

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS ESPECIES ARBÓREAS DE UN BOSQUE NEOTROPICAL

Jorge Cortés-Flores, Guadalupe Cornejo-Tenorio y Guillermo Ibarra-Manríquez

RESUMEN

La fenología reproductiva de 13 especies arbóreas de un bosque templado del estado de Michoacán, México, fue analizada para determinar la duración y la sincronía de la floración y fructificación. Durante dos años (noviembre 2007 a octubre 2009) se realizaron observaciones mensuales de flores y frutos maduros por especie (10-30 individuos). En más del 70% de las especies la floración y fructificación se presentó durante la temporada seca y su duración fue intermedia (1-5 meses). Más del 60% de los

taxones estudiados mostraron una alta sincronía intraespecífica. Para las especies de *Quercus* (Fagaceae) se observó un traslape en el periodo de producción de flores (excepto en *Q. deserticola*), mientras que las dos especies del género *Pinus* (Pinaceae) presentaron un comportamiento reproductivo coincidente. Las especies que comparten el síndrome de polinización o dispersión mostraron patrones de floración y de fructificación similares.

Introducción

Los estudios de floración y fructificación a nivel comunitario han sido de gran importancia para hacer aproximaciones generales sobre los procesos relacionados con la estructura y función de las comunidades vegetales (van Schaik *et al.*, 1993; Newstrom *et al.*, 1994; Williams-Linera y Meave, 2002). Sin embargo, éstos no permiten determinar la variabilidad fenológica intraespecífica, la cual es importante para analizar el comportamiento estacional de las plantas en términos ecológicos y evolutivos (van Schaik *et al.*, 1993; Newstrom *et al.*, 1994; Williams-Linera y Meave, 2002; Hamann, 2004). A nivel intraespecífico, la sincronización y la duración de los eventos fenológicos son características importantes que influyen en las interacciones de las plantas con sus dispersores, herbívoros o polinizadores

(Rathcke y Lacey, 1985; Primack, 1987). Por ejemplo, la estrategia para minimizar el traslape de fenologías dentro o entre diferentes especies (asincronía reproductiva) ha sido interpretada como una manera de reducir la competencia por polinizadores y dispersores (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993). Alternativamente, para especies que pertenecen a la misma familia o género, se ha sugerido que una floración o fructificación sincrónica podría incrementar la atracción de polinizadores y dispersores, o ser un medio para saciar a los depredadores, aumentando la probabilidad de supervivencia de propágulos (Augspurger, 1981; Rathcke y Lacey, 1985; Poulin *et al.*, 1999).

Los bosques donde las especies de coníferas (*e.g.* *Abies* spp. y *Pinus* spp.) y encinos (*Quercus* spp.) son los elementos arbóreos dominantes repre-

sentan la mayor parte de la cubierta vegetal de las zonas templadas de México (Rzedowski, 1978). Estas comunidades albergan ~24% del total estimado para la flora de este país y este contingente florístico (7000 especies) posee un alto endemismo, cercano al 70% (Rzedowski, 1991) y son considerados como centros de diversidad de taxones como Asteraceae (Turner y Nesom, 1993), *Pinus* (Styles, 1993), *Quercus* (Nixon, 1993) y *Salvia* (Ramamoorthy y Elliot, 1993). A pesar de la importancia biológica de estos bosques, escasamente se ha estudiado la fenología reproductiva de un reducido número de sus especies, enfocándose principalmente hacia las de porte arbóreo de los géneros *Pinus* y *Quercus* (Bello-González, 1983, 1994; Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Olvera-Vargas *et al.*, 1998). Únicamente en el estudio de Cornejo-Teno-

rio e Ibarra-Manríquez (2007), realizado en el área núcleo del Cerro Altamirano de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, se documenta la fenología de distintas formas de crecimiento (112 especies de árboles, arbustos o hierbas), así como la sincronía intraespecífica y la duración de las fenofases reproductivas de ocho especies arbóreas de los géneros *Abies*, *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Clethra* y *Quercus*.

Los bosques templados de México se encuentran bajo un proceso constante de degradación, influido por distintas actividades de aprovechamiento por el hombre, entre las que se pueden mencionar la extracción de madera, la ampliación de la frontera agrícola y los incendios forestales (Challenger, 1998). Ante esta situación, el conocimiento de las épocas de floración y de fructificación de las especies arbóreas es necesario para la planificación de co-

PALABRAS CLAVE / Dispersión / Fenología Reproductiva / *Pinus* / Polinización / *Quercus* / Sincronía Intraespecífica /

Recibido: 14/12/2010. Modificado: 23/05/2011. Aceptado: 26/05/2011.

