



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Fenología foliar y reproductiva de la comunidad  
arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda,  
Oaxaca, México**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

**B I Ó L O G O**

P R E S E N T A :

**AXEL FABRIZIO MALDONADO ROMO**

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

México, D.F., septiembre de 2014





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Maldonado  
Romo  
Axel Fabrizio  
56845506  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
40802004-0

### 2. Datos del asesor

Dr.  
Jorge Arturo  
Meave  
del Castillo

### 3. Datos del sinodal 1

Dra.  
Silvia  
Castillo  
Argüero

### 4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Eduardo Alberto  
Pérez  
García

### 5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Guillermo  
Ibarra  
Manríquez

### 6. Datos del sinodal 4

M. en C.  
Ma. Guadalupe  
Cornejo  
Tenorio

### 7. Datos de la tesis

Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México.  
2014

*Nuu dxi laaca rizaaca,  
ranaxhii tobi ca yaga ca  
bandá' ni rudiicani  
stipa nácani  
dxiña xcuaananaxhicaní.*

*Sucedé a veces,  
que uno se enamora de los árboles  
por la sombra que producen  
la fuerza de sus ramas  
o la dulzura de sus frutos.  
(Irma Pineda Santiago)*

IN YOLYOTL IN YOHUALLI

## AGRADECIMIENTOS

Primero que nada, agradezco infinitamente a la Pichancha y al Meme por su amor, apoyo incondicional y por ser los mejores padres; al Bets por estar siempre pendiente y por todos esos buenos momentos de mi niñez; a mis abuelitos Salvador, Esperanza y Haydé, mi tía Ara, Adriana, Rosa, Eva, Haydé, Lety, Mary, Chelina, Amín, Sara, Paola, Yohualli, Fania, Israel, Daniela, Raymundo, Kruhev, Kale, Hueltli, Tlachicotón, Pipiltzin, Huitlacoche, Huachirindón, Cuchimá, Cachetongo, Bubulina y todos aquellos familiares que han llenado mi vida de buenos momentos.

También quiero agradecer a todas esas personas que me han compartido su pasión por lo que hacen y que me han enseñado lo que sé sobre las interacciones del Reino vegetal; a mi maestro Zenón Cano por haberme contagiado el entusiasmo y emoción de hacer ecología; a los maestros del taller de Investigación Ecológica por sus buenas lecciones de bioestadística; a Jorge Meave por su paciencia, dedicación, exigencia, por enseñarme a “pensar como planta”, por sus invaluable y políglotas lecciones en campo, por ayudarme a hacer un trabajo tan bonito y por su singular sentido del humor que amenizó cada momento; a Marco Romero por su valiosa ayuda en la elaboración de este trabajo; a Edgar por ayudarme con las matemáticas y a todos los que ñoñean en los laboratorios de Ecología y Diversidad Vegetal y Ecología de Ambientes Limitantes por sus valiosas contribuciones y críticas que enriquecieron esta tesis.

Agradezco a todas las personas que de alguna manera tuvieron algo que ver con este trabajo; a, Claudia por su deliciosa comida, a Dino, Don Malaquías, Paty, el Firu y toda la familia Reyes Manuel por abrirme las puertas de su casa, compartirme su cultura y por hacer sentirme como en mi propia casa; a Nizanda por sus buenas fiestas y por ser tan bonito; al Betito por sus invaluable lecciones vegetales, ayuda y compañía en las largas jornadas en Nizanda; a Arzu, Karlita, Beno, la Reyna, el Gringo y la Intensa por su ayuda o amena e inolvidable compañía por ese maravilloso lugar; a mis sinodales Guillermo Ibarra, Silvia Castillo, Eduardo Pérez y Guadalupe Cornejo por sus valiosas correcciones.

Debo también agradecer a la UNAM y a la Facultad de Ciencias por mi formación como biólogo y por muchas otras cosas que esto ha implicado; a Ale KK, Daniela, Estefanía, Jero, July, Lalo, Marie, Minely y Stefan por compartir desde el inicio de la carrera enormes momentos e inolvidables prácticas de campo; a la Chowel por su amor, ayuda psicológica y

apoyo incondicional; a todos mis amigos que me ha brindado la carrera y que sin quererlo han pasado a formar parte de mi familia; y a toda la banda enahna, changuera, pulpera y del hoyo funky por su contribución en las horas libres.

Este estudio recibió financiamiento de CONACYT a través del proyecto “Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco”, clave CB-2009-01-128136 (otorgado a Jorge A. Meave del Castillo), y también recibió apoyo de la Facultad de Ciencias (UNAM).

## RESUMEN

El bosque tropical caducifolio (BTC) es un ecosistema estacionalmente seco, cuyos árboles están adaptados para crecer y reproducirse en condiciones temporales de restricción hídrica. En este estudio se analizó la fenología foliar y reproductiva de 32 especies arbóreas del BTC de la región de Nizanda, Oaxaca, México, con el fin de: (1) describir los eventos fenológicos foliares y reproductivos en términos de intensidad, frecuencia, sincronía, duración y temporalidad; (2) evaluar si los caracteres fenológicos foliares y reproductivos permiten distinguir grupos funcionales; y (3) evaluar la relación entre las variables climáticas y la producción de las fenofases foliares y reproductivas. En 10 individuos de cada especie se registró durante un año la intensidad de cada fenofase (hojas, flores y frutos en sus diferentes estadios de desarrollo). En general, el comportamiento fenológico de las especies estudiadas fue semejante a los descritos para otros ecosistemas tropicales estacionalmente secos. La mayoría de las especies presentaron un comportamiento caducifolio con producción de hojas al final de la temporada seca e inicio de las lluvias, senescencia al inicio de la temporada seca, y floración y fructificación poco intensas durante la misma. La variación de los caracteres cuantitativos fue esencialmente continua; sin embargo, se identificaron algunas discontinuidades que permitieron reconocer tres grupos de fenología foliar (especies caducifolias por periodos largos, especies caducifolias por periodos cortos con producción breve o extensa de hojas nuevas, y un grupo que engloba a las especies semiperennifolias y las de fenología inversa). Los cinco grupos fenológicos reproductivos fueron menos claros, aunque hubo una distinción notable entre especies que florecen muy temporalmente durante las lluvias y especies que florecen durante la temporada seca, con producción de botones florales mucho antes de la antesis o duración extensa de los frutos inmaduros. La intensidad de las fenofases tuvo correlaciones generalmente bajas, positivas o negativas, con las variables climáticas. Esta variedad de respuestas refleja la diversidad, complejidad e integración de diferentes señales ambientales que los árboles de la comunidad emplean para regular su actividad foliar y reproductiva.

## **ABSTRACT**

The tropical dry forest (TDF) is a seasonally dry ecosystem, whose trees are adapted to grow and reproduce under conditions of temporary water restrictions. In this study I analyzed the leaf and reproductive phenology of 32 tree species of the TDF from Nizanda, Oaxaca, Mexico, in order to: (1) describe the leaf and reproductive phenological events in terms of intensity, frequency, synchrony, duration and seasonality; (2) evaluate whether leaf and reproductive phenological characters allow distinguishing functional groups; and (3) evaluate the relationship between climatic variables and the occurrence of leaf and reproductive phenophases. During one year I recorded the intensity of each phenophase (leaves, flowers and fruits at different stages of development) in 10 individuals of each species. Overall, the phenology of the species studied was similar to that described for other seasonally dry tropical ecosystems. Most species showed a deciduous behavior with flushing late in the dry season and in the early rainy season, leaf senescence at the start of the dry season, and flowering and fruiting with little intensity also during the dry season. The variation in quantitative traits was essentially continuous; however, some discontinuities allowed me to recognize three groups of leaf phenology (long-deciduous species, short-deciduous with brief or extensive flushing, and a group that encompasses both semi-evergreen species and species with reverse phenology). The five reproductive phenological groups were less clear, although there was a marked distinction between species with highly seasonal flowering during the wet season and species that flower during the dry season, producing flower buds long before anthesis or with a long-lasting presence of of immature fruits. Generally, phenophase intensity showed weak, positive or negative, correlations with climatic variables. This variety of responses reflects the diversity, complexity and integration of different environmental triggers used by trees in the community to regulate its foliar and reproductive activity.



# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	iii
<b>ABSTRACT</b> .....	iv
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
Presentación.....	1
Fenología foliar en el BTC .....	2
Fenología reproductiva en el BTC: floración y fructificación .....	3
La fenología como atributo funcional .....	4
Justificación del estudio .....	6
Objetivos.....	7
Hipótesis .....	7
<b>II. MÉTODOS</b> .....	9
Sitio de estudio .....	9
Selección de especies y toma de datos fenológicos.....	10
Fuentes de información climatológica.....	12
Análisis de datos.....	13
<b>III. RESULTADOS</b> .....	17
Descripción general de los eventos fenológicos.....	17
Fenología foliar .....	17
Fenología reproductiva: floración y fructificación.....	19
Identificación de grupos funcionales.....	37
Fenología foliar .....	37
Fenología reproductiva.....	40

Correlaciones de la intensidad de las fenofases con variables climáticas.....	67
Fenología foliar .....	67
Fenología reproductiva.....	67
<b>IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....</b>	<b>71</b>
Patrones generales de los eventos fenológicos.....	71
Fenología foliar .....	71
Fenología reproductiva: floración y fructificación.....	74
Identificación de grupos funcionales fenológicos .....	76
Correlaciones de la intensidad de las fenofases con las variables climáticas .....	82
Conclusiones generales .....	85
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>87</b>
<b>APÉNDICE I .....</b>	<b>93</b>

# I. INTRODUCCIÓN

## *Presentación*

El eje de rotación de la Tierra está inclinado  $23^{\circ} 27'$  respecto a su plano de translación. Esta característica distintiva de nuestro planeta genera una alternancia de balances de energía positivos y negativos en sus hemisferios norte y sur, y de manera inversa entre ellos, durante un ciclo anual. La radiación diferencial en el tiempo es responsable de la existencia de estaciones climáticas en nuestro planeta, a las cuales la vida se ha adaptado. La fenología (del griego φαίνω = mostrar, y λογος = estudio) es la ciencia encargada de estudiar los fenómenos biológicos cíclicos ligados a esta estacionalidad. De hecho, el término fenología se usa también para referirse a los patrones temporales de las actividades de los organismos, no sólo al estudio de éstos (Williams-Linera y Meave, 2002).

En el caso particular del ciclo de vida de las plantas se pueden distinguir dos categorías de eventos fenológicos; unos tienen que ver con la reproducción, mientras que los otros se relacionan con procesos no reproductivos o vegetativos. En cada caso, las diferentes etapas de los procesos se conocen como fenofases. La fenología vegetativa se refiere a la producción de órganos vegetales no involucrados en la reproducción como las hojas (foliación) y las raíces, mientras que las fenofases reproductivas corresponden a las actividades de floración y fructificación (Williams-Linera y Meave, 2002). Si bien la fenología de una especie o una comunidad puede ser descrita en forma cualitativa (*i.e.*, simplemente observando si las estructuras de interés están o no presentes), la intensidad con la que se producen los órganos vegetales, el número de veces que se producen en el año, el grado de sincronía entre los individuos, la duración de las fenofases, así como su estacionalidad son caracteres fenológicos que permiten describir de manera cuantitativa la fenología de las especies (Rathcke y Lacey, 1985; Newstrom *et al.*, 1994; Singh y Kushwaha, 2005a).

Los estudios fenológicos se han abordado desde diferentes perspectivas y objetivos. En algunas investigaciones se ha hecho énfasis en la descripción y comparación de los patrones fenológicos observados (*e.g.*, Lieberman, 1982; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Singh y Kushwaha, 2005b; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). En contraste, otros estudios se han centrado más bien en la búsqueda de las causas de dichos patrones, pudiendo ser éstas

factores abióticos (precipitación, temperatura, disponibilidad de agua del suelo y fotoperiodo) que inducen y regulan la foliación y la floración (Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1976; Newstrom *et al.*, 1994; Borchert *et al.*, 2004; Singh y Kushwaha, 2005b), o bióticos, los cuales incluyen un conjunto muy amplio de factores que van desde el estatus fisiológico de los individuos, hasta las relaciones de competencia o la actividad de polinizadores y dispersores (Fleming y Partridge, 1984; Chávez y Avalos, 2006). Dentro de esta diversidad de objetivos en los estudios de fenología vegetal, cabe mencionar los esfuerzos por cuantificar el papel de las relaciones filogenéticas en la determinación de ciertos patrones fenológicos (Wright y Calderón, 1995; Bulhão y Figueiredo, 2002), o por identificar grupos funcionales fenológicos con diversos fines; por ejemplo, para tratar de predecir las consecuencias del cambio climático sobre la fenología arbórea (Singh y Kushwaha, 2005b). Desde una perspectiva aplicada, la descripción fenológica de eventos reproductivos ha sido relevante para planear el aprovechamiento de algunos recursos vegetales, como las semillas (Luna-Nieves, 2011).

El bosque tropical caducifolio (BTC), también conocido en México como selva baja caducifolia, es el tipo de vegetación arbórea distribuida más ampliamente en los trópicos estacionalmente secos (Murphy y Lugo, 1986; Mooney *et al.*, 1995; Pérez-García *et al.*, 2012). Este último término se utiliza para referirse a las regiones intertropicales de baja elevación (< 1,400 m s.n.m.) que presentan una estación seca generalmente larga y bien definida, con una temperatura ambiental relativamente constante en el año (Pérez-García *et al.*, 2012). En esta comunidad vegetal el factor ecológico más importante que determina los cambios fenológicos es la estacionalidad en la disponibilidad de agua, la cual se expresa en la humedad del suelo y en el potencial hídrico a lo largo del sistema suelo-planta-atmósfera (Lieberman y Lieberman, 1984; Borchert *et al.*, 2004). El efecto del papel del agua en este ecosistema se hace evidente al observar que una sequía en plena temporada de lluvias o una lluvia en plena sesión seca llegan a causar cambios notables en la foliación y en las estructuras reproductivas (Singh y Kushwaha, 2005a).

### ***Fenología foliar en el BTC***

La activación de las yemas o brotes vegetativos puede ocurrir como resultado de diferentes mecanismos de control, incluyendo la caída misma de las hojas en especies con intercambio foliar, la rehidratación después de la primera lluvia significativa, o cambios en el fotoperíodo y

el termoperíodo (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994; de Bie *et al.*, 1998; Rivera *et al.*, 2002; Singh y Kushwaha, 2005a). Una vez activada la yema vegetativa comienza la expansión de la lámina foliar, misma que termina cuando la hoja ha madurado. Con base en las tasas de foliación y de senescencia foliar, Singh y Kushwaha (2005a) identificaron cuatro tipos funcionales en un BTC de la India: (1) especies de intercambio foliar (*leaf-exchanging*) o semiperennifolias, (2) especies deciduas por menos de dos meses, (3) especies deciduas de dos a cuatro meses, y (4) especies deciduas por más de cuatro meses. Las especies deciduas tiran sus hojas senescentes a diferentes tasas y en diferentes épocas, mientras que las especies semiperennifolias o de intercambio foliar tiran sus hojas y producen otras nuevas al mismo tiempo. Estas últimas también presentan una mayor densidad de madera, mayor masa foliar por área, mayor tiempo de vida foliar, tasas fotosintéticas lentas y un período amplio de expansión foliar (Olivares y Medina, 1992; Eamus, 1999).

