

## Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Angel

Jorge Meave<sup>1</sup>, Julia Carabias<sup>1</sup>, Vicente Arriaga<sup>1</sup> y Alfonso Valiente-Banuet<sup>2</sup>.

1) Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México 04510, D.F., México;

2) Centro de Ecología, UNAM, Ap. Postal 70-275, México, D. F.

### RESUMEN

Durante un año se realizaron observaciones fenológicas bisemanales de 19 especies de plantas abundantes en la comunidad de matorral xerófilo en El Pedregal de San Angel, D.F., México. A pesar del carácter claramente caducifolio de esta comunidad, algunas especies dominantes presentaron hojas durante todo el año. A nivel de la comunidad, la floración tuvo su máximo en la época lluviosa, aunque algunas de las especies que florecen en la temporada seca son muy abundantes. El número de especies fructificando alcanzó un pico al final de la estación lluviosa. La combinación de los patrones de floración y fructificación permitió establecer grupos de especies con estrategias fenológicas semejantes, los cuales en algunos casos parecen estar asociados a otras características de las especies. Este estudio reveló la existencia de lagunas en el conocimiento de los aspectos dinámicos de esta comunidad, y refuerza la necesidad de realizar nuevas investigaciones en este campo.

**PALABRAS CLAVE:** Estacionalidad, Fenología, Floración, Foliación, Fructificación, Matorral xerófilo, Pedregal de San Angel, Ritmos biológicos.

### INTRODUCCION

Las observaciones fenológicas constituyen uno de los enfoques más útiles para conocer la dinámica de las comunidades de plantas, y para acercarse al entendimiento de los factores que influyen en los ritmos biológicos (Smythe, 1970; Frankie, Baker y Opler, 1974; Gentry, 1974; Opler, Frankie y Baker, 1976; Davies, 1976; Foster, 1982, entre otros).

En el caso de comunidades vegetales que se desarrollan sobre ambientes muy hetero-

géneos, por ejemplo sobre corrientes de lava, el estudio de patrones fenológicos presenta particular interés por la posibilidad de que dicha heterogeneidad (que en el caso de los pedregales está determinada por su compleja topografía), influya significativamente sobre el desempeño de las plantas y por lo tanto determine la existencia de una gran variabilidad en las respuestas fenológicas.

En este artículo se presentan observaciones fenológicas cualitativas realizadas en un periodo anual sobre los ritmos de foliación, floración y fructificación de especies vegetales abundantes en la comunidad de matorral xerófilo en el Pedregal de San Angel.

### SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la reserva biológica del Pedregal de San Angel, al sur del Distrito Federal (México), a una altitud aproximada de 2300 m s.n.m. El matorral xerófilo que constituye la vegetación predominante de esta zona y la flora que lo caracteriza fueron descritos en detalle por Rzedowski (1954). Posteriormente se han publicado listados actualizados de la flora de esta comunidad (Alvarez et al., 1986; Valiente-Banuet y de Luna García, 1990). Todos estos trabajos han sido reproducidos en este volumen.

Aunque esta comunidad está ubicada en la parte más húmeda de la Cuenca de México (Rzedowski, 1979a), es notable la pobreza del desarrollo del suelo; por esta razón, la capacidad de retención de agua, y por consecuencia la disponibilidad de este recurso para las plantas, es mucho más baja que en sitios aledaños. Esto puede tener implicaciones sobre el comportamiento fenológico de las plantas, ya que posiblemente

éstas tienen una dependencia más directa de la cantidad de agua recibida en forma de lluvia en las distintas épocas del año. Otras características del suelo citadas por Rzedowski (1954: 66), tales como una textura arenoso-limosa y pobreza en nitrógeno y fósforo, sugieren un ambiente desfavorable para el crecimiento vegetal, aunque esto puede estar compensado por la existencia de un gran porcentaje de materia orgánica.

Rzedowski (1979a) describió el régimen climático de la parte sur de la cuenca de México, y en particular del área que corresponde al Pedregal de San Angel (Rzedowski, 1954). La zona se caracteriza por una estacionalidad térmica poco marcada, aunque se distingue una época de temperaturas más elevadas durante marzo, abril y mayo, antecedida por una época relativamente fría en diciembre, enero y febrero. En contraste, el patrón de la precipitación presenta una estacionalidad muy marcada; la época de lluvias se inicia en forma moderada en mayo y tiene un máximo entre junio y septiembre. En octubre la precipitación desciende notablemente y permanece con valores muy bajos de noviembre a abril. El promedio total anual es de alrededor de 800 mm (Rzedowski, 1979a). La combinación de las variaciones de temperatura y humedad durante el año permitieron dividirlo en tres épocas para fines de la descripción de los patrones fenológicos: lluvias (mayo - octubre), secas de invierno (noviembre - febrero), y secas de primavera (marzo y abril).

## METODOS

La selección de especies se basó en un muestreo de la vegetación realizado previamente por estudiantes de un curso de Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias durante la estación lluviosa (datos no publicados). Se decidió incluir especies abundantes representativas de varias formas de vida y estratos, suponiendo que esto permitiría tener una visión aproximada del comportamiento fenológico global de la comunidad. La muestra incluyó 19 especies pertenecientes a 11 familias, aunque ocho especies son Compositae (Tabla 1). La nomenclatura de las especies está de acuerdo con los tres

volúmenes de la *Flora Fanerogámica del Valle de México*, en particular a las secciones cuyas referencias se incluyen en la Tabla 1. Como todas las especies pertenecen a géneros distintos (aunque algunos de esos géneros tienen otros representantes en la zona de estudio), y con el fin de ser breves, de aquí en adelante las especies serán nombradas únicamente por el epíteto genérico.

A pesar de que todas estas especies están bien representadas en la vegetación, algunas pueden considerarse como verdaderas dominantes estructurales y fisonómicas. Tal es el caso de *Buddleia*, *Cissus*, *Eupatorium*, *Montanoa*, *Muhlenbergia*, *Senecio*, *Schinus* y *Verbena*. Esta última especie no sólo es muy abundante en el Pedregal de San Angel, sino que parece ser la especie más abundante en toda la cuenca del Valle de México (Sánchez Sánchez, 1979).