Jorge Cortés-Flores. M. en C., Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIECO), UNAM, México. e-mail: jcortes@oikos.unam.mx

Guadalupe Cornejo-Tenorio. M. en C., UNAM, México. Técnico Académico, CIECO-UNAM, México. e-mail: gcornejo@oikos.unam.mx

Guillermo Ibarra-Manríquez. Doctor en Ciencias, UNAM, México. Investigador, CIECO-UNAM, México. Dirección: CIECO-UNAM, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701. Col. Ex Hacienda de San José de La Huerta, C. P. 58190, More-

lia, Michoacán, México. e-mail: gibarra@oikos.unam.mx

REPRODUCTIVE PHENOLOGY OF TREE SPECIES IN A NEOTROPICAL FOREST

Jorge Cortés-Flores, Guadalupe Cornejo-Tenorio and Guillermo Ibarra-Manríquez

SUMMARY

The reproductive phenology of 13 tree species of a temperate forest of Michoacán state, Mexico, was analyzed to evaluate the duration and intraspecific synchrony of flowering and fruiting. For two years (November 2007 to October 2009) monthly observations of mature flowers and fruits of each species (10-30 individuals) were carried out. In most species (70%), both reproductive events occurred during the dry season and its duration was intermediate (1-5 months).

More than 60% of taxa showed high intraspecific synchrony. For *Quercus* species (Fagaceae), an overlap of flowering was found, except for *Q. deserticola*, whereas in *Pinus* species the reproductive phenology was similar. Species with the same pollination and dispersal syndromes showed comparable patterns of flowering and fruiting.

FENOLOGIA REPRODUTIVA DAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE UM BOSQUE NEOTROPICAL

Jorge Cortés-Flores, Guadalupe Cornejo-Tenorio e Guillermo Ibarra-Manríquez

RESUMO

A fenologia reprodutiva de 13 espécies arbóreas de um bosque temperado do estado de Michoacán, México, foi analisada para determinar a duração e a sincronia da floração e frutificação. Durante dois anos (novembro 2007 a outubro 2009) se realizaram observações mensais de flores e frutos maduros por espécie (10-30 indivíduos). Em mais de 70% das espécies a floração e frutificação se apresentou durante a temporada seca e sua duração foi intermédia (1-5 meses). Mais de 60%

dos táxons estudados mostraram uma alta sincronia intraespecífica (mais de 60% de indivíduos na mesma fenofase). Para as espécies de *Quercus* (Fagaceae) se observou uma sobreposição no período de produção de flores (exceto em *Q. deserticola*), enquanto que as duas espécies do gênero *Pinus* (Pinaceae) apresentaram um comportamento reprodutivo coincidente. As espécies que compartilham a síndrome de polinização ou dispersão mostraram padrões de floração e de frutificação similares.

lectas de semilla y la detección de las mejores procedencias de germoplasma, lo cual forma un componente relevante en el desarrollo de estrategias de conservación de recursos genéticos y de manejo forestal (Musallem y Martínez, 2003; Vilchez *et al.*, 2004). El Cerro El Águila es una de las pocas áreas aledañas a la ciudad de Morelia, capital del estado de Michoacán, México, donde aún es posible encontrar superficies importantes de bosques templados. Es por ello que la conservación de la vegetación en esta zona es de gran relevancia para mantener diferentes tipos de servicios ecosistémicos que son fuente de bienestar (e.g. conservación de suelo o mantos freáticos) o para la conservación de germoplasma, que en el futuro permitan actividades de restauración en áreas degradadas que dominan el paisaje alrededor de la ciudad de Morelia.

El presente estudio tiene por finalidad determinar la fenología reproductiva individual de

13 especies arbóreas de un bosque templado de Michoacán y responder las siguientes preguntas: i) ¿La floración y fructificación de las especies es continua a lo largo del año? ii) ¿Qué grado de sincronía existe entre los individuos de una misma especie respecto a estos eventos reproductivos? iii) ¿Las especies congénicas difieren en la temporalidad de estas fenofases? y iv) ¿Es similar el comportamiento fenológico de las especies que comparten un síndrome particular de polinización o dispersión?

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el cerro El Águila, ubicado en los municipios de Morelia y Laguniillas, Michoacán, México, entre los 19°32'30"-40'30"N y los 101°16'39"-26'16"O. El cerro tiene una superficie de ~1632ha,

presenta un gradiente altitudinal de 2150 a 3080msnm y se encuentra dentro de la Faja Volcánica Transversal, formada en la era Cenozoica, en el período Terciario (Ferrusquía y Villafranca, 1993). De acuerdo