En los árboles caducifolios la etapa carente de hojas refleja el efecto de la interacción de la sequía, los atributos de la especie y las condiciones de humedad del suelo (Borchert, 1994). La gran variación del tiempo durante el cual un árbol puede pasar sin hojas permite reconocer un *continuum* de especies, desde las que tiran sus hojas con potenciales hídricos altos (las de mayor duración del período decíduo), hasta aquellas cuya senescencia sólo ocurre tras una deshidratación severa (las de menor duración del período decíduo) (Olivares y Medina, 1992). La duración y la temporalidad del comportamiento fenológico vegetativo no sólo dependen de la estacionalidad climática, ya que el tamaño de la planta también juega un papel, modificando en ocasiones los patrones fenológicos foliares, resultando en última instancia en una considerable asincronía intraespecífica (Seghier y Simier, 2002).

### ***Fenología reproductiva en el BTC: floración y fructificación***

Cuando los árboles del BTC han alcanzado cierto tamaño y con él la madurez sexual, éstos se reproducen con cierta periodicidad, la cual está determinada por factores ecológicos y evolutivos. En muchos árboles deciduos, después del período de crecimiento estacional comienza la primera fenofase reproductiva: la floración (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Rivera y Borchert, 2001). Para que ésta se lleve a cabo los árboles también requieren agua, ya sea de lluvias invernales esporádicas, de las reservas del subsuelo (en el caso de las especies perennifolias) o de las reservas del tallo (en el de las especies de tallo suculento) (Borchert *et*

*al.*, 2004). Para florecer algunas plantas requieren un cierto fotoperiodo, la rehidratación causada por la caída foliar, la presencia de lluvias invernales o la caída de las primeras lluvias de la época húmeda (Borchert y Rivera, 2001; Rivera *et al.*, 2002). A pesar de la gran diversidad de comportamientos fenológicos florales, llama la atención que la mayoría de las especies arbóreas del BTC florecen en la temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Singh y Kushwaha, 2005b).

Tomando en cuenta el tiempo de floración, las posibles señales que la inducen y el estado de la fenología foliar durante la floración, Singh y Kushwaha (2005b) distinguieron cinco patrones diferentes en un BTC de la India: (1) floración en primavera (marzo-junio), en ramas con hojas, cuya probable señal de floración sea el incremento en la duración del día y/o la temperatura; (2) floración en lluvias (junio-agosto), en ramas con hojas, cuya señal de floración quizás sean las primeras lluvias significativas; (3) floración en otoño (septiembre-diciembre), en ramas con hojas maduras durante el período de reducción de la duración del día; (4) floración en invierno (enero-marzo), en ramas con hojas, cuya señal de floración probablemente sea la caída de hojas; y (5) floración en la estación seca (diciembre-marzo), en ramas sin hojas, poco después de la caída de hojas o después de lluvias invernales esporádicas.

La fructificación comienza cuando las flores han sido polinizadas y termina cuando el fruto maduro está listo para su dispersión. La mayoría de los frutos de las especies del BTC fructifican y se dispersan en la temporada seca, excepto las especies cuyos frutos se dispersan por animales, en las que su mayor actividad reproductiva tiene lugar durante las lluvias (Frankie *et al.*, 1974; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Justiniano y Fredericksen, 2000). Los frutos de las especies cuyos propágulos se dispersan por la acción del viento maduran durante la estación seca, cuando es más fácil dispersarse a través de grandes distancias, mientras que los frutos carnosos dispersados por animales maduran durante la temporada lluviosa, cuando la actividad animal y la humedad son mayores. La barocoria es otro síndrome común en los árboles tropicales y se caracteriza por presentar diásporas pesadas sin ninguna estructura que le ayude a su dispersión, por lo que el mejor momento para hacerlo es cuando se encuentran las condiciones apropiadas para germinar (Frankie *et al.*, 1974; Sobral y Machado, 2001).

### ***La fenología como atributo funcional***

La expresión de una estrategia fenológica es el resultado de la interacción entre factores

ecológicos (estrés hídrico, fotoperíodo y termoperíodo) y evolutivos (presiones selectivas por parte de los herbívoros, patógenos y competidores) (Newstrom *et al.*, 1994). Específicamente, en el BTC se pueden distinguir algunos patrones fenológicos, por ejemplo una tendencia de agrupación temporal más que una de distribución uniforme de los períodos de floración y fructificación a lo largo del año (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Fleming y Partridge, 1984; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). En las regiones tropicales, la producción y la caída de hojas son fenómenos relacionados con las temporadas de lluvias y secas, respectivamente (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). La diversidad de estrategias fenológicas presentes en los bosques tropicales secos ha llamado la atención de los ecólogos (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Bullock y Solís-Magallanes 1990; Singh y Kushwaha, 2005a). Esta diversidad representa a las diferentes historias naturales de cada especie, las cuales integran las estrategias específicas de reproducción y supervivencia. Además, otro factor importante en la amplitud del comportamiento fenológico es que puede variar entre años, especies y sitios (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Newstrom *et al.*, 1994; Singh y Kushwaha, 2005a).

En las últimas décadas, uno de los enfoques ecológicos que ha recibido más atención es el referente al papel de los atributos funcionales en el éxito de los seres vivos. Aunque no hay un acuerdo absoluto sobre el significado del término ‘atributo funcional’, una de las definiciones más aceptadas establece que éstos son los caracteres que tienen un impacto sobre la adecuación a través del crecimiento, reproducción o supervivencia (Violle *et al.*, 2007). De acuerdo con esta definición, el comportamiento fenológico puede ser concebido como un atributo funcional (Singh y Kushwaha, 2005a). Cuando varias especies muestran respuestas similares ante ciertos estímulos ambientales se pueden reconocer grupos funcionales. Éstos pueden estar basados en caracteres morfológicos similares que sugieren una respuesta común (*e.g.*, Díaz y Cabido, 1997; Saldaña-Acosta *et al.*, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010) en su comportamiento fenológico. En este contexto y con el fin de facilitar la interpretación de la distribución temporal de las fenofases, es útil segmentar la fenología como atributo funcional en sus componentes vegetativo (relacionado principalmente con la economía del carbono y del agua, y en última instancia con el crecimiento y la supervivencia) y reproductivo (que tiene que ver más con el éxito en la descendencia). Sin embargo, no se debe pasar por alto el hecho de que los seres vivos son sistemas integrados, de modo que sus diferentes actividades influyen

unas sobre las otras. En el caso de la fenología de las plantas leñosas, se ha enfatizado que la foliación, la floración y la fructificación no son eventos fenológicos independientes (Singh y Kushwaha, 2005b) e incluso se ha demostrado que la floración es parcial o totalmente dependiente de la actividad foliar (van Schaik *et al.*, 1993). Aun así, esta relación no es invariable, pues en ocasiones especies arbóreas con fenología foliar similar pueden diferir ampliamente en sus tiempos de floración y fructificación (Singh y Kushwaha, 2005b).

