



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i69.1176>

Artículo

Fenología reproductiva de árboles en una zona montañosa del occidente de México

Reproductive phenology of trees in a mountainous area of western Mexico

Lizbeth Zárate Cuevas¹, Nora M. Núñez López¹, Ramón Cuevas Guzmán^{1*}, José Guadalupe Morales Arias¹, Enrique Valente Sánchez Rodríguez¹, Luis Guzmán Hernández¹, José Arturo Solís Magallanes¹

Abstract

Knowledge of the flowering and fruiting patterns of tree species is important, given their relationship with pollinators and dispersers and because they are indicative of the best dates for collecting flowers and fruits for taxonomic and reproductive purposes. Therefore, the flowering and fruiting patterns of the tree species of the *Las Joyas* Scientific Station and adjacent areas in the *Sierra of Manantlán* in the state of *Jalisco* were analyzed, and their correlation with precipitation, temperature, insolation, relative humidity and evaporation was researched. Herbarium specimens with flowers and fruits collected from 1985 and deposited in the ZEA Herbarium of the University of *Guadalajara* were reviewed. The descriptive statistics of the data were performed using histograms. One way variance analysis was performed in search of differences between flowering and fruiting periods and Pearson's correlations in order to determine the relationships between flowering and fruiting and environmental variables. The highest richness of flowering and fruiting species was found to occur during the dry season of the year. The type of vegetation that registered the most species was the cloud forest, a plant community whose flowering and fruiting pattern conforms to the general pattern of all taxa. The richness of flowering and fruiting tree species exhibited a negative and significant correlation with relative humidity and precipitation, the most important environmental variables.

Key words: Cloud forest, relative humidity, *Jalisco*, precipitation, *Sierra of Manantlán*, vegetation.

Resumen

El conocimiento de los patrones de floración y fructificación de las especies arbóreas es de importancia por la relación que presentan con polinizadores, dispersores y su contribución para conocer las mejores fechas de recolecta de flores y frutos con propósitos taxonómicos y reproductivos. Por lo anterior, se analizaron los patrones de floración y fructificación de las especies arbóreas de la Estación Científica Las Joyas y áreas aledañas en la sierra de Manantlán en el estado de Jalisco; y se indagó su correlación con la precipitación, temperatura, insolación, humedad relativa y evaporación. Se revisaron ejemplares de herbario con flores y frutos recolectados a partir de 1985 que forman parte del acervo del Herbario ZEA de la Universidad de Guadalajara. Se realizó la estadística descriptiva de los datos mediante histogramas; además se hicieron análisis de varianza de una vía en busca de diferencias entre los períodos de floración y fructificación, y correlaciones de *Pearson* para determinar las relaciones entre la floración y fructificación con las variables ambientales. Se registró que la mayor riqueza de especies en floración y fructificación se presentó en la estación seca del año. El tipo de vegetación con más especies fue el bosque mesófilo de montaña y el patrón de floración y fructificación en esta comunidad vegetal se ajustó al patrón general de todos los taxones. La riqueza de especies arbóreas en floración y fructificación tuvo correlación negativa y significativa con la humedad relativa y la precipitación, las variables ambientales de mayor importancia.

Palabras clave: Bosque mesófilo, humedad relativa, Jalisco, precipitación, sierra de Manantlán, vegetación.

Fecha de recepción/Reception date: 10 de junio de 2021

Fecha de aceptación/Acceptance date: 12 noviembre de 2021

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. México.

*Autor para correspondencia; correo-e: rcuevas@cucsur.udg.mx

Introducción

Algunos autores documentan que las poblaciones y especies de plantas han desarrollado mecanismos de respuesta a señales ambientales que estimulan el desarrollo de las estructuras vegetativas y reproductivas (Hamann, 2004; Elzinga *et al.*, 2007), y que en su conjunto generan el comportamiento a nivel de comunidad. Los detonantes ambientales a los que responden los patrones de floración y fructificación de los taxones arbóreos son variados y diferentes en función del ecosistema de que se trate; pues mientras que en las zonas templadas, las especies responden a factores evidentes como el fotoperiodo y la temperatura (Tooke y Battey, 2010; Diez *et al.*, 2012), en las regiones tropicales lo hacen a la variación de la humedad atmosférica y del suelo, así como a la incidencia de la radiación solar (Hamann, 2004; Ochoa *et al.*, 2008).

La presencia del agua, a través de la precipitación pluvial, ejerce una fuerte influencia sobre la fenología en los ecosistemas tropicales, pero su efecto tiene distinto grado de importancia en aquéllos con alto contenido de humedad y en los secos; además, es relevante cómo se distribuye la humedad en el año, lo cual genera comportamientos fenológicos diferenciados en los ecosistemas (Acevedo y Hernández, 2013).

Hay coincidencia en señalar que procesos evolutivos complejos han llevado a que las especies coincidan en sus tiempos de floración, en respuesta a factores ambientales que incrementen las probabilidades de su reproducción; entre ellos, factores abióticos como la precipitación, temperatura, fotoperiodo y factores bióticos como la presencia de polinizadores, herbívoros, etc. (Janzen, 1967).

En los bosques neotropicales estacionales secos y húmedos, se observa una tendencia a la concentración de la riqueza y abundancia de la floración de las especies arbóreas en la época de estiaje o periodos de menor humedad (Janzen, 1967; Williams y Meave, 2002; Cortés-Flores *et al.*, 2019), patrón que también se registra en México

para algunos bosques mesófilos de montaña (Hernández y Carreón, 1987; Solórzano *et al.*, 2010); aunque para algunos bosques templados neotropicales el fotoperiodo es uno de los elementos de mayor influencia en la fenología floral de los taxones leñosos (Cortés-Flores *et al.*, 2015).

