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM México.
- Castillo S. y Carabias J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología. *Biotica* 7:551-568.
- Crawley M.J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press. Berkeley.
- Daniel W.W. 1978. *Applied Nonparametric Statistics*. Houghton Mifflin. Boston.
- Daubenmire R.F. 1982. *Ecología Vegetal*. Limusa. México.
- Dempster J.P. y Lakhani K.H. 1979. A population model for cinnabar moth and its food plant, ragwort. *Journal of Animal Ecology* 48:143-163.
- Figueroa-Castro D. M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. UNAM, México, 111 pp.
- Grime J.P. 1982. *Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación*. Limusa. México.
- Kochmer J.P. y Handel S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56:303-325.
- Martínez M.M. 1997. Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio, D.F. Tesis profesional. UNAM, México, 82 pp.
- Meave J., Carabias J., Arriaga V. y Valiente-Banuet A. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.) *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México, 91-105.
- Monasterio M. y Sarmiento G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- Opler P.A., Frankie G.W. y Baker H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- Prins A.H., Vrieling K., Klinkhamer P.G.L. y de Jong T.J. 1990. Flowering behaviour of *Senecio jacobea*: effects of nutrient availability and size-dependent vernalization. *Oikos* 59:248-252.
- Rathcke B. y Lacey E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Rzedowski J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN, México, D.F.* 8:59-129.
- Rzedowski J. y Rzedowski G.C. 1985. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. II. Instituto de Ecología y E.N.C.B. México.
- Sánchez, S. O. 1980. *La Flora del Valle de México*. Herrero. México.
- Smith-Ramírez C. y Armesto J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile: ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82:352-365.
- Soberón J.M., De la Cruz M. y Jiménez G. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 17:25-38.
- Stone S.B. 1983. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion of *Asclepias speciosa*. *Ecology* 64:264-273.
- Valiente-Banuet A. y De Luna E. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Botánica Mexicana* 9:13-30.
- Vasek F. y Sauer R. 1971. Season progression of flowering in *Clarkia* sp. *Ecology* 53:1038-1045.
- Widén B. 1991a. Environmental and genetic influences on phenology and plant size in a perennial herb, *Senecio integrifolius*. *Canadian Journal of Botany* 69: 209-217.
- Widén B. 1991b. Phenotypic selection on flowering phenology in *Senecio integrifolius*, a perennial herb. *Oikos* 61:205-215.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Nueva Jersey.