En relación con la variación temporal en la disponibilidad de agua en un sistema, uno de los contrastes más interesantes que se pueden encontrar dentro de la diversidad funcional fenológica es el existente entre los árboles tolerantes al estrés hídrico y los árboles deciduos, los cuales más bien evitan la sequía (Chabot y Hicks, 1982; Borchert, 1994; Eamus, 1999; Gurevitch *et al.*, 2002; Kushwaha y Singh, 2005; Singh y Kushwaha, 2005a; Markesteijn y Poorter, 2009; Kushwaha *et al.*, 2010). Si bien ambos grupos tienen claras adaptaciones a las épocas con un estrés hídrico fuerte, dichas adaptaciones son muy diferentes (Gurevitch *et al.*, 2002). Las especies arbóreas tolerantes al estrés hídrico son capaces de mantener sus hojas durante la mayor parte del año utilizando diversos mecanismos, entre los que destaca la formación de raíces profundas que pueden cosechar agua del subsuelo. Por el contrario, el grupo de árboles que evitan el estrés hídrico interrumpen y reanudan el crecimiento tirando y produciendo hojas nuevas en las temporadas seca y de lluvias, respectivamente. En los ecosistemas con limitaciones hídricas estacionales, los eventos reproductivos generalmente ocurren durante el período de baja actividad fotosintética o después del período de altas tasas de acumulación de reservas (Borchert *et al.*, 2004).

### ***Justificación del estudio***

En coincidencia con su carácter fuertemente temporal, el BTC ha sido objeto de numerosos estudios fenológicos (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Lieberman y Lieberman, 1984; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert *et al.*, 1994; Justiniano y Fredericksen, 2000; Borchert *et al.*, 2004; Singh y Kushwaha, 2005b; Yadav y Yadav, 2008; Kushwaha *et al.*, 2010; Luna-Nieves, 2011; Tesfaye *et al.*, 2011). Sin embargo, pocos trabajos se han hecho para entender los patrones fenológicos y comprender su papel en el proceso de sucesión secundaria. Por ejemplo, se ha mostrado que el banco de semillas parece jugar un papel relativamente modesto en la regeneración de este sistema (Mena-Gallardo, 2009; Maza-Villalobos *et al.*,



2011), lo cual podría deberse en parte al desfase entre los momentos de producción de semillas y de establecimiento de plántulas en este ecosistema. Por esta razón, surge la incógnita de qué sucede con los propágulos de los árboles de esta comunidad vegetal en términos de la temporalidad de su disponibilidad, y si esta disponibilidad de propágulos está relacionada con las épocas de actividad fotosintética de las plantas. Las preguntas centrales de esta investigación fueron las siguientes: ¿cómo son la fenología foliar y la fenología reproductiva de la comunidad arbórea de un BTC del sur de México?, y ¿es posible identificar tipos funcionales en la comunidad arbórea del BTC con base en sus caracteres fenológicos (reproductivos y vegetativos)?

### ***Objetivos***

El objetivo principal de este trabajo fue describir los patrones fenológicos vegetativos foliares y reproductivos de la comunidad arbórea de un BTC. Los objetivos específicos fueron:

- Describir los eventos fenológicos foliares y reproductivos de las especies en términos de intensidad, frecuencia, sincronía, duración y temporalidad.
- Evaluar si los caracteres fenológicos foliares y reproductivos permiten distinguir tipos funcionales.
- Evaluar la relación entre las variables climáticas y la producción de las fenofases foliares y reproductivas.

### ***Hipótesis***

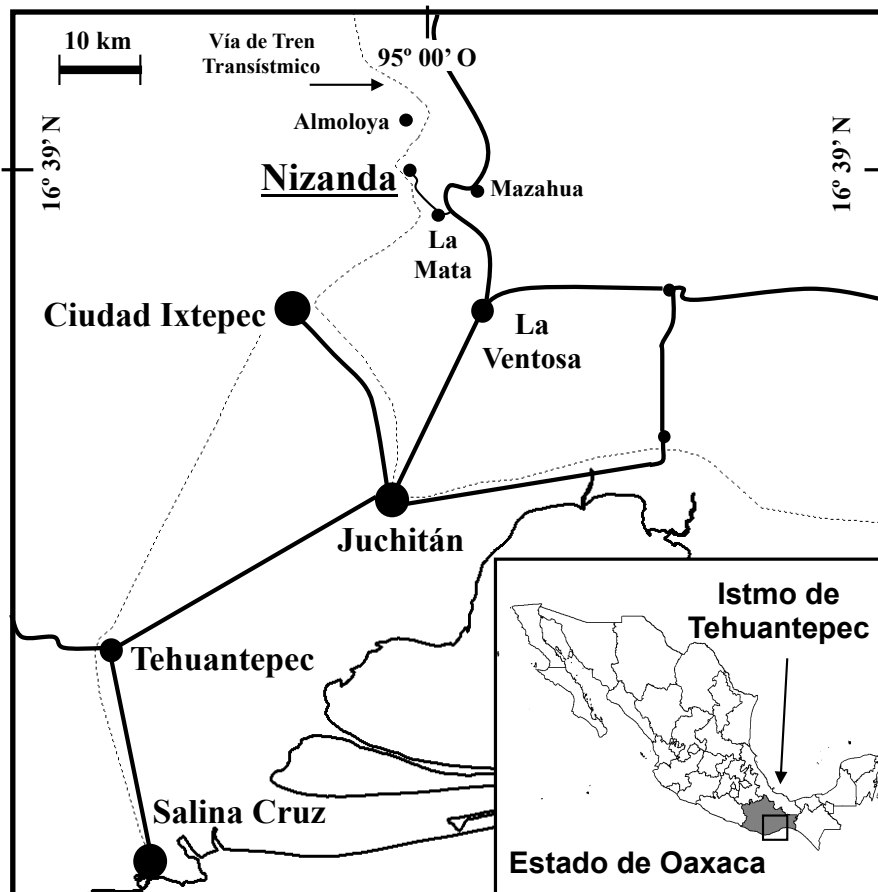
La hipótesis de trabajo subyacente en esta investigación es que la temporalidad marcada de la precipitación en la región tropical estacionalmente seca del sur de México es el factor más importante en la sincronización de la fenología de la comunidad arbórea. De manera análoga a otros estudios fenológicos en bosques tropicales estacionales, se esperaba que los patrones fenológicos dominantes de las especies arbóreas fueran la defoliación y la floración en la temporada seca, la maduración de los frutos antes de la temporada lluviosa y la producción de hojas nuevas al inicio de las lluvias (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert *et al.*, 1994; Justiniano y Fredericksen, 2000; Borchert *et al.*, 2004; Singh y Kushwaha, 2005b; Yadav y Yadav, 2008; Kushwaha *et al.*, 2010; Luna-Nieves, 2011; Tesfaye *et al.*, 2011). Sin embargo, a partir de los estudios previos y de la diversidad de factores

capaces de incidir sobre los eventos reproductivos de las plantas, se esperaba también que hubiera una mayor variedad de comportamientos fenológicos reproductivos, y por lo tanto, una cierta independencia de algunos de éstos respecto a los comportamientos fenológicos foliares.