La producción de frutos, se espera que ocurra cuando se presentan las mejores condiciones de humedad en el suelo para las diásporas, lo cual propicia que las semillas germinen y crezcan lo suficiente en su parte subterránea y aérea que les permita su supervivencia durante la primera temporada seca del año (van Schaik *et al.*, 1993; Hamann, 2004; Zimmerman *et al.*, 2007). Algunos patrones observados en la fructificación a nivel de comunidad, en los bosques tropicales secos, es que un conjunto de especies fructifican en la interfase de la estación seca-lluvias (Smythe, 1970), las cuales germinan en la estación lluviosa inmediata (taxones con semillas recalcitrantes); mientras que en otras, la fructificación ocurre al final de la temporada de lluvias y sus diásporas, las cuales, por lo general, tienen mecanismos de latencia de meses (especies con semillas ortodoxas), germinan hasta la siguiente temporada húmeda o en las posteriores (González *et al.*, 2016; Topete *et al.*, 2020).

En bosques tropicales, con poca o nula estacionalidad, los patrones de floración y fructificación de las especies arbóreas parece responder a la incidencia de radiación solar (Hamann, 2004; Zimmerman *et al.*, 2007); mientras que, en los bosques templados mexicanos se observa que la longitud del día tiene un efecto positivo sobre la fenología floral (Cortés-Flores *et al.*, 2015).

Entender el comportamiento de la floración y fructificación en los diferentes ecosistemas contribuye a explicar los patrones que rigen la distribución y abundancia de grupos de animales (Newstom *et al.*, 1994); además, es de relevancia para determinar la época óptima de recolección de diásporas con fines de propagación (Brennan, 1996; Ochoa *et al.*, 2008).

El propósito de la presente investigación fue describir la fenología reproductiva, floración y fructificación, a nivel de comunidad, de las especies arbóreas existentes

en una zona montañosa del Occidente de México con alta heterogeneidad ambiental; para ello, se atendieron las siguientes preguntas: ¿Cómo varía la floración y fructificación de las especies arbóreas dentro del ciclo anual a nivel de comunidad?; ¿Existen diferencias en los patrones de floración y fructificación entre las comunidades vegetales existentes y con la altitud del terreno?; ¿Existe alguna correlación entre los patrones de floración y fructificación con la temperatura, precipitación, evaporación, humedad relativa y la radiación solar?

Materiales y Métodos

Área de estudio

La investigación se realizó en una zona montañosa de la Sierra Madre del Sur, un área que comprende un cuadrángulo de 6 × 6 km, con una superficie de 3 600 ha y un gradiente altitudinal de 1 500 a 2 250 msnm. El cuadrángulo se localiza entre los 19°34'14"-19°37'30" N y 104°14'49"-104°18'16" O, en los municipios Autlán de Navarro y Cuautitlán de García Barragán del estado de Jalisco; y dentro de sus límites se ubica la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) (Jardel *et al.*, 2004). La ECLJ es un predio propiedad del Gobierno del estado de Jalisco, forma parte de la zona núcleo Manantlán-Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco (Jardel *et al.*, 2004). El centro de la ECLJ se sitúa 22 km al sur-sureste de la ciudad de Autlán de la Grana, 17 km al este de Casimiro Castillo y 52 km al norte del puerto de Manzanillo.

La vegetación corresponde a bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de *Pinus* (BP), bosque de *Quercus* (BQ), bosque de galería (BG), bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ), vegetación secundaria (VS), renuevo de pino (RP), pastizal y agricultura (PA) y afloramiento de rocas y erosión (RE) (Jardel *et al.*, 2004). Desde 1985, la ECLJ ha estado exenta de disturbios como la agricultura, ganadería y aprovechamientos forestales; sin embargo, eventualmente ocurren algunos incendios superficiales y la incidencia de ciclones como Jova y Patricia en el 2011 y 2015, respectivamente. El clima es marcadamente estacional, con una estación fría que comprende los meses

de octubre a enero, una seca de febrero a mayo y una lluviosa, de junio a septiembre. Con los registros climáticos de los últimos 30 años, la media anual de temperatura y precipitación han sido de 15.5 °C y 1 663 mm, respectivamente; de acuerdo con información de la estación metereológica del lugar (Figura 1).

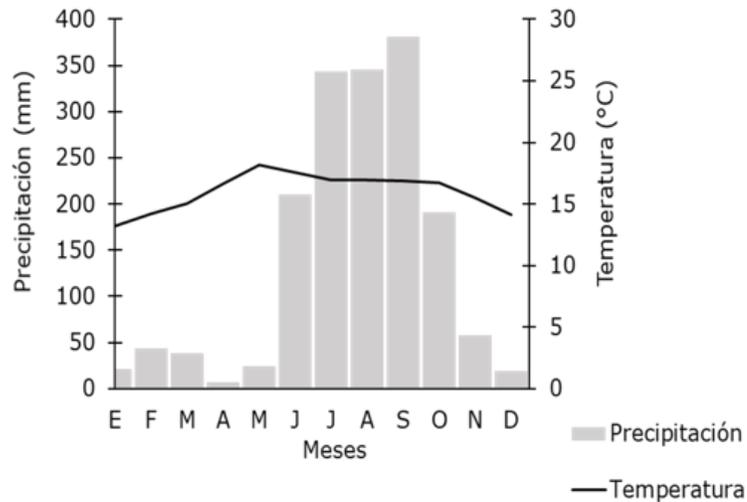


Figura 1. Climograma de la ECLJ, construido con información de 1993-2019, registrada en la estación climatológica de la Estación, ubicada a 1 850 msnm.