En el campo se marcaron diez individuos por especie, procurando seleccionar aquellos que tuvieran un aspecto sano y que por su tamaño y/o por su estado fenológico fuera probable o seguro que hubieran alcanzado la madurez reproductiva. Para algunas especies el tamaño muestral se redujo posteriormente debido a la muerte de algunos individuos o por problemas logísticos; en esos casos los patrones se describieron con base en los individuos remanentes.

Las observaciones tuvieron una periodicidad bisemanal, iniciándose en la primera semana de diciembre de 1980, y se continuaron hasta principios de enero de 1982. En cada fecha de observación se examinaron los individuos marcados para determinar la presencia de las tres estructuras de interés: hojas, flores y frutos. Para cada estructura se distinguieron tres estadios de desarrollo: juvenil, maduro y senil. Se consideraron como hojas juveniles aquellas cuyas láminas no se habían expandido totalmente, y como hojas seniles aquellas con aspecto marchito o las que habían perdido una parte considerable de su superficie. El momento de la antesis permitió distinguir entre flores juveniles y maduras; como flores seniles se consideraron las que tuvieran signos de marchitamiento y en las

Tabla 1. Especies seleccionadas para el estudio de patrones fenológicos en el matorral xerófilo del Pedregal de San Angel, México, agrupadas por forma de crecimiento.

Especie (Familia)	Referencia
Arboles de talla mediana	
<i>Buddleia cordata</i> HBK. (Loganiaceae)	Vargas Nicasio (1985)
<i>Bursera cuneata</i> (Schl.) Engl. (Burseraceae)	Arreguín Sánchez (1979)
<i>Schinus molle</i> L. (Anacardiaceae)	Marroquín (1985a)
Plantas arborescentes	
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pavón) HBK. (Hydrophyllaceae)	Ochoa Gaona (1985)
<i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC. (Compositae)	García Pérez (1985)
Arbustos y subarbustos	
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc. ex DC. (Compositae)	Espinoza Garduño (1985a)
<i>Lagascea rubra</i> HBK. (Compositae)	Rzedowski (1985)
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. (Compositae)	Rzedowski (1985)
<i>Verbesina virgata</i> Cav. (Compositae)	Rzedowski (1985)
Trepadoras herbáceas o leñosas (Aunque sea parcialmente)	
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L. (Sapindaceae)	Marroquín (1985b)
<i>Cissus sicyoides</i> L. (Vitaceae)	Calderón de R. (1985)
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth (Dioscoreaceae)	Sánchez Colón (1990)
<i>Metastelma angustifolium</i> Turcz. (Asclepiadaceae)	Stevens (1985)
Hierbas perennes (Incluyendo suculentas y gramonoides)	
<i>Echeveria gibbiflora</i> Cav. (Crassulaceae)	Calderón de R. (1979)
<i>Muhlenbergia robusta</i> (Fourn.) Hitchc. (Graminae)	Herrera y Rzedowski (1990)
<i>Piqueria trinervia</i> Cav. (Compositae)	Espinoza Garduño (1985b)
<i>Rhynchelitrum repens</i> (Willd.) Hubb.	Herrera y Rzedowski (1990)
Hierbas anuales	
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass. (Compositae)	Rzedowski (1985)
<i>Tagetes lunulata</i> Ort. (Compositae)	Rzedowski (1985)

que probablemente ya se había producido la fecundación. En ocasiones éstas últimas se contaban como frutos juveniles, aunque en otros casos en éstos ya habían desaparecido los vestigios de los verticilos florales externos. Como frutos maduros se contaron aquellos que tenían el tamaño y la coloración definitivos, pero en los que no se había realizado la dispersión. Los frutos carnosos parcialmente comidos, así como los frutos secos después de la dehiscencia, fueron contados como frutos seniles. Con frecuencia la categoría senil no se observó para algunas estructuras, y de hecho el valor de la inclusión de este estadio radicó en la posibilidad de verificar la ocurrencia del estadio maduro, especialmente cuando éste

no se registró por haberse presentado entre dos observaciones.

Durante la toma de datos se hizo una ponderación de la representación relativa de cada estadio para cada estructura. Sin embargo, la descripción que se presenta a continuación se basa completamente en la transformación de esta información a datos de presencia/ausencia (ver Apéndice).

## RESULTADOS

### 1. Foliación

La presencia de hojas es constante en esta comunidad vegetal, con una disminución en

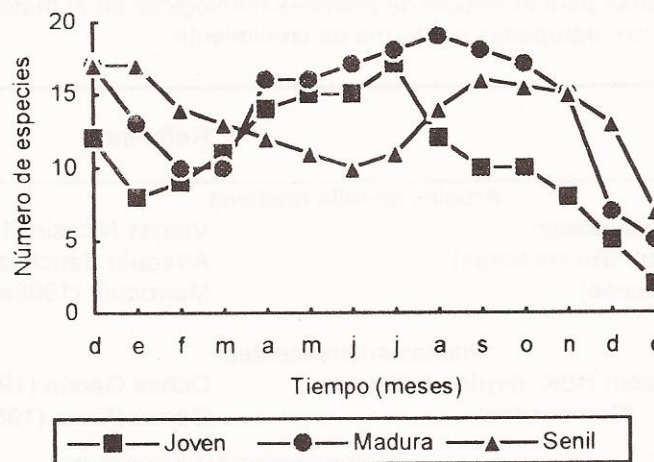


Figura 1. Patrón fenológico de la foliación de 19 especies abundantes en la comunidad de matorral xerófilo en el Pedregal de San Angel, México.

la época de secas, una reactivación al inicio de las lluvias y un máximo en la segunda mitad de las lluvias (Fig. 1). El comportamiento durante las secas invernales de 1980 difirió grandemente con respecto a la misma temporada de 1981; en el primer año la disminución de hojas fue mucho menor que en el segundo año de observación. Se presentó una clara alternancia entre el estadio juvenil, el cual predominó al inicio de las lluvias, y el de hojas seniles, cuya presencia aumentó al final de las lluvias.