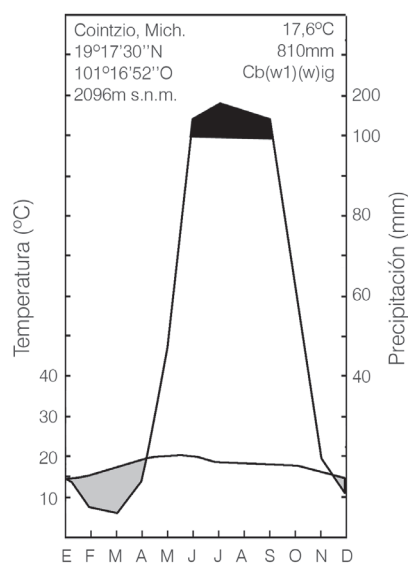


Figura 1. Climograma de la estación meteorológica de Cointzio, municipio de Morelia, Michoacán (1975-2009).

con los datos de la estación meteorológica Cointzio y la clasificación climática de Köppen, modificada por García (2004), el tipo de clima que se registra en la zona de estudio es el templado subhúmedo, con régimen de lluvias de verano, con poca oscilación térmica e intertropical (Cb(w₁)(w)ig), la temperatura media anual es de 17,6°C y la precipitación anual de 810mm, con una marcada estación de lluvias de junio a octubre (Figura 1).

La riqueza florística del cerro está representada por 455 especies (29 de éstas son árboles), comprendidas en 241 géneros y 81 familias (Sánchez, 2009). De acuerdo a ese estudio, las familias más diversas son Asteraceae (120 especies), Fabaceae (41), Orchidaceae y Poaceae (ambas con 18), mientras que a nivel de género destacan *Salvia* (12 especies), *Gnaphalium*, *Stevia* y *Verbena* (10 cada uno) y *Quercus* (9).

Sánchez (2009) reporta cuatro especies de *Pinus*, siendo las más abundantes *P. leiophylla* y *P. pseudostrabus*. Zacarias-Eslava *et al.* (2011) reconocen en el área de estudio cinco tipos de vegetación, modificando la clasificación que para todo el país propone Rzedowski (1978): bosque tropical caducifolio (1900-2300msnm), bosque de *Quercus deserticola* (2300-2500m), bosque de *Q. castanea-Q. obtusata* (2300-2600m), bosque de *Q. rugosa* (2600-2800m) y bosque de *Quercus-Pinus* (2800-3080m). En este estudio se encontró que a medida que se incrementa la altitud, las comunidades muestran una tendencia similar en los promedios del área basal (17,8-60,2m²·ha⁻¹) y de la altura máxima (7-29,6m). La cobertura entre estos tipos de vegetación es contrastante, ya que durante la época de menor precipitación presenta un promedio del 17% en el bosque tropical caducifolio y de hasta 71% en el bosque de *Quercus-Pinus*.

Métodos

Durante dos años (noviembre 2007 a octubre 2009) se realizaron observaciones mensuales de la fenología reproductiva de 13 especies arbóreas en el cerro El Águila. El número de individuos monitoreados fue de 10 a 30, dependiendo de la abundancia local de cada especie (Tabla I). Durante este periodo las observaciones se realizaron a lo largo de dos senderos de ~2km situados en la ladera NE y SO del cerro. Se seleccionaron árboles con copas visibles para permitir el registro del desarrollo de las estructuras reproductivas, ya sea de manera directa o con binoculares. La fenología fue estimada anotando la presencia o ausencia de flores en anthesis y frutos maduros. El síndrome de polinización (anemófilo o entomófilo) fue determinado

TABLA I
FAMILIAS Y NÚMERO DE INDIVIDUOS DE LAS ESPECIES ARBÓREAS MONITOREADAS EN EL CERRO EL ÁGUILA, MICHOACÁN, MÉXICO

Familia	Especie	Individuos	Altura (m)
Betulaceae	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	30	6-8
Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i> DC.	20	7-10
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	30	4-7
Fagaceae	<i>Quercus candicans</i> Née	10	15-20
	<i>Q. castanea</i> Née	30	9-11
	<i>Q. crassipes</i> Humb. & Bonpl.	20	14-18
	<i>Q. deserticola</i> Trel.	20	4-5
	<i>Q. obtusata</i> Bonpl.	20	10-13
	<i>Q. rugosa</i> Née	20	13-16
Pinaceae	<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	10	10-18
	<i>P. pseudostrabus</i> Lindl.	20	18-25
Rosaceae	<i>Crataegus mexicana</i> Moc.	10	3-5
	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	10	4-7

de acuerdo con la morfología de las flores y las especies animales visitantes (Fenster *et al.*, 2004). Con base en la clasificación de van der Pijl (1982), se reconocieron especies con diásporas anemócoras (dispersadas por viento) y zoócoras (dispersión por animales). Esta última categoría se dividió en plantas con síndrome endozoócoro y sinzoócoro. Para el presente estudio, el primer síndrome corresponde a especies con diásporas carnosas o con arilos atractivos que pueden ser consumidas y dispersadas por frugívoros, mientras que el segundo engloba plantas con diásporas que caen dentro o cerca del

perímetro de la copa de los progenitores y que, una vez en el suelo, son transportadas a otros sitios por animales que pueden actuar como los dispersores principales.