Obtención de los datos

Los especímenes disponibles en herbarios han sido fuente de información para estudios fenológicos (Borcher, 1996; Solórzano *et al.*, 2010; Tooke y Battey, 2010). En el caso de la ECLJ y áreas aledañas, se ha realizado una recolección continua de material botánico desde 1984 hasta la fecha, material que forma parte del acervo del Herbario ZEA del Centro Universitario de la Costa Sur, y que representa una colección de especies arbóreas cercana a los 3 000 ejemplares. En la ECLJ también se tiene una estación climatológica, ubicada a 1 850 m de altitud, en la cual desde 1993 se registra información continua del área. Tanto las recolectas de ejemplares, como la

información climatológica en el área permite, con cierto grado de confianza, realizar una investigación como la que se presenta en este documento.

Se llevó a cabo una revisión exhaustiva de los especímenes de herbario de especies arbóreas recolectadas en la ECLJ y áreas aledañas. Se consideraron como individuos en floración, los ejemplares con flores bien desarrolladas, con pétalos abiertos y anteras expuestas (Tooke y Battey, 2010); mientras que, los individuos en fructificación fueron aquellos con frutos bien desarrollados, maduros o muy cercano a ello. Con la información disponible en las etiquetas de los ejemplares de herbario se integró una base de datos mensual en Excel, que incluyó: género, especie, familia, fecha de recolecta, presencia de flor o fruto, tipo de vegetación (BMM, BP, BPQ, BQ, BG, VS) y altitud. Se consideraron los tipos de vegetación indicados, porque son los referidos en las etiquetas de los ejemplares de herbario. Los ejemplares cuyas recolectas presentaban flores, frutos o ambos y que se realizaron durante la primera semana o última del mes, se incluyeron en el mes previo o posterior, para tener una mejor representación en los periodos fenológicos. La nomenclatura de las especies se basó en la publicación de Cuevas *et al.* (2021).

Análisis de datos

La base de datos en Excel se pasó al programa *InfoStat*, en el cual se hicieron los análisis estadísticos (Di Rienzo *et al.*, 2019). La estadística descriptiva se efectuó mediante histogramas. Se aplicaron análisis de normalidad de los datos con la prueba de *Shapiro-Wilks* y las pruebas de homogeneidad de varianza a través del procedimiento de *Kolmogorov Smirnov* (Di Rienzo *et al.*, 2019). Para analizar la variación de la floración y fructificación de las especies arbóreas se utilizaron análisis de varianza de una vía. Se realizó una prueba de significancia de *Duncan a posteriori* entre pares de medias para determinar las diferencias entre ellas, se consideró como significativa una $p \leq 0.05$. Para el análisis de los patrones de floración y fructificación, se consideraron tres estaciones: la fría que comprendió de octubre a enero, la seca de febrero a mayo y la estación de lluvias, de junio a septiembre.

Se calculó un promedio mensual de los valores de las variables climáticas registradas en la estación meteorológica de la ECLJ como insolación promedio (hr dia^{-1}), temperatura media ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa (%), evaporación (mm) y precipitación (mm). La relación entre cada una de estas variables y el número de especies en floración y fructificación se obtuvo por medio de correlaciones de *Pearson*.

Resultados

Floración y fructificación de las especies arbóreas a nivel de comunidad

De los 3 000 ejemplares examinados, solo 1 724 reunieron los criterios para considerarse en floración o fructificación, de acuerdo con lo definido en el método. Se registraron 124 especies, 96 géneros y 49 familias de especies arbóreas. Las familias con más ejemplares fueron Fagaceae con 181 (10.50 %), Solanaceae 130 (7.54 %), Fabaceae 102 (5.92 %), Malvaceae 88 (5.10 %) y Betulaceae 74 (4.29 %). La floración de los taxones arbóreos del área de estudio presentó un patrón de distribución bimodal, con un pico de floración de marzo-mayo y otro de noviembre-enero; con un notable decremento en el número de especies de agosto a octubre, aunque hubo taxones floreciendo todo el año (Figura 2). En relación con la fructificación, presentó su mayor riqueza de febrero a julio, con una disminución de agosto a noviembre, pero durante el año siempre hubo taxones en fructificación (Figura 2).