Este patrón general resulta de la combinación de los comportamientos individuales de las

especies, de los cuales se reconocieron tres grupos:

a) El primer grupo incluye especies perennifolias que presentan hojas maduras todo el año, o bien que pierden las hojas maduras en algún mes, pero que al ocurrir esto de manera sincrónica con la producción de hojas jóvenes, la planta nunca pierde totalmente el follaje (Fig. 2). Ejemplos de las primeras son *Wigandia*, *Eupatorium* y *Montanoa*, y entre las segundas están *Buddleia*, *Lagascea*, *Cardiospermum*, *Verbesina* y *Echeveria*. Todas estas especies producen hojas jóvenes durante todo el año, aunque

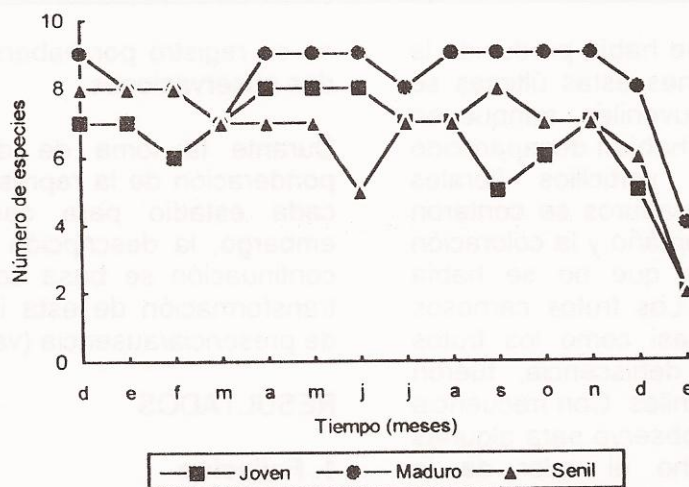


Figura 2. Patrones de foliación de especies perennifolias durante un periodo anual en el Pedregal de San Angel.

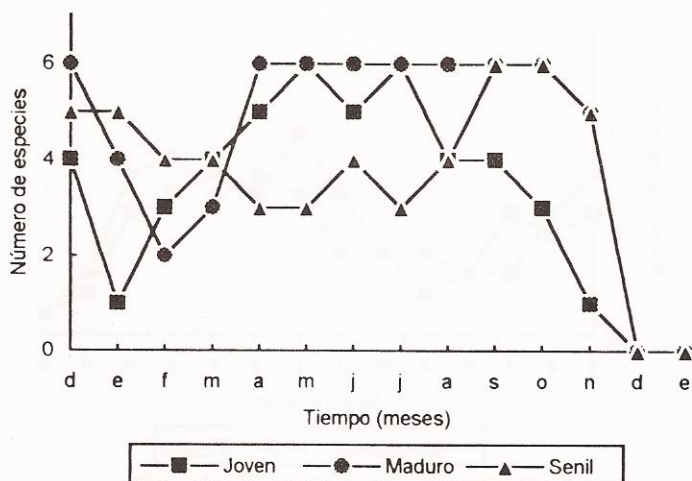


Figura 3. Patrones de foliación de especies brevemente deciduas durante un periodo anual en el Pedregal de San Angel.

en *Lagascea* esto ocurre con menor intensidad durante las lluvias y secas de invierno.

b) Otro grupo está constituido por especies brevemente deciduas, las cuales tiran las hojas en las secas de invierno y lo renuevan en las secas cálidas (Fig. 3). Estas quedan desprovistas de follaje por periodos muy cortos de uno o dos meses cuando mucho. En este grupo se encuentra *Rhynchelitrum*, *Muhlenbergia*, *Piqueria*, *Senecio* y *Cissus*.

c) Un tercer grupo, el más estacional, comprende especies deciduas por periodos largos, es decir, que pierden las hojas por seis o más meses (Fig. 4). En este grupo se ubican cuatro especies: *Bursera*, que tiene

hojas durante la época de secas cálidas y las lluvias; *Dioscorea*, que sólo las presenta durante tres meses al inicio de las lluvias; y *Tagetes* y *Florestina*, las cuales tienen hojas durante toda la estación lluviosa. Cabe aclarar que esta última es una planta anual.

## 2. Floración

La fig. 5 muestra los comportamientos de la floración de las 19 especies analizadas. Hay un claro aumento en la época de lluvias, particularmente de flores jóvenes al inicio de este periodo y de maduras hacia el final del mismo. La menor cantidad de flores ocurre en la época de sequía; sin embargo, durante todo el año fue posible encontrar alguna

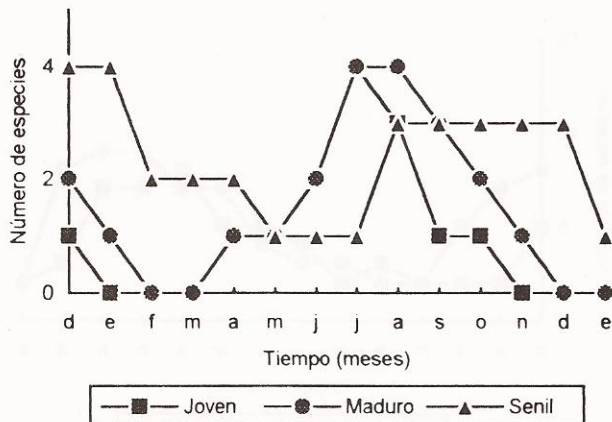


Figura 4. Patrones de foliación de especies deciduas durante un periodo anual en el Pedregal de San Angel.