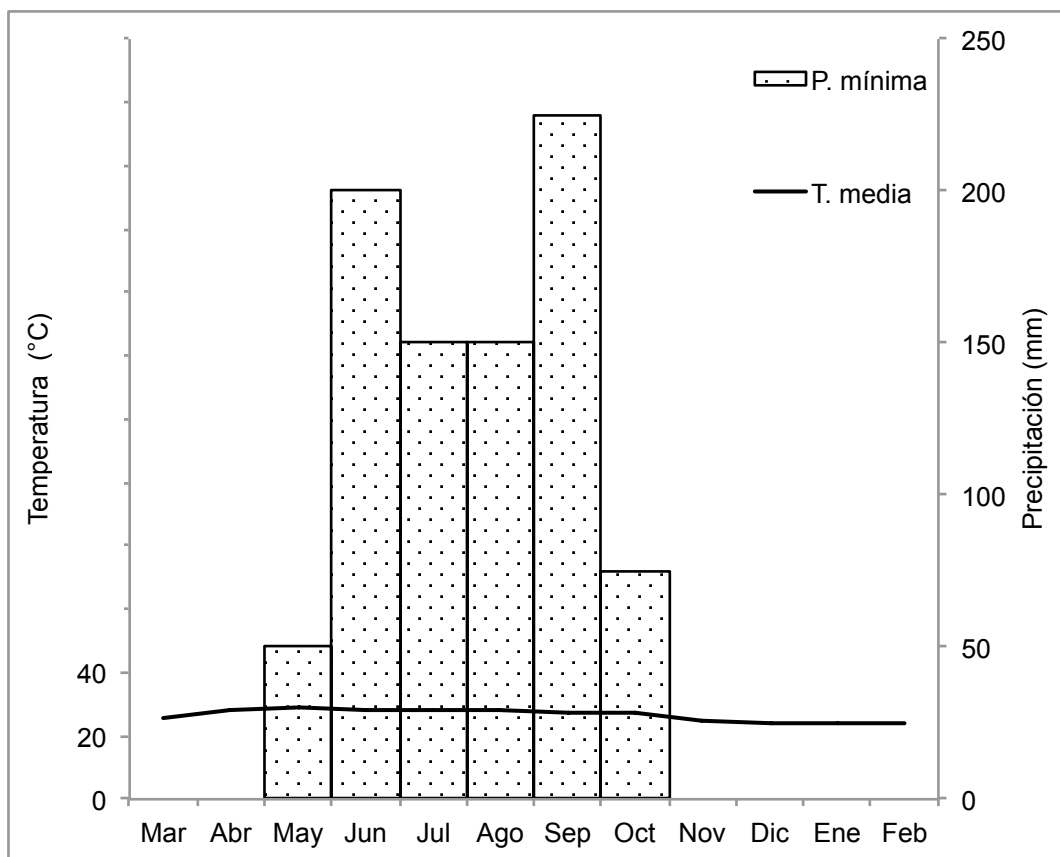
## II. MÉTODOS

### *Sitio de estudio*

El estudio se llevó a cabo en Nizanda, Oaxaca ( $16^{\circ}39'30''$  N,  $95^{\circ}00'40''$  O), localidad ubicada en la porción sur del Istmo de Tehuantepec (Figura 1). En esta región la temperatura media anual es de  $28^{\circ}\text{C}$  y la precipitación promedio anual es de 900 mm (Kupers, 2013), con una temporada seca bien marcada que va de noviembre a abril y una lluviosa de finales de mayo a mediados de octubre (Pérez-García *et al.*, 2001) (Figura 2). El BTC es el tipo de vegetación predominante en la región y el que alberga la mayor riqueza de plantas en todos los niveles taxonómicos (Pérez-García *et al.*, 2010). En este bosque se presenta un dosel con una altura promedio de aproximadamente 7 m, con árboles que alcanzan hasta 15 m.



**Figura 1.** Nizanda, el sitio de estudio, se ubica en el sur del Istmo de Tehuantepec, en el estado de Oaxaca (tomado de Pérez-García *et al.*, 2010).



**Figura 2.** Climograma de Nizanda elaborado con datos obtenidos del Atlas de Cambio Climático, Oaxaca, desarrollado por la UNIATMOS (Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales) (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2012) . La precipitación mínima representa un año promedio muy seco.

### ***Selección de especies y toma de datos fenológicos***

Un objetivo central del estudio era proporcionar información sobre la temporalidad de los eventos vegetativos y reproductivos en el contexto de la dinámica del BTC, así que la selección de especies intentó incluir el mayor número posible de árboles que tuvieran una presencia notoria (abundancia o importancia) en el proceso sucesional o en el bosque maduro. El conjunto seleccionado abarcó 32 especies arbóreas (Cuadro 1). La familia mejor representada fue Fabaceae (*sensu lato*), a la cual pertenecen 12 de las 32 especies. Por su parte, Apocynaceae, Capparaceae y Euphorbiaceae contaron con dos representantes cada una, mientras que el resto de las familias tuvieron un solo representante. Se incluyeron especies pioneras de la sucesión secundaria (*Acacia cochliacantha*, *A. picachensis*, *Havardia campylacantha*, *Lysiloma*

*divaricatum*, *Mimosa acantholoba* y *M. tenuiflora*), especies propias del bosque maduro (e.g., *Apoplanesia paniculata*, *Capparis incana*, *Coccoloba liebmannii*, *Croton pseudoniveus*, *Forchhammeria pallida*, *Jacquinia macrocarpa*, *Leucaena lanceolata*, *Senna atomaria*, *Handroanthus impetiginosus*, *Thouinia villosa* y *Zanthoxylum caribaeum*), así como especies abundantes en todo el proceso sucesional (*Amphipterygium simplicifolium*, *Bursera simaruba*, *Ceiba aesculifolia*, *Gyrocarpus mocinoi* y *Euphorbia schlechtendalii*) (van den Elzen, 2010).

**Cuadro 1.** Especies de árboles que se eligieron como representantes de la comunidad arbórea del BTC de Nizanda, Oaxaca.

Familia	Especie	Tamaño de la muestra (n)
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) Cuev.-Fig.	10
Apocynaceae	<i>Cascabela plumeriifolia</i> (Benth.) Lippold	11
	<i>Plumeria rubra</i> L.	10
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	15
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	10
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	15
Capparaceae	<i>Capparis incana</i> Kunth	10
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	10
Combretaceae	<i>Terminalia macrostachya</i> (Standl.) Alwan et Stace	10
Euphorbiaceae	<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell	9
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	10
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	10
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	9
	<i>Acacia picachensis</i> Brandegee	10
	<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	10
	<i>Caesalpinia exostemma</i> DC.	9
	<i>Erythrina lanata</i> Rose	10
	<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W.Grimes	10
	<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson	11
	<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier	9
	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	13
	<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir.	10
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	9
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby	8	
Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten et Baker f. subsp. <i>parvifolia</i> (Rose) P.E.Gibbs et Semir	11
Polygonaceae	<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	10
Primulaceae	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.	10
Resedaceae	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	10
Rhamnaceae	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	10
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	10
Sapindaceae	<i>Thouinia villosa</i> DC.	16
Zygophyllaceae	<i>Guaiacum coulteri</i> A.Gray	10

Una vez seleccionadas las especies, se hicieron recorridos por la región de Nizanda para buscar, marcar con plumón indeleble y ubicar por medio de un receptor del sistema GPS las coordenadas de los individuos de dichas especies. Inicialmente se decidió marcar 10 individuos por especie a lo largo de tres recorridos, pero de algunas especies se marcaron más árboles, mientras que de otras el tamaño final de la muestra fue menor debido a que algunos individuos fueron cortados o se perdieron (Cuadro 1). Todos los árboles seleccionados tenían un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 5 cm para asegurar la inclusión de organismos maduros.