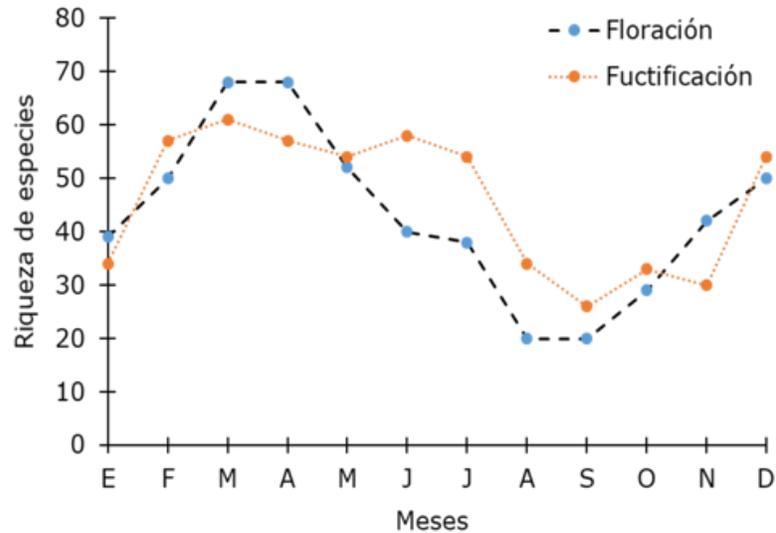
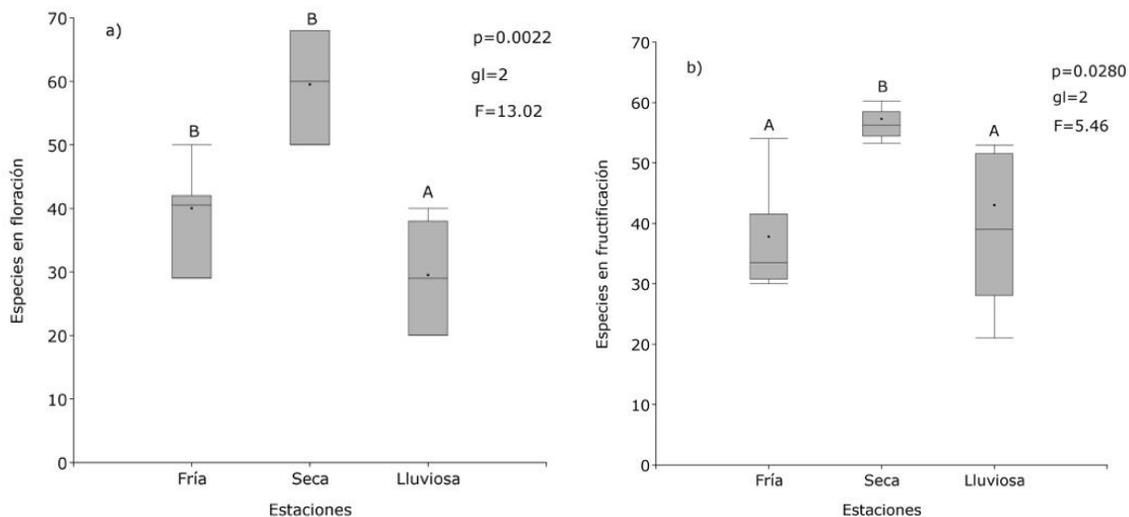


Figura 2. Riqueza de especies en floración y fructificación en el año.

La riqueza de especies en floración fue mayor en la estación seca, no hubo diferencias estadísticas significativas con la estación fría, aunque sí con la estación lluviosa ($F=13.02$, $gl=2$, $p\leq 0.0022$) (Figura 3a). La mayor riqueza de especie en fructificación se presentó en la estación seca y fue estadísticamente diferente a la fría y la lluviosa ($F=5.46$, $gl=2$, $p\leq 0.0280$) (Figura 3b).



Letras diferentes indican diferencias significativas a una $p\leq 0.05$.

Figura 3. a. Riqueza de especies en floración por estación; b. Riqueza de especies en fructificación por estación.

Patrones de floración y fructificación por comunidades vegetales

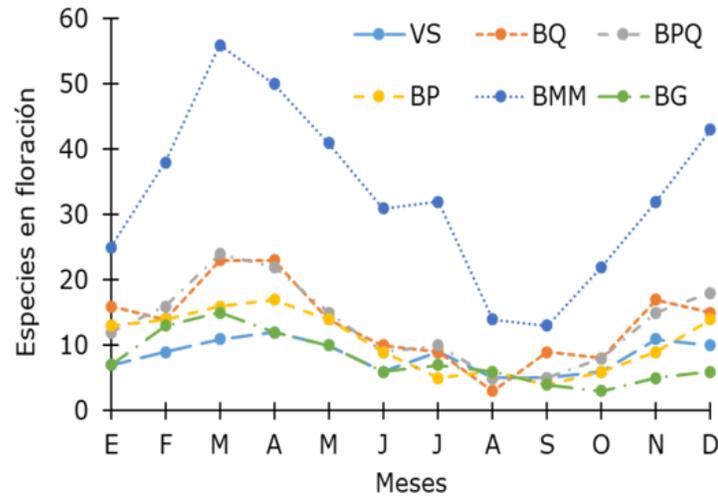
El BMM fue la comunidad con mayor registro de ejemplares en floración y fructificación; y donde se identificó la riqueza más grande de familias, géneros y especies; mientras que, la menor riqueza de taxones y de ejemplares se observó en el BG (Cuadro 1).

Cuadro 1. Registro de ejemplares por comunidades vegetales y su riqueza de taxones.

Vegetación	Eflores	Efrutos	Especies	Géneros	Familias
BG	94	77	41	38	28
VS	101	92	46	39	26
BP	127	148	63	48	31
BPQ	159	118	64	49	26
BQ	161	168	76	54	32
BMM	397	383	115	91	47

BG = Bosque de galería; VS = Vegetación secundaria; BP = Bosque de *Pinus*; BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*; BQ = Bosque de *Quercus*; BMM = Bosque mesófilo de montaña (BMM); Eflores = Ejemplares registrados con flores; Efrutos = Ejemplares registrados con frutos.

El patrón de floración por comunidades vegetales fue el registrado para las especies de árboles en su conjunto. Hay una concentración de la riqueza de especies floreciendo para los meses de febrero a mayo y otra de noviembre a diciembre, con algunas pequeñas variantes en el BP, en el cual la floración presentó un notorio incremento de diciembre a marzo; mientras que, en el BQ el primer pico de floración se observó de marzo a abril y el segundo de noviembre a enero (Figura 4).