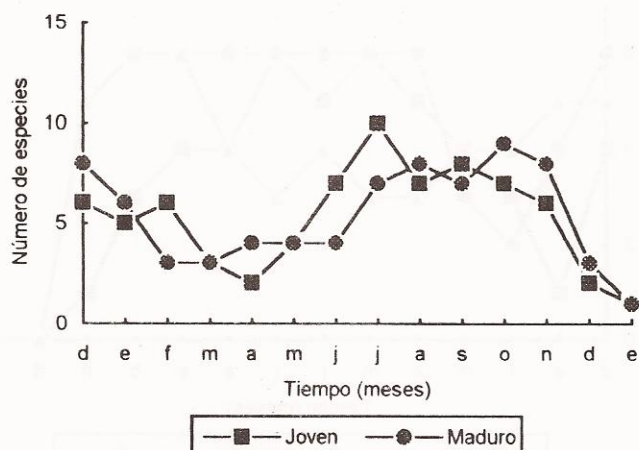


Figura 5. Patrón fenológico de la floración de 19 especies abundantes en la comunidad de matorral xerófilo en el Pedregal de San Angel, México.

especie con flor. Al igual que en el caso de las hojas, el número de especies floreciendo en las secas de invierno de 1980 - 1981 fue mayor que en las del periodo correspondiente a 1981 - 1982.

En la Tabla 2 se presentan los comportamientos individuales de la floración para cada especie. El patrón general está dado por la secuencia de grupos de especies con diferentes comportamientos, de la siguiente manera: un primer grupo florece en las secas (*Senecio* y *Eupatorium*), y éste es seguido por otros que lo hacen al inicio de las lluvias (*Bursera* y *Cissus*), durante las lluvias (*Buddleia*, *Cardiospermum*, *Florestina*, *Montanoa*, *Rhynchelitrum* y *Dioscorea*), al final de esta estación (*Tagetes*, *Muhlenbergia* y *Piqueria*, aunque en esta última la floración se

prolongó en 1980), al final de las lluvias e inicio de secas invernales (*Lagascea* y *Verbesina*), durante las secas de invierno (*Wigandia* y *Echeveria*), y durante las secas de primavera y lluvias (*Metastelma* y *Schinus*, aunque en ambas especies las flores jóvenes aparecieron desde las secas invernales).

### 3. Fructificación

En la Fig. 6 se presenta el comportamiento de la fructificación del conjunto de especies. La mayor actividad ocurrió hacia el final de las lluvias y principio de las secas invernales. Nuevamente se hizo evidente la diferencia de una mayor presencia de frutos en el primer periodo de observación de las secas invernales (1980 - 1981) que en el segundo (1981 - 1982).

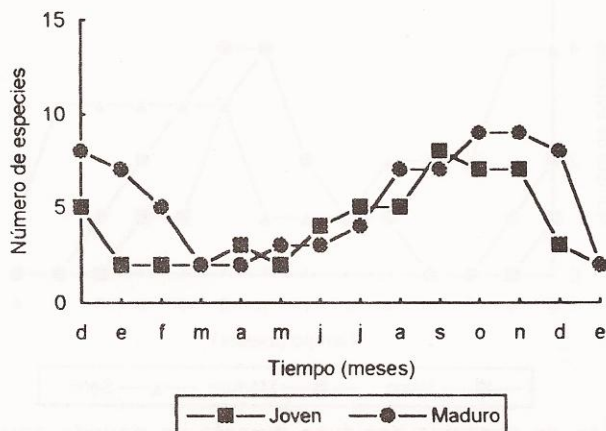


Figura 6. Patrón fenológico de la fructificación de 19 especies abundantes en la comunidad de matorral xerófilo en el Pedregal de San Angel, México.

Tabla 2. Grupos de especies formados con base en las semejanzas en su fenología floral. En la parte de abajo se muestra la secuencia de floración para las especies más abundantes. Simbología: j = sólo se observaron flores en estadio juvenil (botón); m = sólo se observaron flores en estadio maduro; x = se observaron flores en ambos estadios.

Especie	1980					1981					1982			
	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
Todas las especies														
<i>Senecio praecox</i>			j	m	m	m								
<i>Eupatorium petiolare</i>		j	x	m	m									
<i>Bursera cuneata</i>							x	x	j					
<i>Cissus sicyoides</i>							j	x	x					
<i>Buddleia cordata</i>									j	x	x	m	m	m
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	j	j	j				j	x	x	x	x	x		
<i>Florestina pedata</i>	m	m						x	x	x	x	m		
<i>Montanoa tomentosa</i>								j	x	m	m			
<i>Rhynchelitrum repens</i>	m	m					j	x	m	m	m			
<i>Dioscorea galeottiana</i>								j	x					
<i>Tagetes lunulata</i>	x	m								j	x	x		
<i>Muhlenbergia robusta</i>										j	x	m		
<i>Piqueria trinervia</i>	m									j	x	m		
<i>Lagascea rubra</i>	x									j	x	x	m	
<i>Verbesina virgata</i>	m										j	x	x	
<i>Wigandia urens</i>	x	x	x										x	
<i>Echeveria gibbiflora</i>	x	m										j	x	x
<i>Metastelma angustifolium</i>		j	j	j	x	x	x	x	x	x				
<i>Schinus molle</i>	j	x	x	x	x	x	x	x	x					

Secuencia para las especies más abundantes

<i>Schinus molle</i>	j	x	x	x	x	x	x	x	x					
<i>Eupatorium petiolare</i>		j	x	m	m									
<i>Senecio praecox</i>			j	m	m	m								
<i>Cissus sicyoides</i>							j	x	x					
<i>Buddleia cordata</i>								j	x	x	m	m	m	
<i>Montanoa tomentosa</i>								j	x	m	m			
<i>Verbesina virgata</i>	m										j	x	x	

En la Tabla 3 se presenta la fructificación de cada especie. Al igual que en el caso de la floración, se reconoció una secuencia de comportamientos representados por distintos grupos de especies. Así, existen especies características de las secas de primavera (*Eupatorium*, *Senecio* y *Wigandia*), de lluvias (*Metastelma*, *Bursera*, *Cissus* y *Schinus*), de fin de lluvias, generalmente prolongándose hasta las secas de invierno (*Cardiospermum*, *Florestina*, *Rhynchelitrum*, *Montanoa*, *Buddleia*, *Tagetes*, *Lagascea*, *Piqueria* y *Muhlen-*

*bergia*), y de secas invernales (*Echeveria*, *Verbesina* y *Dioscorea*).