Las observaciones sobre la fenología reproductiva y vegetativa foliar se hicieron mensualmente durante un año (marzo de 2012 – febrero de 2013). En cada fecha de observación y para cada individuo se registró la intensidad de cada fenofase, evaluándola con la escala porcentual de van der Maarel (1979), modificada de la siguiente manera: 0 = 0 %;  $1 \leq 5$  %;  $5 \% < 2 \leq 25$  %;  $25 \% < 3 \leq 50$  %;  $50 \% < 4 \leq 75$  %, y  $75 \% < 5 \leq 100$  %. Los porcentajes se refieren a la porción del volumen de la copa del individuo donde estaba presente cada fenofase, y se estimaron a partir de observaciones cuidadosas de cada uno de ellos con ayuda de binoculares. Las fenofases evaluadas para la floración fueron: (1) botones florales, (2) flores en anthesis, y (3) flores caducas; para la fructificación: (1) frutos inmaduros y (2) frutos maduros; y para la foliación: (1) hojas en expansión, (2) hojas maduras, y (3) hojas senescentes. Las fenofases en sus diferentes estadios de desarrollo se determinaron principalmente por medio de cambios en la coloración; los frutos observados se registraron como maduros cuando presentaban semillas bien desarrolladas y listas para dispersarse.

### ***Fuentes de información climatológica***

La evaluación de la precipitación y la temperatura de forma general para la región se hizo a partir de datos climatológicos tomados del *Atlas Climático y de Cambio Climático del Estado de Oaxaca, México* (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2012), los cuales representan un año promedio (temperatura media) así como un año seco (precipitación mínima) (Figura 2). Los datos climatológicos de la estación meteorológica más cercana correspondientes al año de estudio no estaban disponibles, por lo que se decidió utilizar la precipitación modelada para un año seco (promedio de los períodos de sequía 1948-1954, 1960-1964, 1970-1978, 1993-1996 y 1998-2000). Cabe mencionar que para el sitio de estudio, el año durante el cual se llevó a cabo el monitoreo de los árboles fue seco (según la opinión de los pobladores locales) y que su

temporada de lluvias se constriñó al periodo comprendido entre finales de mayo hasta el inicio de octubre, lo que coincide con un año típicamente seco (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2012). En este periodo únicamente se presentaron dos eventos fuertes de lluvia, la primera provocada por el huracán Ernesto, el 9 de agosto de 2012, y la segunda el 8 de septiembre del mismo año.

Los datos correspondientes al fotoperiodo se calcularon para la latitud específica de Nizanda con el programa de uso público *daylightHoursExplorer008*, disponible en línea en: <http://cse.unl.edu/~astrodev/flashdev2/daylightHoursExplorer/daylightHoursExplorer008.html>

### ***Análisis de datos***

La primera fase del análisis consistió en el cálculo de un conjunto de cinco índices y valores que permitieran describir los comportamientos fenológicos generales de las especies, incluyendo la aparición y la permanencia en el tiempo, el grado de sincronía entre los individuos, así como la intensidad con la que se presentaba la fenofase en cuestión. Estos indicadores fenológicos fueron intensidad, frecuencia, sincronía, duración y estacionalidad, los cuales se calcularon para la foliación, la floración y la fructificación, por separado para cada una de las especies.

Para evaluar la intensidad se utilizó el índice de Fournier (IF) modificado por Luna-Nieves (2011). El índice modificado ( $IF_m$ ) indica la proporción porcentual de la producción de estructuras en un tiempo dado y se calcula con la siguiente fórmula:

$$IF_m = \frac{\sum_i^n (X_i) 100}{m - n}$$

donde  $X_i$  = categoría de intensidad asignada en un tiempo dado a un individuo  $i$ ;  $m$  = valor máximo de la escala utilizada para cuantificar la intensidad, y  $n$  = número de observaciones por especie en un tiempo dado.

Para cada combinación especie/fenofase se calcularon valores mensuales de  $IF_m$  y éstos se promediaron para obtener un valor anual por especie/fenofase.

En segundo lugar se evaluó la frecuencia de los eventos fenológicos, término que hace referencia a su periodicidad, *i.e.*, al número de veces que se presentan en el año; la frecuencia se evaluó de manera categórica utilizando los criterios de Newstrom *et al.* (1994). De los cuatro patrones básicos descritos por ellos (continuo, subanual, anual y supranual), en este estudio no fue posible diferenciar los dos últimos debido a que se llevó a cabo en sólo un año. Sin embargo, se decidió clasificar a los casos en los que la fenofase se observó una sola vez en el

año en la categoría anual. Por otra parte, la frecuencia se clasificó como continua si la fenofase fue observada por más de diez meses, con episodios esporádicos de descanso, y como subanual si la fenofase fue observada más de una vez en el año con más de un pico.

Otro aspecto importante de la fenología de los árboles estudiados se refiere al hecho de que haya o no coincidencias temporales en su comportamiento fenológico, es decir, el grado de sincronía intraespecífica. Para calcular este atributo de las fenofases se utilizó el índice de sincronía ( $S$ ) propuesto por Freitas y Bolmgren (2008), el cual toma en cuenta el traslape de las fenofases en cada individuo con respecto al total y las diferencias en la intensidad con las que se presenta la fenofase.  $S$  puede tomar valores entre 0 y 1, donde 1 denota la máxima sincronía y 0 la falta absoluta de ella, y se calculó con la siguiente fórmula:

$$S = \sum \frac{d_i}{N}$$

donde:

$$d_i = \frac{1}{T_i} \frac{1}{N-1} \sum_{j=1}^N \sum_{t=1}^T \sqrt{f_{i,t} f_{j,t}}, j \neq i$$

donde  $d_i$  = nivel de sincronización del individuo  $i$  en relación con la población de los individuos muestreados  $j$ ;  $f$  = valor relativo de la intensidad de la fenofase, que va de 0 a 1;  $T_i$  = número total de meses donde  $f_i > 0$ ;  $N$  = número total de individuos de la población estudiada;  $j$  = individuo de la población;  $t$  = un mes del año; y  $T$  = número total de meses a través del tiempo para la población de estudio (cuando  $f_j > 0$ ).

Los valores obtenidos para cada especie y cada fenofase fueron asignados a diferentes categorías de sincronía siguiendo el esquema de Luna-Nieves (2011), de la siguiente manera: eventos fenológicos muy sincrónicos ( $S > 0.75$  pero  $\leq 1$ ), sincrónicos ( $S > 0.5$  pero  $\leq 0.75$ ), poco sincrónicos ( $S > 0.25$  pero  $\leq 0.5$ ) y asincrónicos ( $S \leq 0.25$ ).

La duración es otro rasgo cuantitativo importante en la descripción de las fenofases, ya que informa sobre cuánto tiempo éstas están presentes en el sistema. Como no hay una manera única para describir la duración, esta variable se evaluó por medio de la media, la desviación estándar y los números extremos máximo y mínimo de meses en los que se observaron las diferentes fenofases. Nuevamente siguiendo a Luna-Nieves (2011), la duración se clasificaron como breve cuando los valores fueron de menos de dos meses, intermedia cuando abarcó entre dos y cinco meses, y extensa cuando el evento se desarrolló durante más de cinco meses.