La floración en las especies del género *Pinus* se consideró como el periodo durante el cual el polen se comienza a liberar de los conos masculinos. Para los géneros *Alnus* y *Quercus* esta fenofase fue reconocida cuando se observaron amentos con flores estaminadas, ya que en ambos casos las flores pistiladas, debido a su pequeño tamaño, fueron ocasionalmente detectadas. La fructificación en *Pinus* fue cuantificada cuando

las brácteas de los conos femeninos se abrieron para permitir la salida de las semillas, mientras que en las especies de *Quercus* se registró cuando los frutos cambiaron de color (verde a pardo) y cayeron al suelo. En *Alnus jorullensis* este evento se registró cuando las brácteas de la infrutescencia se abrieron para liberar los frutos. En los géneros *Arbutus*, *Clethra* y *Crataegus*, la floración se reconoció cuando se observaron flores abiertas, mientras que se consideró como fructificación el momento en que el fruto cambió de color y/o consistencia.

Descripción y análisis de datos

Para determinar la duración de ambas fenofases en cada especie, se calculó un promedio del número de meses durante los cuales se observaron flores o frutos en los individuos. De acuerdo con Newstrom *et al.* (1994), la duración de los eventos fenológicos fue caracterizada como: i. breve (un mes), ii. intermedia (2-5 meses), y iii. extendida (6-12 meses). La sincronía fue evaluada mediante el índice de actividad, el cual permite determinar si un mes del año tiene un mayor número de individuos con flores o frutos y su proporción con respecto al total (Morellato y Leitão-Filho, 1990; Bencke y Morellato, 2002). Cuando este porcentaje fue <20%, el evento fue considerado como asincrónico, si fue >20 pero <60%, se le clasificó como poco sincrónico y cuando fue ≥60%, se consideró como muy sincrónico.

Resultados

Floración

Se observaron flores en todas las especies durante los dos años de registro, aunque el número de individuos fue diferente cada año (Figura 2). La floración

TABLA II
VARIABLES FENOLÓGICAS DE LA FLORACIÓN DE LAS ESPECIES ARBÓREAS INCLUIDAS EN EL PRESENTE ESTUDIO, ARREGLADAS CON BASE EN SU SÍNDROME DE POLINIZACIÓN

Especies	Floración (meses)	Duración (meses)		Índice de actividad (%)
		Total	Media (DE)	
Anemófilas				
<i>Alnus jorullensis</i>	1-3 / 1-3	3	1,45 (0,49)	26 / 40
<i>Pinus leiophylla</i>	4 / 4	1	1	100 / 80
<i>P. pseudostrabus</i>	2-3 / 2-3	2	1,2 (0,41)	50 / 70
<i>Quercus candicans</i>	3 / 2-3	1	1,6 (0,51)	80 / 100
<i>Q. castanea</i>	4 / 3-4	2	1,25 (0,45)	26 / 10
<i>Q. crassipes</i>	4 / 3	1	1	80 / 77
<i>Q. deserticola</i>	6 / 7	1	1	80 / 30
<i>Q. obtusata</i>	3 / 3-4	2	1,2 (0,41)	3 / 50
<i>Q. rugosa</i>	4 / 3-4	2	1,05 (0,38)	35 / 50
Entomófilas				
<i>Arbutus xalapensis</i>	12-3 / 1-3	4	2,48 (0,79)	93 / 90
<i>Clethra mexicana</i>	11-12 / 10-12	2	1,42 (0,49)	80 / 50
<i>Crataegus mexicana</i>	3-4 / 3-4	2	1,8 (0,52)	100 / 100
<i>Prunus serotina</i>	2-3 / 2-3	2	2	90 / 90

Los datos del primer y segundo año están separados por una diagonal. Los meses se indican con un número (1: enero, 2: febrero, etc.). Las categorías del índice de actividad son asincrónico (<20%), poco sincrónico (>20 pero < 60%) y muy sincrónico (≥60%). DE: desviación estándar.