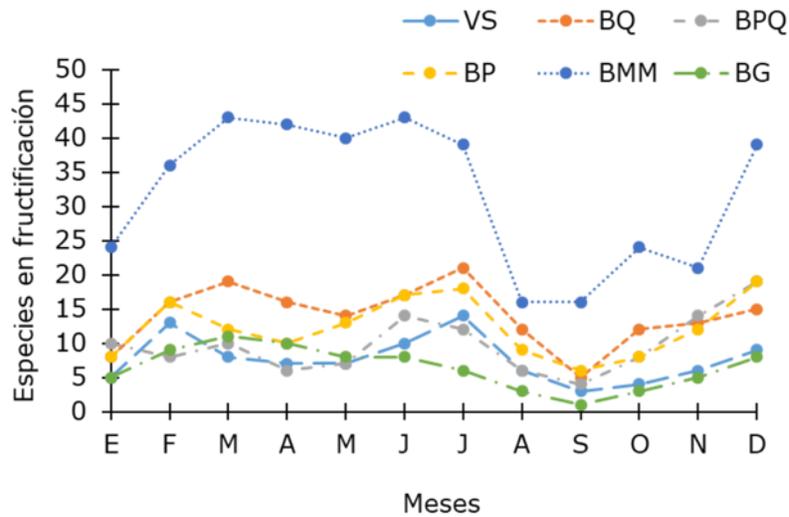


VS = Vegetación secundaria; BQ = Bosque de *Quercus*; BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*; BP = Bosque de *Pinus*; BMM = Bosque Mesófilo de Montaña; BG = Bosque de galería.

Figura 4. Patrones de floración por comunidades vegetales.

La fructificación por comunidad vegetal es un poco más heterogénea en su comportamiento, tiende al patrón que presentó la fructificación de todas los taxones. Se observó una mayor riqueza de especies en fructificación de febrero a julio, con una disminución de agosto a octubre y un incremento en noviembre y diciembre (Figura 5).





VS = Vegetación secundaria; BQ = Bosque de *Quercus*; BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*; BP = Bosque de *Pinus*; BMM = Bosque Mesófilo de Montaña; BG = Bosque de galería.

Figura 5. Patrones de fructificación por comunidades vegetales.

Patrones de floración y fructificación en relación a variables ambientales

Los patrones de floración estuvieron correlacionados en forma negativa y estadísticamente significativa con la humedad relativa ($r = -0.91$ $p \leq 0.0001$) y la precipitación ($r = -0.79$ $p \leq 0.0003$). No se obtuvo una relación significativa con la temperatura, evaporación y la insolación (Cuadro 2). La fructificación, sin ser significativa evidenció una fuerte correlación negativa con la humedad relativa ($r = -0.58$ $p \leq 0.0561$) y también una disminución en la riqueza de especies en fructificación con el incremento de la precipitación (Cuadro 2).

Cuadro 2. Correlaciones entre los patrones de riqueza de especies en floración y fructificación; riqueza de especies por comunidades vegetales con variables ambientales.

	Temperatura		Evaporación		Precipitación		Humedad relativa		Insolación	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Flor	-0.40	0.194	0.16	0.628	-0.79	0.0003	-0.91	<0.0001	-0.06	0.8523
Fruc	0.15	0.636	0.37	0.242	-0.41	0.187	-0.58	0.0561	0.33	0.2889

Floración por comunidad vegetal

VS	-0.34	0.277	-0.01	0.984	-0.72	0.0078	-0.75	0.0046	-0.16	0.6118
BQ	-0.52	0.084	-0.03	0.933	-0.81	0.0015	-0.88	0.0002	-0.31	0.3293
BPQ	-0.52	0.086	-0.02	0.945	-0.82	0.0010	-0.90	0.0001	-0.26	0.4189
BP	-0.60	0.038	-0.01	0.987	-0.91	<0.0001	-0.97	<0.0001	-0.25	0.4357
BMM	-0.36	0.247	0.14	0.655	-0.74	0.0063	-0.84	0.0006	-0.04	0.9079
BG	-0.40	0.204	0.30	0.346	-0.55	0.0664	-0.86	0.0004	0.10	0.7674

Fructificación por comunidad vegetal

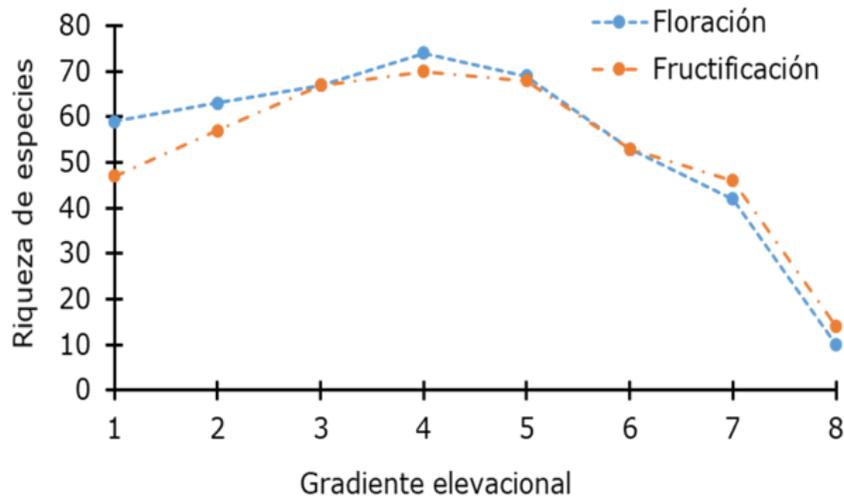
VS	-0.17	0.598	0.05	0.868	-0.05	0.8688	-0.12	0.7100	0.26	0.4233
BQ	0.01	0.970	0.23	0.474	-0.19	0.5602	-0.29	0.3566	0.36	0.2544
BPQ	-0.35	0.262	-0.53	0.075	-0.29	0.3545	0.06	0.8531	-0.33	0.2973
BP	-0.17	0.605	-0.08	0.808	-0.19	0.5630	-0.07	0.8238	0.12	0.7052
BMM	-0.12	0.713	0.36	0.256	-0.47	0.1261	-0.58	0.0469	0.31	0.3284
BG	-0.37	0.231	0.20	0.527	-0.69	0.0127	-0.82	0.0012	0.08	0.8028

Flor = Riqueza de especies en floración; Fruc = Riqueza de especies en fructificación; VS = Vegetación secundaria; BQ = Bosque de *Quercus*; BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*; BP = Bosque de *Pinus*; BMM = Bosque mesófilo de montaña; BG = Bosque de galería; *r* = Correlación; *p* = Valor de *p*.