## DISCUSION

A pesar de que la descripción de patrones fenológicos se basó en una fracción pequeña de la flora de la comunidad (ca. 6%), la gama de formas de vida representadas y el hecho de que éstas sean las especies más abundantes en sus distintas categorías, apoyan la idea de que los patrones descritos reflejan

Tabla 3. Grupos de especies formados con base en las semejanzas en su fenología de fructificación. Simbología: j = sólo se observaron frutos en estadio juvenil; m = sólo se observaron frutos en estadio maduro; x = se observaron frutos en ambos estadios.

Especie	1980					1981					1982			
	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
<i>Eupatorium petiolare</i>				x	m									
<i>Senecio praecox</i>					x	x								
<i>Wigandia urens</i>			j	j	j	m								
<i>Metastelma angustifolium</i>					j	j	j	j	x	x				
<i>Bursera cuneata</i>						x	x	x	m	m				
<i>Cissus sicyoides</i>							x	x	m	x	m			
<i>Schinus molle</i>							x	x	x	x	x			
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	m							x	x	x	x	x		
<i>Florestina pedata</i>	x	x							x	x	x	x		
<i>Rhynchelitrum repens</i>	x	x	x						x	x	x	m	m	
<i>Montanoa tomentosa</i>										x	m	m		
<i>Buddleia cordata</i>	m	m	m							x	m	m	m	
<i>Tagetes lunulata</i>											x	x	m	
<i>Lagascea rubra</i>	x	m	m	m							x	x	x	
<i>Piqueria trinervia</i>	x	m	m								j	x	m	
<i>Muhlenbergia robusta</i>												x	m	
<i>Echeveria gibbiflora</i>												j	x	x
<i>Verbesina virgata</i>	x	m	m										x	x
<i>Dioscorea galeottiana</i>	m	m											m	m

más o menos fielmente el comportamiento fenológico general de la comunidad. Sin embargo, es probable que una descripción basada en la totalidad de las especies, o en una muestra mucho más grande, revelaría nuevos patrones y aportaría información ecológica valiosa, por ejemplo en la evaluación de la disponibilidad de las plantas como recurso para los animales.

A nivel de la comunidad, un resultado interesante de este estudio es la presencia de hojas en las distintas épocas del año. Rzedowski (1954: 73) enfatizó el carácter caducifolio de esta comunidad, estimando que 95 de cada 100 visitantes del Pedregal se llevan la impresión de que es un sitio yermo en la prolongada temporada de sequía. Si bien los datos aquí presentados refuerzan esta idea, no se puede pasar por alto que incluso en la época de secas de invierno, la de menor presencia de hojas, algunas especies tienen hojas maduras, es decir, el carácter caducifolio de esta comunidad no es tan marcado como el de otras comunidades de zonas tropicales secas.

Un fenómeno semejante se encontró para el caso de la floración. Las gráficas de comportamiento general de la comunidad muestran claramente que este evento tiene una intensidad diferencial a lo largo del año, con un pico muy marcado en la estación lluviosa. Sin embargo, este pico solo indica que muchas especies están floreciendo, pero no necesariamente provee información sobre la cantidad de flores disponibles para animales consumidores de "productos" florales. Es innegable que el verano lluvioso es una época de intensa floración en esta comunidad; no obstante, las especies que florecen durante las secas (*Eupatorium*, *Senecio*, *Cissus*, *Buddleia*, *Montanoa*, *Verbesina*) son muy abundantes, de modo que una ponderación de la floración con la abundancia relativa de las especies podría llevar a la conclusión de que la disponibilidad de flores para la fauna que depende de ellas quizá no sea tan baja en los meses en los que el número de especies en flor es pequeño (Tabla 2, parte baja).

La observación combinada de la temporalidad de la floración y la fructificación (Tablas



2 y 3) sugiere la existencia de grupos de especies que comparten patrones de fenología reproductiva. En algunos casos, las especies de un grupo comparten otras características ecológicas. Por ejemplo, *Senecio* y *Eupatorium*, ambas de la familia de las comuestas y con síndrome de dispersión anemócora, conforman un grupo cuya reproducción, incluyendo tanto la floración como la fructificación, ocurre totalmente durante la época caliente y seca de la primavera. De manera similar, *Bursera* y *Cissus* representan una estrategia que consiste en presentar la floración al inicio de las lluvias, y la fructificación durante las lluvias. Esto podría estar relacionado con adaptaciones a un ambiente mucho más cálido, ya que se ha sugerido que ambas especies parecen ser reliquias de épocas con un clima más cálido que el presente (Rzedowski, 1979b), además de que ese comportamiento ha sido descrito con frecuencia para especies de comunidades tropicales secas (Baker, Frankie y Opler, 1974; Arriaga, 1991).

La pareja formada por *Lagascea* y *Verbesina*, ambas pertenecientes también a la familia Compositae, con síndrome de polinización entomófilo y dispersión anemócora, florecen y fructifican en un periodo corto que va del final de las lluvias al inicio de las secas de invierno. Otro grupo más está representado por *Tagetes*, *Muhlenbergia* y *Piqueria*, todas ellas especies que completan su reproducción al final de las lluvias (aunque en *Piqueria* la fructificación se prolonga un poco más, hasta el periodo seco).