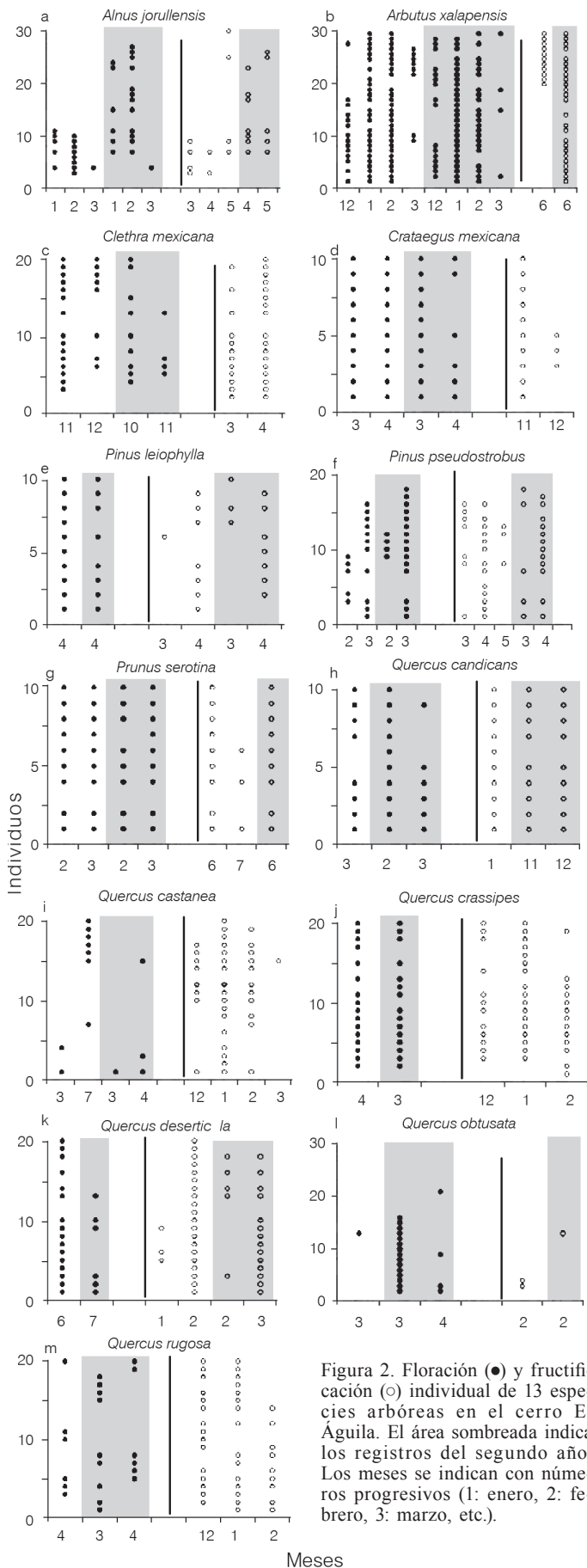


Figura 2. Floración (●) y fructificación (○) individual de 13 especies arbóreas en el cerro El Águila. El área sombreada indica los registros del segundo año. Los meses se indican con números progresivos (1: enero, 2: febrero, 3: marzo, etc.).

se presentó en la temporada seca en la mayoría de las especies, principalmente de enero a mayo (Figura 2, Tabla II). En las especies de encino se observó un traslape en el periodo de producción de flores, excepto en *Q. deserticola*, que floreció al inicio de la temporada de lluvias (Tabla II). En las especies de pino esta fenofase ocurrió en la época de secas, pero acontece primero en *P. pseudostrobus* y posteriormente en *P. leiophylla* (Tabla II). Las especies anemófilas florecieron de febrero a abril (con excepción nuevamente de *Q. deserticola*) y las entomófilas de enero a abril, excepto *Clethra mexicana* (Tabla II).

Las especies anemófilas presentaron periodos de floración breves e intermedios, lo que contrasta con las entomófilas, que fueron todas intermedias (Tabla II). El porcentaje de individuos con flores en la mayoría de las especies fue diferente cada año (Tabla II, Figura 2). En *Q. candicans*, *Q. crassipes* y *Q. deserticola* la floración fue muy sincrónica, mientras que en las demás especies de este género fue poco sincrónica o asincrónica (Tabla II). En *P. pseudostrobus* la sincronía de la floración fue poco sincrónica y en *P. leiophylla* fue altamente sincrónica. Este último comportamiento fue mostrado por las especies entomófilas, mientras que en las anemófilas abarcó las tres categorías de sincronía (Tabla II).

Fructificación

En contraste con la floración, solamente en ocho especies se observaron frutos durante los dos años de registro (Figura 2). Con excepción de *Crataegus mexicana*, las especies endozoócoras presentaron su fructificación en la temporada de lluvias en tanto que las anemócoras y sinzoócoras lo hicieron en la época seca (Tabla III). En general, la fructificación en las especies de encino fue registrada de noviembre a marzo, sin embargo, en *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa* no se observaron frutos durante el segundo año (Tabla III). En las

dos especies de pino la liberación de las semillas se registró de marzo a mayo (Tabla III).