Los patrones de floración presentaron una correlación negativa y significativa con la humedad relativa y la precipitación en las comunidades vegetales, con excepción del BG en donde se registró una disminución de la riqueza de especies en floración; aunque la correlación no fue significativa (Cuadro 2). La fructificación solo mostró una correlación negativa y significativa en el BG con la precipitación; y en el BMM y BG con la humedad relativa (Cuadro 2).

Patrones de floración y fructificación a través del gradiente altitudinal

La riqueza de especies en floración y fructificación fue mayor entre los 1 700 y 2 000 m de altitud, con una caída muy notoria arriba de los 2 100 m (Figura 6).



1 = 1 500-1 600; 2 = 1 600-1 700; 8 = 2200-2300 msnm.

Figura 6. Distribución de las especies por gradiente altitudinal.

Discusión

Algunos autores han documentado (Williams y Meave, 2002; Solórzano *et al.*, 2010) las limitaciones del uso de ejemplares de herbario en los estudios de fenología reproductiva, entre ellas la falta de un registro de la intensidad de las fenofases, de las abundancias de los individuos en floración o fructificación, o bien esta es muy limitada y diferenciada entre las especies; además de que, se requiere de recolectas abundantes y continuas en un área a través de varios años para tener una buena representación de la fenología de las especies. Con excepción de las dos primeras limitaciones, la recolecta continua de material botánico por más de 30 años en la ECLJ

y áreas aledañas permite tener un buen grado de confianza en los patrones de fenología reproductiva determinados a nivel de comunidad y por tipos de vegetación. Las 124 especies de árboles registradas para la ECLJ representan 27 % de esta forma biológica en la sierra de Manantlán (Vázquez *et al.*, 1995). Las familias con más ejemplares en floración o en fructificación correspondieron con aquellas de mayor riqueza de especies de árboles en la ECLJ (Cuevas *et al.*, 2004; Cuevas *et al.*, 2021). El patrón de floración registrado en la ECLJ, con una mayor riqueza de especies arbóreas floreciendo en la temporada seca (figuras 2, 3a), se ajusta a lo citado para bosques tropicales estacionales, húmedos y en bosques templados (Janzen, 1967; Reich y Borchert, 1984; Wright y van Schaik, 1994; Moore, 2008; Ochoa *et al.*, 2008; Cortés-Flores *et al.*, 2015), así como en bosques mesófilos de México (Hernández y Carreón, 1987; Solórzano *et al.*, 2010). Patrón atribuible a que durante este período las especies están en menor actividad fotosintética, después de la temporada de lluvias previa que permitió la acumulación de reservas (Singh y Kushwaha, 2006); además, también es cuando se presenta menor incidencia de plagas por insectos (Wright y van Schaik, 1994).

Hay otro conjunto de factores que pudiesen influir, algunos de ellos señalados por otros autores (Janzen, 1967; Moore, 2008), entre ellos: la abundancia de algunos grupos de polinizadores, principalmente abejas; la carencia o disminución de hojas hace las flores más visibles a los polinizadores; las flores no caen, ni disminuyen su concentración de néctar por las lluvias. La importancia del grupo de los insectos como polinizadores parece tener sustento, ya que con base en la información disponible (Cuevas *et al.*, 2021), en función de los tipos de flores, se sugiere que 74 % de las especies arbóreas del área presentan síndromes de polinización entomófila, 21 % anemófila y 5 % ornitófila.

La fructificación presenta su mayor riqueza de febrero a julio, coincidiendo con la mayor parte de la temporada de estiaje y el inicio de la temporada de lluvias, con una notoria disminución en los meses con mayor precipitación (figuras 2, 3b); patrón previamente registrado (Hamann, 2004; Cornejo e Ibarra, 2007; Solórzano *et al.*,

2010). Este se ha explicado como lógico, en el sentido de que la producción de frutos en la temporada seca e inicio de lluvias minimiza la exposición de las semillas a los depredadores y provee tiempo para que las diásporas germinen y el establecimiento de las plántulas ocurra con más éxito, ya que se aprovecha la humedad disponible en el ambiente durante el corto temporal de lluvias, sobre todo la del suelo (Hamann, 2004; Singh y Kushwaha, 2006).

Las especies que presentan sus picos de fructificación a finales del periodo de lluvias posiblemente tienen diásporas con periodos de latencia, lo cual permitiría que sean viables hasta la próxima temporada de lluvias.

Dado que la riqueza de especies en floración y fructificación en los meses con menos riqueza no es menor a 20 (Figura 2), a pesar de que el área presenta una clara temporada estacional de lluvias y secas, así como un periodo frío, se considera que hay condiciones de mayor humedad en el ambiente que las existentes en las regiones tropicales secas, lo cual genera condiciones para la presencia de especies con estructuras reproductivas a lo largo del año; esto coincide con lo registrado en otros trabajos para México, en los que la vegetación predominante es el bosque mesófilo de montaña (Hernández y Carreón, 1987; Solórzano *et al.*, 2010).

Es importante considerar que en las comunidades vegetales del área, la presencia de materia orgánica en el suelo debe contribuir al mantenimiento de la humedad edáfica, lo cual genera condiciones para que las especies arbóreas sean perennifolias o caducifolias por periodos cortos, con la existencia de cierto grado de actividad fotosintética; por lo que se observan especies con flores y frutos durante todo el año.