En contraste, existe al menos un grupo más o menos bien definido fenológicamente, pero cuyas especies no parecen compartir otras características ecológicas, morfológicas o taxonómicas; tal es el caso de *Buddleia*, *Cardiospermum*, *Florestina* y *Rhynchelitrum*, las cuales florecen en la estación lluviosa y fructifican desde el inicio de las lluvias hasta la época fría de secas de invierno. Aparte de tener todas ellas diásporas dispersadas por viento, estas especies no tienen mucho en común en términos de sus síndromes de polinización, preferencias de microhábitat o relaciones biogeográficas.

En general, en virtud de la información disponible en este momento, parece que una conclusión sobre si estas características constituyen una causa de la semejanza fenológica, o si no tienen relación con ésta, sería prematura. Por otra parte, estos resultados sí permiten concluir de manera más o menos clara que muchas especies con un mismo síndrome de polinización o dispersión (p. ej. las especies entomófilas o las anemócoras) pueden tener patrones fenológicos muy desfasados en el tiempo, lo que sugiere que el acoplamiento con el régimen climático no es tan estrecho. La asincronía entre la maduración de diásporas anemócoras y la presencia de vientos fuertes no es un fenómeno exclusivo de este tipo de comunidad, ya que ha sido también observado en una selva húmeda de baja altitud (Foster, 1982) y en una comunidad tropical de dunas costeras (Castillo y Carabias, 1982).

Las observaciones fenológicas realizadas durante el periodo de estudio permiten vislumbrar grandes diferencias de comportamiento fenológico entre años subsecuentes. Esto se desprende de que los patrones fenológicos durante diciembre y enero, meses que fueron muestreados dos veces, son absolutamente distintos. Aparentemente el invierno de 1980 - 1981 se caracterizó por una actividad vegetal mucho más intensa que el invierno de 1981 - 1982. El análisis de las variables climáticas (temperatura y precipitación) particulares para el periodo de estudio no arrojó información que permitiera explicar estas enormes diferencias, de modo que por el momento sus causas permanecen como una incógnita. Desafortunadamente el estudio fue interrumpido antes de tener réplicas del comportamiento fenológico para otras épocas del año, lo que hubiera permitido determinar la constancia de dichas diferencias. Esto es relevante porque 1981 fue un año particularmente lluvioso, acumulándose en total 1033 mm de lluvia, mientras que en 1980 el total anual fue de 772 mm, valor más cercano al promedio anual. No solamente la diferencia fue por la cantidad de lluvia, sino también por su distribución temporal; en 1981 no se registró ningún mes de sequía absoluta (incluso en marzo hubo algunos eventos de lluvia), y la precipitación de junio, que fue el

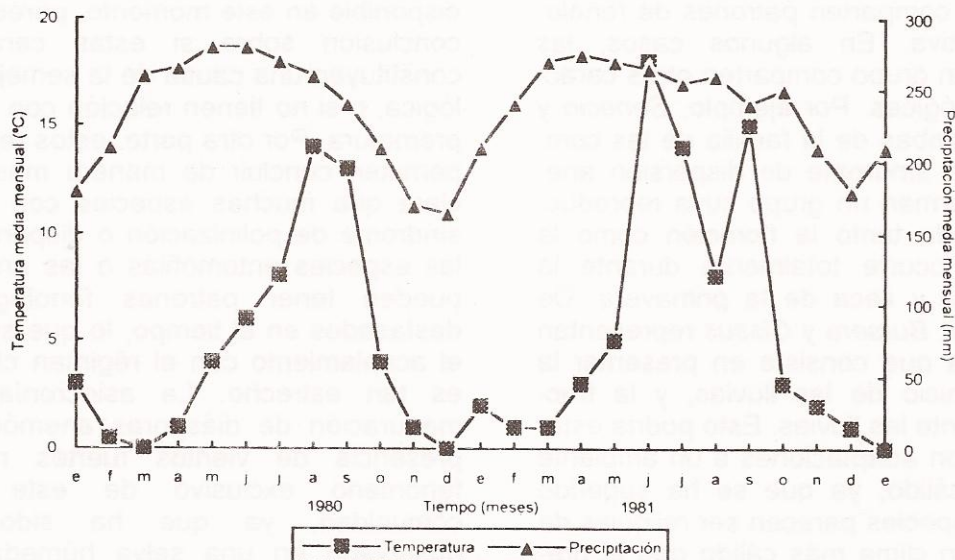


Figura 7. Climograma para el Pedregal de San Angel correspondiente al periodo enero 1980 - enero 1982.

mes más lluvioso, triplicó el valor registrado en el mismo mes el año anterior (Fig. 7).

A pesar de los indicios de estas diferencias y a nivel muy general, es notable la buena coincidencia entre los patrones fenológicos encontrados en este trabajo con los descritos por Rzedowski (1954: 79) décadas antes. Este autor indica que la actividad de las plantas se inicia a fines de mayo, y que durante los tres meses siguientes aumenta continuamente el número de especies en desarrollo. La época de mayor reproducción la ubica en septiembre y octubre, época en la que empieza a decrecer sensiblemente la actividad fotosintética, pero para algunas especies la producción de frutos puede prolongarse durante noviembre, diciembre y enero. La falta de actividad vegetal desde febrero hasta mayo sólo encuentra una excepción importante en la reproducción de muchos árboles y arbustos en esta época, de lo cual *Senecio* constituye el ejemplo más conocido en este estudio.

La obra florística de Sánchez Sánchez (1979) sobre el Valle de México incluye información sobre la fenología floral para un gran número de especies. En general, los periodos de producción de flores observados en el presente estudio son más cortos que los indicados por él, quizá porque sus datos de

alguna manera incorporan la variabilidad interanual de este proceso. Además, hay dos puntos interesantes que vale la pena resaltar. En primer lugar, muchas de las especies para las que dicho autor no provee información se reproducen durante la época de sequía, ya sea en el invierno o en la primavera (p. ej. *Eupatorium*, *Echeveria*). En este sentido, este trabajo permite complementar algunos de los huecos de información en esa obra.