En la mayoría de las especies anemócoras y zoócoras la fructificación fue intermedia, pero el porcentaje de individuos por especie fue diferente cada año (Figura 2, Tabla III). En las especies de pino y encinos la producción de frutos fue muy sincrónica, excepto en *Q. obtusata* donde la fructificación fue asincrónica (Tabla III). En general para las especies dispersadas por viento y por animales este evento fue muy sincrónico y únicamente *Alnus jorullensis* y *Quercus obtusata* desplegaron una fructificación no simultánea (Tabla III).

Discusión

Floración

Los patrones de floración fueron similares en la mayor parte de las especies arbóreas estudiadas en el cerro El Águila. La producción de flores en las especies de encino se concentró al final de la temporada seca del año, un periodo que coincidió con la caída de hojas en estas especies. Este patrón puede favorecer que las corrientes de viento lleguen directamente sobre los amentos masculinos y facilitar el movimiento del polen (Daubenmire, 1972; Frankie *et al.*, 1974; Kaul *et al.*, 1984; Rathcke y Lacey, 1985; Bello-González, 1994). Sin embargo, la estacionalidad de este evento en *Quercus deserticola* contrastó con respecto a las otras especies de encino (Figura 2). Dado que esta especie se establece en el límite del bosque de encino y el bosque tropical caducifolio, donde los suelos son muy someros (leptosoles) que presentan condiciones de humedad limitada, es posible que la sequía en esta zona de ecotono sea más severa y que la producción de flores pudiera estar limitada al periodo con mayor disponibilidad de agua. A pesar de que la época de lluvias no parece ser adecuada para la polinización de flores anemófilas, es importante resaltar que los individuos de esta especie mostraron una pro-

TABLA III
VARIABLES FENOLÓGICAS DE LA FRUCTIFICACIÓN DE
LAS ESPECIES ARBÓREAS EN LA ZONA DE TRABAJO,
ARREGLADAS CON BASE EN SU SÍNDROME DE DISPERSIÓN

Especies	Fructificación (meses)	Duración (meses)		Índice de actividad (%)
		Total	Media (DE)	
Anemocoría				
<i>Alnus jorullensis</i>	3-5 / 4-5	3	1,5 (0,65)	13 / 23
<i>Clethra mexicana</i>	3-4 / A	2	1,72 (0,46)	90 / 0
<i>Pinus leiophylla</i>	4 / 3-4	2	1,1 (0,33)	70 / 70
<i>P. pseudostrobus</i>	3-5 / 3-5	3	1,4 (64)	65 / 60
Endozoocoría				
<i>Arbutus xalapensis</i>	6 / 6	1	1	40 / 84
<i>Crataegus mexicana</i>	11-12 / A	2	1,3 (0,48)	100 / 0
<i>Prunus serotina</i>	6-7 / 7	2	1,15 (0,5)	90 / 90
Sinzoocoría				
<i>Quercus candicans</i>	1 / 11-12	2	1,5 (0,5)	100 / 90
<i>Q. castanea</i>	1-3 / A	4	2 (0,93)	86 / 0
<i>Q. crassipes</i>	12-3 / A	3	2,1 (0,85)	85 / 0
<i>Q. deserticola</i>	1-2 / 2-3	2	1,25 (0,43)	100 / 70
<i>Q. obtusata</i>	2 / 2	1	1	6 / 3
<i>Q. rugosa</i>	12-2 / A	3	2 (0,92)	75 / 0

Los datos del primer y segundo año están separados por una diagonal. Los meses se indican con un número (1: enero, 2: febrero, etc.). Las categorías del índice de actividad son asincrónico (<20%), poco sincrónico (>20 pero < 60%) y muy sincrónico (≥60%). A: ausente, DE: desviación estándar.

ducción de frutos abundante en los dos años registrados (Cortés-Flores, 2010).

En las dos especies de *Pinus*, aunque la liberación del polen se presentó en la misma época del año (febrero-abril), se observó un desfase de un mes entre ambas (Figura 2). Datos similares de este evento reproductivo en otras especies de este género se han observado en estudios similares en México (Bello-González, 1983; Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Musálem y Martínez, 2003). La floración de otras especies anemófilas también se presentó durante la temporada seca del año (Figura 2), lo que coincide con lo encontrado para las especies con este síndrome de polinización en otro bosque templado de Michoacán (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007).

En las especies polinizadas por animales se observó un ligero escalonamiento en la producción de flores, comenzando en noviembre con *Clethra mexicana* y finalizando en abril con *Crataegus mexicana* (Tabla II). La floración segregada en especies con un síndrome de polinización similar se ha considerado como una manera de reducir la competen-

cia interespecífica por polinizadores (Wheelwright, 1985; Poulin *et al.*, 1999). Sin embargo, no se cuenta con datos cuantitativos sobre los polinizadores de las especies en el presente estudio y es un tema que debería ser considerado en estudios posteriores.