El repunte en la floración y fructificación en la riqueza de especies que se observa de octubre a diciembre (Figura 2) podría corresponder con una disminución en la precipitación que inicia a partir de octubre (Figura 1). La disminución en la riqueza de especies en floración y fructificación en enero sería el resultado de una baja en la temperatura, o una menor incidencia de recolecta de ejemplares en ese mes.

La riqueza de especies en floración y fructificación fue mayor en el BMM (figuras 4, 5; Cuadro 1), lo cual se esperaba, si se considera que en esta comunidad vegetal se registra la mayor riqueza de especies arbóreas (Cuevas *et al.*, 2004; Cuevas *et al.*, 2021). El patrón de la floración y fructificación es acorde con lo esperado y refleja el comportamiento de la fenología reproductiva de la flora arbórea completa de la ECLJ. Las explicaciones a este patrón serían las indicadas previamente para el conjunto de las especies de árboles del área.

La humedad relativa y la precipitación fueron los dos factores ambientales con mayor influencia sobre la floración, los cuales parecen ser señales a las que responden las especies disminuyendo su floración (Cuadro 2). La explicación para ello, es que estos factores ambientales tienen influencia tanto en las flores, como en la actividad de los polinizadores (Janzen, 1967). Mayor humedad y agua implican más dificultad para la actividad de los polinizadores, ya que se obstaculiza su movilidad; además hay una disminución en la recompensa de las flores al diluirse el néctar y disminuir su calidad nutricional; también, se reduce la cantidad de flores por impacto de las gotas y el incremento de su peso con el agua; asimismo hay más nubosidad y por consiguiente menos horas luz, lo cual disminuye sus actividades (Janzen, 1967).

Las variables temperatura, evaporación y la insolación parecen no fluctuar mucho en el área, y no mostraron relación significativa con la riqueza de floración, contrario a las evidencias registradas en otras regiones (Siegmund *et al.*, 2016) (Cuadro 2).

La riqueza de especies en fructificación mostró una clara tendencia a disminuir con el incremento en la humedad relativa ($p \leq 0.0561$) y con el incremento de la precipitación, lo cual es coincidente con lo indicado en la literatura (Cornejo e Ibarra, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2012); y que se atribuye al hecho de que las especies maximizan el tiempo de disponibilidad de humedad para que las diásporas germinen y tenga lugar el establecimiento de las plántulas (Janzen, 1967).

La riqueza de especies en floración y fructificación fue mayor entre los 1 700 y 2 000 m de altitud, con una disminución muy notoria arriba de los 2 100 m, lo cual responde a un efecto de área, ya que 67 % de la superficie de la ECLJ se ubica en el intervalo altitudinal de 1 700-2 000 m, y <1 % por arriba de los 2 200 m (Figura 6).

Conclusiones

Los patrones de floración y fructificación de las especies arbóreas del área de estudio son coincidentes con lo registrado para los bosques tropicales secos, los húmedos con cierto grado de estacionalidad en su precipitación y los bosques templados húmedos de México, así como en otras regiones de Centroamérica.

La condición de estacionalidad más importante a la que parecen responder la fenología reproductiva de los árboles de la ECLJ está determinada por la humedad relativa y la precipitación; pero a pesar de ello, siempre hay especies con flores o frutos todo el año.

En el área de estudio, factores ambientales como la temperatura, la insolación y la evaporación no varían mucho a través del año y sus efectos sobre los patrones de fenología reproductiva de las especies arbóreas parecen no tener mucha influencia.

Para un mayor entendimiento de los patrones fenológicos de las especies de plantas en la ECLJ es necesario analizar la fenología reproductiva de arbustos y herbáceas e incluir en el análisis los síndromes de polinización y dispersión de las especies.

Agradecimientos

Al personal de la ECLJ por su ayuda en el trabajo de campo y por proporcionarnos la información climatológica del área. El proyecto recibió recursos financieros de la Universidad de Guadalajara, a través de los programas PRO-SNI y Fortalecimiento de Institutos, Centros y Laboratorios de Investigación; del Consejo Nacional de Ciencia

y Tecnología mediante el Sistema Nacional de Investigadores; y de la Secretaría de Educación Pública, a través de los programas PIFI, PROFEXCE y apoyo a la consolidación de Cuerpos Académicos.

Conflicto de intereses

Los autores manifiestan no tener ningún conflicto de interés.

Contribución por autor

Lizbeth Zárate Cuevas: integración de bases de datos, análisis de los datos y escritura de los resultados; Nora M. Núñez López y Ramón Cuevas Guzmán: diseño de la investigación, análisis de datos y escritura de los resultados; José Guadalupe Morales Arias: integración de bases de datos, análisis de datos y elaboración de gráficos; Enrique Valente Sánchez Rodríguez: análisis de datos y escritura de resultados; Luis Guzmán Hernández: identificación y manejo de ejemplares de herbario, integración de bases de datos y revisión del manuscrito; José Arturo Solís Magallanes: análisis de datos, revisión de ejemplares de herbario y revisión del manuscrito.

Referencias

- Acevedo, J. A. A. y G. M. V. Hernández. 2013. Fenología de ambientes tropicales en el marco de la teledetección. *GeoFocus* 13 (2): 195-211. <http://www.geofocus.org/index.php/geofocus/article/view/294> (14 de abril de 2021).
- Borcher, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology* 12 (1): 65-80. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467400009317>.

Brennan, K. 1996. Flowering and fruiting phenology of native plants in the Alligator Rivers Region with particular reference to the Ranger uranium lease area. Supervising Scientist Report 107. Barton, Canberra, Australia. 40 p.