El otro punto es que para las especies de las que sí indica un periodo de floración, las observaciones sobre la temporalidad de este evento realizadas en este estudio en ocasiones no coinciden con las indicadas por este autor. Por ejemplo, según sus anotaciones, *Wigandia* florece de julio a septiembre, mientras que en este estudio se determinó que su floración ocurrió entre diciembre y febrero. (En realidad él distingue dos especies: *Wigandia caracasana* HBK. y *W. kunthii* Choisy, que tienen el mismo comportamiento fenológico, pero el tratamiento sistemático más reciente considera a ambos nombres como sinónimos de *W. urens* (Ruiz & Pavón) HBK; Ochoa Gaona, 1985). De manera similar, él menciona que *Schinus* florece de marzo a mayo, pero aquí se registró un periodo mucho más largo de floración para esta especie.

Reconociendo el gran valor de las descripciones generales gruesas de la fenología de la comunidad vegetal del Pedregal de San Angel que se habían realizado anteriormente (p. ej. Rzedowski, 1954 y trabajos citados por él), este trabajo constituye el primer intento de ofrecer una descripción más formal y sistemática de estos procesos. Sin embargo, es evidente que la información aquí presentada no es suficiente todavía, y que hace falta dedicar más esfuerzos para este tipo de estudios. Así se podrían entender mejor las relaciones entre la dinámica de la vegetación en este sitio y los factores que la controlan,

además de que ese tipo de datos constituirían una base más sólida para diferentes estudios sobre aspectos dinámicos, en particular de las poblaciones de animales que dependen de las plantas que crecen en esta comunidad.

#### AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue posible gracias a la valiosa colaboración de varias personas durante el trabajo de campo. Agradecemos especialmente a Javier Alvarez, Dolores Nava, Fuensanta Rodríguez y Carolina Tovar.

#### REFERENCIAS

- Alvarez Sánchez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava Fernández, C. Tovar y A. Valiente (1986) *Proyecto para la Creación de una Reserva en el Pedregal de San Angel*. 2a reimp. Cuadernos de Ecología No. 1. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Arreguín Sánchez, M.L. (1979) Burseraceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen I* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 374-376, Compañía Editorial Continental, México D.F.
- Arriaga, V. (1991) *Fenología de doce especies de la Montaña de Guerrero: elementos para su manejo en una comunidad campesina*. Tesis (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Calderón de Rzedowski, G. (1979) Crassulaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen I* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 238-254, Compañía Editorial Continental, México D.F.
- Calderón de Rzedowski, G. (1985) Vitaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 52-55, Instituto de Ecología, México D.F.
- Castillo, S. y J. Carabias (1982) Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biótica*, 7: 551-568.
- Davies, S.V. (1976) Studies of the flowering season and fruit production of some arid zone shrubs and trees in Western Australia. *Journal of Ecology*, 64: 665-687.
- Espinoza Garduño, J. (1985a) Eupatorium. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 467-468, Instituto de Ecología, México D.F.
- Espinoza Garduño, J. (1985b) Piqueria. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 450-465, Instituto de Ecología, México D.F.
- Foster, R. (1982) The seasonal rhythm of fruitfall of Barro Colorado Island. *The ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-term Changes* ( eds. E.G. Leigh, A. Stanley Rand y D.M. Windsor), pp. 151-172. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

Frankie, G.W., H.G. Baker y P. A. Opler (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-920.

García Pérez, J. (1985) Senecio. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 596-614, Instituto de Ecología, México D.F.

Gentry, A.H. (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.

Herrera, Y. y J. Rzedowski (1990) Graminae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen III* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 34-173, Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Mich.

Ochoa Gaona, S. (1985) Hydrophyllaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 262-263, Instituto de Ecología, México D.F.

Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker (1976) Rainfall as a factor in the release, tuning and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3: 231-236.

Marroquín, J.S. (1985a) Anacardiaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 36-38, Instituto de Ecología, México D.F.

Marroquín, J.S. (1985b) Sapindaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 44-46, Instituto de Ecología, México D.F.

Rzedowski, J. (1954) Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela de Ciencias Biológicas I.P.N. México*, 8: 59-129.

Rzedowski, J. (1979a) Clima. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen I* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 27-36, Compañía Editorial Continental, México D.F.

Rzedowski, J. (1979b) Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen I* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 37-41, Compañía Editorial Continental, México D.F.

Rzedowski, J. (1985) Compositae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 429-641, Instituto de Ecología, México D.F.

Sánchez Sánchez, O. (1975) *La Flora del Valle de México*. 5a ed., Herrero, México, D.F.

Sánchez Colón, S. (1990) Dioscoreaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen III* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 321-323, Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Mich.

Smythe, N. (1966) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist*, 104: 25-35.

Stevens, W.D. (1985) Asclepiadaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 228-241, Instituto de Ecología, México D.F.

Valiente-Banuet, A. y E. de Luna García (1990) Una lista actualizada para la reserva del Pedregal de San Angel, México D.F. *Acta Botánica Mexicana*, 9: 13-30.

Vargas Nicasio, A.A. (1985) Loganiaceae. *Flora Fanerogámica del Valle de México, Volumen II* (eds. J. Rzedowski y G. Calderón de Rzedowski), pp. 212-215, Instituto de Ecología, México D.F.

APENDICE. Observaciones fenológicas para 19 especies en el matorral xerófilo del Pedregal de San Angel. La información se presenta desglosada por estructura (H = hojas; F = flores; Fr = frutos) y por estadio de desarrollo (j = juvenil; m = maduro; s = senil). Los asteriscos indican escasa presencia de la estructura en el estadio correspondiente.