En las especies anemófilas fue más frecuente la presencia de periodos cortos de floración y con las tres categorías de sincronía reconocidas en el estudio, mientras que en las entomófilas la duración siempre fue intermedia y la sincronía alta (Tabla II). Ha sido documentado que en comparación con las especies polinizadas por insectos, la floración de las polinizadas por viento se presenta en periodos más cortos (Whitehead, 1969; Rabinowitz *et al.*, 1981). Asimismo, en las especies que son polinizadas por animales, la floración intraespecífica muy sincrónica ha sido relacionada con una mayor atracción de polinizadores (Augsburger, 1985; Rathcke y Lacey, 1985; Bawa *et al.*, 2003).

Fructificación

Este evento se presentó principalmente en la temporada seca

del año (Figura 2), un resultado que también ha sido documentado en otros bosques templados mexicanos (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Olvera-Vargas *et al.*, 1998; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). En particular, las especies del género *Quercus* presentaron frutos de noviembre a marzo, lo cual también coincide con estudios análogos realizados en Michoacán (Bello-González, 1994; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). Durante el segundo año no se encontraron frutos en los individuos de *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa* (Tabla III). Este comportamiento puede obedecer a la variación anual en la producción de frutos, un patrón reproductivo característico de varias especies de encinos (Janzen, 1969; Kelly, 1994; Kelly y Sork, 2002), el cual es muy sincrónico cada dos o más años (*masting*). Al parecer este comportamiento está asociado con la variación anual en las condiciones climáticas y la capacidad de los individuos para almacenar recursos después de la última producción de frutos (Sork *et al.*, 1993), aunque también se le ha considerado como una estrategia en la que se producen más semillas de las que pueden ser consumidas por los depredadores (Kelly, 1994; Kelly y Sork, 2002). Cabe mencionar que en los individuos de *Q. rugosa* se observó en el primer año una gran cantidad de frutos y este evento fue muy sincrónico. Sin embargo, durante el segundo año solamente se registraron frutos en cinco individuos, los cuales fueron severamente depredados por larvas de coleópteros. Es necesario realizar un monitoreo a más largo plazo para determinar si estas observaciones pueden ser explicadas a través de la estrategia de *masting*.

Por otra parte, en los individuos de las especies de *Pinus* la maduración de los conos femeninos ocurrió de marzo a mayo (Tabla III), tal y como ocurre para otras especies del género en México (Bello-González, 1983; Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986), aunque es interesante indicar que Musálem y Martínez (2003) señalan fructificación más temprana en *P. leiophylla* (diciembre a febrero). En las especies anemócoras, la fructificación ocurrió en la época seca y caliente del año (marzo a mayo), un periodo en el que también se presenta un incremento en la circulación del viento, por lo que probablemente se facilite la dispersión de las semillas. De las especies dispersadas por animales, solamente en *Arbutus xalapensis* y *Prunus serotina* se encontraron frutos maduros durante la época lluviosa. Debido a que ambas especies presentan frutos carnosos, es posible que esta época sea la propicia para el desarrollo y maduración de estas estructuras (Justiniano y Fredericksen, 2000). A diferencia de estas especies, en *Crataegus mexicana* se observaron frutos maduros (tipo pomo) al inicio de la temporada seca y dado que sus frutos son más grandes, requieren de más tiempo para su desarrollo y maduración.

Las especies con diásporas anemócoras presentaron periodos intermedios y alta sincronía en la fructificación (Tabla III). Este último comportamiento en el periodo de menor precipitación puede explicarse, parcialmente, porque las condiciones de velocidad y baja humedad del aire que la caracterizan favorecen la dispersión de diásporas anemócoras (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992; Griz y Machado, 2001). En las especies endozoócoras, la fructificación también fue principalmente sincrónica. Los frutos de estas especies son consumidos preferencialmente por aves y algunos mamíferos, por lo que es probable que la producción de frutos de manera muy sincrónica favorezca la capacidad para atraer frugívoros e incrementar las

posibilidades de dispersión de sus diásporas (Augsburger, 1981; Rathcke y Lacey, 1985; Poulin *et al.*, 1999). Se espera que el presente estudio fomente la realización de estudios similares en otros bosques templados neotropicales, que permitan avanzar en la comprensión de las estrategias fenológicas de sus especies y su relevancia para entender la composición, estructura y dinámica de estas comunidades.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios de Jorge Arturo Meave del Castillo, la colaboración de Alberto Valencia García en los análisis de la base de datos usada en el estudio, y muy especialmente a los habitantes de las comunidades aledañas al cerro El Águila, por permitir el acceso a los sitios de estudio. El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al CONACYT por la beca otorgada para la realización de sus estudios de maestría.