Cornejo T., G. and G. Ibarra M. 2007. Plant reproduction phenology in a temperate forest of the monarch butterfly biosphere reserve, Mexico. *Interciencia* 32 (7): 445-452. <http://www.redalyc.org/pdf/339/33932704.pdf> (10 de mayo de 2021).

Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio and G. Ibarra-Manríquez. 2012. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology Management* 289: 445–454. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.038>.

Cortés-Flores, J., G. Cornejo-Tenorio and G. Ibarra-Manríquez. 2015. Flowering phenology and pollination syndromes in species with different growth forms in a Neotropical temperate forest of Mexico. *Botany* 93: 1-7. Doi: <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0218>.

Cortés-Flores, J., G. Cornejo-Tenorio, L. A. Urrea-Galeano, E. Andresen, A. González-Rodríguez and G. Ibarra-Manríquez. 2019. Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia* 189 (1): 159-169. Doi:<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z>.

Cuevas G., R., S. Koch, E. García M., N. M. Núñez L. y E. J. Jardel P. 2004. Flora vascular de la Estación Científica las Joyas. *In*: Cuevas G., R. y E. J. Jardel P. (eds.). *Flora y vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jal., México. pp. 119-176.

Cuevas, G., N. M. Nuñez L. y E. V. Sánchez R. 2021. Flora arbórea de la Estación Científica Las Joyas y áreas adyacentes en la Sierra de Manantlán, México. Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jal., México. 456 p.

Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo. 2019. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar> (18 de abril de 2021).

- Diez, J. M., I. Ibáñez, A. J. Miller R., S. J. Mazer, T. M. Crimmins, M. A. Crimmins, C. D. Bertelsen and D. W. Inouye. 2012. Forecasting phenology: from species variability to community patterns. *Ecology Letters* 15 (6): 545-553. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01765.x>.
- Elzinga, J. A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis and G. Bernasconi 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (8): 432-439. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>.
- González E., A. R., I. De la Cruz C., M. Castro M. y C. A. Riley S. 2016. Estrategias fenológicas de especies de *Annona* en una selva baja caducifolia de Chiapas, México. *Botanical Sciences* 94 (3): 531-541. Doi: <https://doi.org/10.17129/botsci.645>.
- Hamann, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* 92 (1): 24-31. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>.
- Hernández, H. M. y Y. Carreón A. 1987. Notas sobre la ecología reproductiva de árboles en un bosque mesófilo de montaña en Michoacán, México. *Botanical Sciences* (47): 25-35. Doi:<https://doi.org/10.17129/botsci.1329>.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1967.tb03416.x>.
- Jardel P., E. J., E. Ezcurra, R. Cuevas G., A. L. Santiago P. y P. Cruz C. 2004. Vegetación y patrones de paisaje. *In*: Cuevas G., R. y E. J. Jardel P. (eds.). Flora y vegetación de la Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jal., México. pp. 119-176.
- Moore, P. D. 2008. Tropical forest. Fact on File, Inc. Nueva York, NY, USA. 245 p.
- Newstom, L. E., G. W. Frankie and H. G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology base on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26 (2): 141-159. Doi: <https://doi.org/10.2307/2388804>.

Ochoa G., S., I. Pérez H. y B. H. J. de Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56 (2): 657-673. Doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5615>.

Reich, P. B. and R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72 (1): 61-74. Doi:<https://doi.org/10.2307/2260006>.

Siegmund, J., M. Wiedermann, J. Donges and R. Donner. 2016. Impact of temperature and precipitation extremes on the flowering date of four German wildlife shrub species. *Biogeosciences* 13: 5541-5555. Doi: <https://doi.org/10.5194/bg-5541-2016>.

Singh, K. P. and C. P. Kushwaha. 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* 97: 265-276. Doi:<https://doi.org/10.1093/aob/mcj028>.

Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* 104 (935): 25-35. Doi:<https://doi.org/10.1086/282638>.

Solórzano, S., L. Ávila, S. Castillo, J. A. Meave y G. Ibarra M. 2010. Fenología de los árboles del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. *In: Pérez, F., M. A., C. Tejeda C. y E Silva R. (eds.). Los bosques mesófilos de montaña en Chiapas: situación actual, diversidad y conservación. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chis., México. pp. 121-160.*

Tooke, F. and N. H. Battey. 2010. Temperate flowering phenology. *Journal of Experimental Botany* 61 (11): 2853-2862. Doi:<https://doi.org/10.1093/jxb/erg165>.

Topete C., C., R. Cuevas G., E. V. Sánchez R., A. Moreno H., J. G. Morales A. y N. M. Núñez L. 2020. Estructura poblacional y hábitat de un árbol tropical con frutos comestibles, *Annona purpurea* (Annonaceae), en el occidente de México. *Revista de Biología Tropical* 68 (4): 1171-1184. Doi:<https://doi.org/10.15517/rbt.v68i4.42195>.

van Schaik, C. P., J. W. Terborgh and S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377. Doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002033>.

Vázquez G., J. A., R. Cuevas G., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán H. 1995. Flora de Manantlán. Botanical Research Institute of Texas. Fort Worth, TX, USA. 312 p.

Williams L., G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. *In*: Guariguata, M. y G. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica. pp. 407-431.

Wright, S. J. and C. P. van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143: 192-199. Doi:<https://doi.org/10.1086/285600>.

Zimmerman, J. K., S. J. Wright, O. Calderón y M. A. Pagan. 2007. Flowering and fruiting phenologist of seasonal and aseasonal neotropical forest: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23 (2): 231-251. Doi:<https://doi.org/10.1017/s0266467406003890>.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.