Uno de los aspectos que más interesaba conocer sobre la fenología de las especies estudiadas se refiere a la distribución de sus fenofases en el tiempo, sobre todo para determinar si algunas estaban restringidas a una temporada del año. Para este fin se hicieron análisis por especie basados en estadística circular, considerando que cada mes equivale a 30° (marzo, 0°; abril, 30°; mayo, 60°; junio, 90°; julio, 120°; agosto, 150°; septiembre, 180°; octubre, 210°; noviembre, 240°; diciembre, 270°; enero, 300°; febrero, 330°). En estos análisis el ángulo medio ( $\alpha$ ) representa la fecha pico de las fenofases y la magnitud del vector  $r$  indica la concentración de las observaciones alrededor del ángulo medio. El vector  $r$  puede presentar valores de 0 a 1, los cuales representan respectivamente concentración nula y concentración máxima de las observaciones alrededor del ángulo medio. La prueba de Rayleigh ( $z$ ) permite averiguar si las fenofases son significativamente estacionales o no; la hipótesis nula es que las observaciones se distribuyen homogéneamente en el año mientras que la hipótesis alternativa establece que las observaciones se distribuyen estacionalmente (Zar, 2010). Las estacionalidades significativas fueron clasificadas en función del ángulo medio como inicio de la temporada lluviosa (16 de mayo a 30 de julio), final de la temporada lluviosa (1° de agosto a 15 de octubre), inicio de la temporada seca (16 de octubre a 31 de enero) y final de la temporada seca (1° de febrero a 15 de mayo). Para los eventos fenológicos que no fueron significativamente estacionales en la prueba de Rayleigh, se aplicó la prueba de espaciamiento de Rao. La hipótesis alternativa de ésta es que las observaciones no se distribuyen de manera uniforme en el año, como se esperaría por azar según la hipótesis nula (Batschelet, 1981).

Para explorar la posibilidad de distinguir tipos funcionales basados en caracteres fenológicos cuantitativos (intensidad, sincronía, duración y estacionalidad) tanto foliares como reproductivos, se hicieron Análisis Jerárquico de Clasificación, Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía con sus respectivas pruebas *post-hoc* de Tukey, y Análisis de Componentes Principales (PCA). Dichos análisis estadísticos se corrieron en el programa IBM SPSS Statistics, ver. 21.0. Se hicieron dos Análisis Jerárquicos de Clasificación correspondientes a la fenología foliar y a la reproductiva, respectivamente, con el Método de Ward (también conocido como de Varianza Mínima o Método de Suma de Errores de los Cuadrados de Orloci; van Tongeren, 1995), a partir de los valores de  $IF_m$  obtenidos por especie para cada fenofase en cada mes.

Así mismo, se hicieron ANOVAs para cada carácter cuantitativo de la fenología foliar y

reproductiva (en sus diferentes estadios de desarrollo) para evaluar las diferencias entre los grupos obtenidos en las Clasificaciones Jerárquicas. Para saber qué grupos diferían entre sí, se hicieron pruebas de Tukey.

También se realizaron dos PCA a partir de dos matrices de especies  $\times$  caracteres cuantitativos fenológicos foliares (matriz 1) o reproductivos (matriz 2). La matriz de fenología foliar incluyó la duración media de las fenofases, el vector  $r$ , el índice  $S$  y el  $IF_m$  de las hojas en expansión, hojas maduras y hojas senescentes. También se incluyó el ángulo medio de las hojas en expansión y la duración del periodo decíduo. Para el PCA basado en la matriz de fenología reproductiva se emplearon la duración media, el vector  $r$ , el índice  $S$  y el índice  $IF_m$  de los botones florales, flores en antesis, frutos inmaduros y frutos maduros.

Finalmente, y con el fin de averiguar en qué medida depende la intensidad de las fenofases del clima, se hicieron análisis de correlación entre las variables climáticas de precipitación mínima, temperatura promedio y fotoperiodo con la intensidad mensual de las fenofases para las especies agrupadas según los resultados de las Clasificaciones Jerárquicas.

### III. RESULTADOS

#### *Descripción general de los eventos fenológicos*

##### *Fenología foliar*

Las 32 especies estudiadas presentaron en algún momento del año hojas en distintas etapas de desarrollo (*i.e.*, en expansión, maduras o senescentes), pero sus patrones de foliación mostraron comportamientos diferentes, con variaciones importantes en su intensidad, frecuencia, sincronía, duración y estacionalidad.

La intensidad de la presencia de las hojas (Índice de Fournier modificado;  $IF_m$ ) varió entre especies y fenofases (Cuadro 2), y en el tiempo. En promedio, las especies produjeron hojas nuevas y presentaron hojas senescentes con intensidad baja ( $IF_m \leq 20$ ), en tanto que mantuvieron sus hojas maduras con intensidad media ( $20 < IF_m \leq 50$ ). La intensidad de la producción de las hojas en expansión fue baja para casi tres cuartas partes (72 %) de las especies; a su vez, en 22 % de ellas la intensidad fue media, mientras que sólo en dos especies (6 %; *Croton pseudoniveus* y *Mimosa tenuiflora*) fue alta ( $IF_m > 50$  %). La intensidad de las hojas maduras fue alta para más de la mitad (53 %) de las especies, siendo el valor más alto el de *Guaiacum coulteri* (78.5 %). En las especies restantes se presentaron valores medios del  $IF_m$  para las hojas maduras. La intensidad de la senescencia foliar fue baja para todas las especies.

En cuanto a la frecuencia, la mayoría de las especies produjeron, mantuvieron y tiraron sus hojas una vez al año (Cuadro 3, Apéndice I). Una proporción grande de especies (69 %) produjo hojas nuevas anualmente, mientras que 31 % lo hizo de manera subanual, presentando estas últimas ellas dos picos. Más de la mitad de las especies estudiadas presentó anualmente hojas maduras por menos de diez meses, en contraste con 15 especies que mostraron un patrón de foliación continuo para las hojas maduras, pues las presentaron durante más de diez meses. La senescencia foliar ocurrió en todas las especies con una frecuencia anual.

A nivel interespecífico las hojas nuevas se produjeron con sincronía baja ( $0.25 < S \leq 0.5$ ), las hojas maduras se mantuvieron de manera sincrónica ( $0.5 < S \leq 0.75$ ) y las hojas senescentes se tiraron asincrónicamente ( $S \leq 0.25$ ) (Cuadro 4). Siete especies produjeron hojas en expansión de manera asincrónica, diez lo hicieron de forma poco sincrónica y 12 lo hicieron sincrónicamente (*e.g.*, *Acacia cochliacantha*, *Erythrina lanata* y *Senna atomaria*). Solamente

tres especies produjeron hojas nuevas de forma muy sincrónica ( $0.75 < S \leq 1$ ; *Bursera simaruba*, *Gyrocarpus mocinoi* y *Handroanthus impetiginosus*). A su vez, las hojas maduras estuvieron presentes de manera sincrónica en casi todas las especies, con excepción de *Leucaena lanceolata*, *Guaiacum coulteri* y *Handroanthus impetiginosus*, que las retuvieron ya sea de manera poco sincrónica (la primera especie) y muy sincrónica (las otras dos). La senescencia de las hojas ocurrió de manera asincrónica para la mayoría de las especies y en las que presentaron sincronía (*Amphipterygium simplicifolium*, *Cochlospermum vitifolium*, *Lonchocarpus emarginatus* y *Terminalia macrostachya*), ésta fue baja. El índice de sincronía correspondiente a hojas senescentes no se pudo calcular para *Mimosa tenuiflora* debido a que las observaciones de dicha fenofase fueron insuficientes.