*Buddleia cordata*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	x	x	x	*	*	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	*	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	*	*	*	*	*
Fj	*							x	x	x	*	*		
Fm	*	*						x	x	x	x	*		
Fs	x	x	x	x					x	x	x	x		
Frj	*	*	*						x					
Frm	x	x	x	*					x	x	x	x	*	
Frs	x	x	x	x	x	x	*				x	x	x	

*Cissus sicyoides*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x						x	x	x	x	x	x		
Hm	x	*					x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x									*	x	x	x
Fj								x	x	x				
Fm									x	x				
Fs										x	x	x	x	x
Frj									x	x	*	x		
Frm									x	x	x	x	x	*
Frs												x	x	*

*Bursera cuneata*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj							x	x	x	x				
Hm	x						x	x	x	x	x	x		
Hs	x	x							x	x	x	x	x	x
Fj							*	x	x	x				
Fm							*	x	x	*				
Fs									x	x	x			
Frj							*	*	*					
Frm							*	*	*	*	*			
Frs										*	*			

*Dioscorea galeottiana*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj									x	x	x			
Hm									x	x	x			
Hs	x	x	x	x	x						x	x	x	x
Fj											x	x		
Fm											x			
Fs	x	x	x								x	x	x	x
Frj											*			
Frm	x	x												
Frs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	

*Cardiospermum halicacabum*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	x	x	x	x	x	x	*	*	*	*	x	
Hm	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Hs	*	*	*				x	x	x	x	x	x	x	
Fj	x	x	x				x	x	x	x	x	x		
Fm							*	x	x	x	x	x		
Fs								x	x	x	x			
Frj	*							x	x	x	x	x		
Frm	x	*						x	x	x	x	x		
Frs	x	x	x	x	x	x		x	x	x	*	*		

*Echeveria gibbiflora*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	*	*	*	x	x		x		x	x	*	*
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Fj	x	*											x	x
Fm	x	x											x	x
Fs	*	x	x	x	x	x	x	x					x	x
Frj													x	x
Frm													x	x
Frs														x

*Eupatorium petiolare*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	x	*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x	*	x	x	x	x	x	x	x
Fj		x	x											
Fm			x	x	x									
Fs				x	x	*								
Frj				x	*									
Frm				x	x									
Frs				x	x	x	x	x	x					

*Metastelma angustifolium*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x									x	x	
Fj			x	x	x	x	x	x	x	x				
Fm				x	x	x	x	x	x					
Fs					*					x	x	x		
Frj						x	x	x	x	x	x			
Frm									*	x	x			
Frs	x	x	x	*					*	*	x	x	x	

**Florestina pedata**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Hj								x	x				
Hm								x	x	x	x		
Hs	x	x							x	x	x	*	
Fj								x	x	x	x		
Fm	x	x						x	x	x	x	x	
Fs	x	x	x						x	x	x	x	
Frj	x	x							x	x	x	x	
Frm	x	x							x	x	x	x	
Frs	x	x	x										

**Montanoa tomentosa**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Hj	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	*			x	*	x	x	x	x	x
Fj									x	x	*		
Fm										x	x	x	*
Fs	*	*							x	x	x	x	x
Frj											x	*	*
Frm											x	x	x
Frs	x	x	x	*							x	x	x

**Lagascea rubra**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Hj	*	*	*	x	x	x	x	*	*	*	*	*	*
Hm	x	x	x	*	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	*	x	x	x	x	x	x	x
Fj	x							*	x	x	x	*	
Fm	x							*	*	x	x	x	
Fs	x	x	x	x	x				*	x	x	x	
Frj	x							*	x	x	x		
Frm	x	x	x	*				*	x	x	x		
Frs		x	x	x	x	x				x	x		

**Muhlenbergia robusta**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj		*	x	x	x	x	x	x	*	x	x			
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	*
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Fj											x	x		
Fm												x	x	
Fs	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x
Frj												*	x	
Frm												*	x	x
Frs			x	x	x	x	x						x	x

**Piqueria trinervia**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	*	*	x	x	x	x	x	x	x	x			
Hm	x	x			x	x	x	x	x	x	x			
Hs	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	
Fj									x	x				
Fm	x									x	x			
Fs	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x	x
Frj	x									x	x	*		
Frm	x	x	x								x	x		
Frs	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x	x

**Senecio praecox**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Hj	x		x	x	x	x	*	x	x	*			
Hm	x		*	x	x	x	x	x	x	x	x		
Hs	x							x	x	x	x	x	x
Fj				x	x								
Fm				x	x	x							
Fs					x	x							
Frj								x	x				
Frm								x	x				
Frs								x	x				

**Rhynchelitrum repens**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	*	*	*	*	*	x	x	x	*		*			
Hm	x	x	*		x	x	x	x	x	x	x			
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Fj							x	x	*					
Fm	x	x					x	x	x	x	*			
Fs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Frj	x	x	x					x	x	x				
Frm	x	x	x					x	x	x	x			
Frs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

**Tagetes lunulata**

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x								x	x	x	x	*	
Hm	x	x							x	x	x	x	x	
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x
Fj	x	*									x	x	x	
Fm	x	x										x	x	*
Fs	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x
Frj													x	x
Frm													x	x
Frs	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x

*Schinus molle*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x								
Fj	x	x	x	x	x	x	x	x						
Fm		x	x	x	x	x	x	x						
Fs		x	x				x	x						
Frj							x	x	x	x				
Frm							x	x	x	x				
Frs							x	x	x					

*Verbesina virgata*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e
Hj		*	*	x	x	x	x	x	x	*	*	x		
Hm	x	x	*		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x				*	x	x	x	x
Fj	*											x	x	x
Fm	x											x	x	
Fs	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x
Frj	x											*	x	x
Frm	x	x	x										x	x
Frs	x	x	x	x	x	x							x	x

*Wigandia kunthii*

	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n
Hj	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hm	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hs	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Fj	x	x	x									x
Fm	x	x	x									
Fs	x	x	x	x	x	x						
Frj		x	x	x								
Frm							x					
Frs							x					

Legenda

Legenda

Faint table with multiple columns and rows, likely a legend or data table.

Faint table with multiple columns and rows, likely a legend or data table.

Legenda

Faint table with multiple columns and rows, likely a legend or data table.