REFERENCIAS

- Augsburger CK (1981) Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Augsburger CK (1985) Flowering synchrony of neotropical plants. En D'Arcy WG, Correa AMD (Eds.) *The Botany and Natural History of Panama*. Missouri Botanical Garden. Saint Louis, MO, EEUU. pp. 235-243.
- Bawa KS, Kang H, Grayum MH (2003) Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *Am. J. Bot.* 90: 877-887.
- Bello-González MA (1983) *Estudio Fenológico de Cinco Especies de Pinus en la Región de Uruapan, Mich.* Boletín Técnico N° 96. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, SARH. México. 55 pp.
- Bello-González MA (1994) Fenología y biología del desarrollo de cinco especies de *Quercus* en Paracho y Uruapan, Michoacán. *Cienc. Forest.* 75: 3-40.
- Bencke CSC, Morellato LPC (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev. Bras. Bot.* 25: 269-275.
- Challenger A (1998) *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología. Sierra Madre. México, DF. 847 pp.
- Cornejo-Tenorio G, Ibarra-Manríquez G (2007) Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia* 32: 445-452.
- Cortés-Flores J (2010) *Fenología Reproductiva y Síndromes de Polinización de la Flora de un Bosque Templado de Michoacán, México*. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 72 pp.
- Daubenmire R (1972) Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forests in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- Fenster BC, Armbruster SW, Wilson P, Dudash RM, Thomson DJ (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 375-403.
- Ferrusquia-Villafranca I (1993) Geology of Mexico: a synopsis. En Ramamorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comp.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 3-107.
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- García E (2004) *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 5ª ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 90 pp.
- Griz LMS, Machado ICS (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17: 303-321.
- Hamann A (2004) Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92: 24-31.
- Ibarra-Manríquez G, Oyama K (1992) Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am. J. Bot.* 79: 344-356.
- Ibarra-Manríquez G, Sánchez-Garfias B, González-García L (1991) Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Janzen DH (1969) Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Justiniano MJ, Fredericksen TS (2000) Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Kaul RB, Abbe EC, Abbe LB (1984) Reproductive phenology of the oak family (Fagaceae) in the lowland rain forest of Borneo. *Biotropica* 18: 51-55.
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* 9: 465-470.
- Kelly D, Sork VL (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 427-447.
- Morellato LPC, Leitão-Filho HF (1990) Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 50: 163-173.
- Musálem MA, Martínez GS (2003) *Monografía de Pinus leiophylla Sch. et Cham*. Libro Técnico N° 8. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Jiménez Editores. México, DF. 85 pp.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Nixon KC (1993) The genus *Quercus* in Mexico. En Ramamorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comp.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 447-458.
- Olvera-Vargas MB, Figueroa-Rangel L, Moreno GS, Solís-Magallanes A (1998) Resultados preliminares de la fenología de cuatro especies de encino en el Cerro Grande, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. *Biotam* 9: 7-18.
- Poulin B, Wright SJ, Lefebvre G, Calderón O (1999) Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *J. Trop. Ecol.* 15: 213-227.
- Primack RB (1987) Relationship among flowers, fruits and seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 409-430.
- Rabinowitz D, Rapp JK, Sork VL, Rathcke BJ, Reese GA, Weaver JC (1981) Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology* 62: 49-56.
- Ramamorthy TP, Elliot M (1993) Mexican Lamiaceae: diversity, distribution, endemism, and evolution. En Ramamorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comp.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 513-539.
- Ramírez-García JA, Nepamuceno-Martínez F (1986) Fenología de tres especies de coníferas de la región de Los Altos de Chiapas. *Cienc. Forest.* 60: 21-50.
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México, DF. 432 pp.
- Rzedowski J (1991) Diversidad y orígenes de la flora mexicana. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Sánchez GE (2009) *Listado Florístico del Cerro del Águila, Municipio de Morelia, Michoacán*. Tesis. Universidad Autónoma del Estado de México. 58 pp.
- Sork LV, Bramble J, Sexton O (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Styles BT (1993) Genus *Pinus*: a Mexican purview. En Ramamorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comp.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 397-420.
- Turner BL, Nesom GL (1993) Biogeography, diversity, and endangered or threatened status of Mexican Asteraceae. En Ramamorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comp.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 559-575.
- van der Pijl L (1982) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 3ª ed. Springer. Nueva York, EEUU. 161 pp.
- van Schaik PC, Terborgh WJ, Wright JS (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Vilchez B, Chazdon R, Redondo A (2004) Fenología reproductiva de cinco especies forestales del bosque secundario tropical. *Kurú* 1: 1-10.
- Wheelwright NT (1985) Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Whitehead DR (1969) Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- Williams-Linera G, Meave J (2002) Patrones fenológicos. En Guariguata MR, Kattan GH (Eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Tecnológica. San José, Costa Rica. pp. 407-431.
- Zacarias-Eslava LE, Cornejo-Tenorio G, Cortés-Flores J, González-Castañeda N, Ibarra-Manríquez G (2011) Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82: (En prensa).