En términos de la duración, en promedio las especies produjeron hojas nuevas durante tres meses, mantuvieron sus hojas maduras por ocho meses y medio, y exhibieron hojas senescentes también a lo largo de tres meses (Cuadro 5). Un poco más de la mitad (53 %) de las especies presentó una duración intermedia (3-5 meses) para las hojas en expansión; también hubo especies de duración breve ( $\leq 2$  meses) y sólo cinco especies mostraron una duración extensa ( $> 5$  meses). La duración de las hojas maduras fue extensa en 84 % de las especies y sólo en *Amphipterygium simplicifolium*, *Bursera simaruba*, *Erythrina lanata*, *Gyrocarpus mocinoi* y *Plumeria rubra* permanecieron las hojas de esta categoría entre 3 y 5 meses. En cuanto a las hojas senescentes, una proporción grande (66 %) de las especies presentó una duración intermedia, mientras que las proporciones de especies cuyas hojas senescentes tuvieron una duración breve o extensa fueron similares (19 % y 16 %, respectivamente).

El componente relacionado con la estacionalidad de la fenología foliar también fue muy variable, ya que se observaron casos tanto con estacionalidad significativa como no significativa para todos los estadios de desarrollo (Cuadro 6). En promedio, las especies produjeron hojas nuevas sólo al inicio de la temporada lluviosa (final de mayo a julio), mantuvieron sus hojas de manera no estacional, pero presentaron sus hojas senescentes preferentemente al inicio de la temporada seca (octubre a enero). La mayoría de las especies produjeron hojas nuevas cerca de la transición de la temporada seca a la lluviosa (53 % de ellas sólo al inicio de la temporada lluviosa y 25 % en febrero y mayo, al final de la temporada seca). En contraste, dos especies (*Caesalpinia exostemma* y *Lonchocarpus emarginatus*) lo hicieron al final de la temporada lluviosa, mientras que una (*Coccoloba liebmannii*) las produjo al inicio de

la temporada seca. En las otras especies (12 %) la producción de hojas nuevas no fue estacional. A pesar de la falta de una preferencia significativa para las hojas en expansión de *Forchhammeria pallida* y *Jacquinia macrocarpa*, cabe mencionar que su ángulo medio  $\alpha$  también correspondió con el inicio de la temporada seca. A su vez, *Croton pseudoniveus* y *Mimosa tenuiflora* mostraron un patrón bimodal en la estacionalidad de la presencia de hojas en expansión ( $U = 299.15$  y  $U = 309.77$ , respectivamente,  $\alpha < 0.01$ ). La presencia de hojas maduras no fue significativamente estacional en 44 % de las especies y fue estacional en 17, al final de la temporada seca (*Jacquinia macrocarpa*) o durante las lluvias. En la mayoría de las especies las hojas senescentes se concentraron al final de la temporada seca (47 %) o hasta el inicio de las lluvias (37.5 %), y sólo en *Forchhammeria pallida* y *Mimosa tenuiflora* su presencia no fue significativamente estacional.

#### *Fenología reproductiva: floración y fructificación*

En el estudio fue posible hacer registros tanto de eventos de floración como de fructificación en todas sus fases de desarrollo en 27 de las 32 especies incluidas. En términos de intensidad, el promedio de las especies produjo flores y frutos, en sus diferentes estadios de desarrollo, con intensidad baja ( $IF_m \leq 20$ ). La intensidad de las fenofases reproductivas fue baja para la gran mayoría de las especies, con algunas excepciones notables (Cuadro 2). *Acacia cochliacantha* presentó una intensidad media en la producción de botones florales y la intensidad en *Croton pseudoniveus* fue alta para la misma fenofase. *Euphorbia schlechtendalii* fue la única especie que presentó una intensidad media en la producción de flores en anthesis, durante la temporada seca, y *Bursera simaruba* y *Senna atomaria* fueron las únicas especies que presentaron una intensidad media en la producción de frutos inmaduros.

La frecuencia de los eventos de floración y fructificación fue anual para todas las especies, con excepción de las dos especies para las que no se registró ningún evento reproductivo (Cuadro 3, Apéndice I).

No se pudieron calcular los índices de sincronía de ciertas especies y fenofases pues las observaciones no fueron suficientes. Los siguientes valores toman en cuenta únicamente a las especies cuyo índice de sincronía sí se pudo calcular. En general, en las especies de estudio la floración fue más sincrónica que la fructificación. En términos interespecíficos la floración fue asincrónica en sus diferentes estadios de desarrollo (Cuadro 4). Los botones florales se

produjeron de manera asincrónica en la mayoría de las especies; en contraste, una tercera parte (27 %) presentó sincronía baja y 22 % (*Acacia picachensis*, *Cochlospermum vitifolium* y *Mimosa tenuiflora*, entre otras) produjeron botones de forma sincrónica. La antesis de las flores también ocurrió de manera asincrónica en la mayoría de las especies, pero ésta fue poco sincrónica en 18 % y sincrónica en 14 % (*Acacia cochliacantha*, *Acacia picachensis* y *Caesalpinia exostemma*). Las flores caducas también presentaron asincronía en la mayoría de las especies y sólo *Cochlospermum vitifolium* y *Leucaena lanceolata* presentaron una sincronía baja ( $S = 0.33$  y  $0.30$ , respectivamente).

La duración de las etapas de floración fue mayoritariamente breve (Cuadro 7): los botones florales del promedio de las especies se produjeron durante dos meses, su antesis duró un mes y sus flores caducas estuvieron presentes cerca de medio mes, aunque ciertas especies mostraron una duración de los botones florales de entre tres y cinco meses (e.g., *Acacia cochliacantha*, *Cascabela plumeriifolia* y *Cochlospermum vitifolium*). El caso de *Croton pseudoniveus* fue notablemente diferente, porque en esta especie se registró la presencia de botones florales en periodos de hasta ocho meses y medio. Las flores en antesis de *Acacia cochliacantha*, *Cascabela plumeriifolia*, *Cochlospermum vitifolium*, *Erythrina lanata*, *Euphorbia schlechtendalii* y *Senna atomaria* también tuvieron duraciones intermedias. Las flores caducas duraron menos de dos meses y en algunas especies esta fase de la floración no fue observada (e.g., *Jacaratia mexicana*, *Lysiloma divaricatum* y *Zanthoxylum caribaeum*).

En cuanto a la estacionalidad de las fenofases reproductivas, no se observaron botones florales ni flores en antesis de *Apoplansia paniculata*, pero sí flores caducas, aunque su temporalidad no fue significativa. Tampoco se observaron flores caducas en una quinta parte de las especies arbóreas cuya floración fue registrada con alguna fenofase (Cuadro 8). Proporciones variables de las especies no presentaron temporalidad significativa en la producción de botones florales (24 %), flores en antesis (34 %) y flores caducas (66 %), respectivamente. El promedio de las especies floreció temporalmente, produciendo los botones florales al inicio de la temporada seca y abriendo sus flores al final de la misma. Los ángulos medios de las especies con estacionalidades significativas se presentaron al inicio y al final de la temporada seca e inicio de lluvias, principalmente. Sólo en *Leucaena lanceolata* y *Lonchocarpus emarginatus* se registró la presencia de botones florales al final de la temporada de lluvias, mientras que *Cascabela plumeriifolia* y *Lonchocarpus emarginatus* presentaron

flores en antesis y flores caducas al final de la misma.

Para la fructificación el número de observaciones de las fenofases también limitó el cálculo del índice de sincronía. A nivel interespecífico la fructificación fue asincrónica en ambos estadios de desarrollo (Cuadro 4). En su mayoría las especies produjeron frutos inmaduros de manera asincrónica, o con una sincronía baja, siendo este último el caso de *Cascabela plumeriifolia*, *Cochlospermum vitifolium* y *Jacaratia mexicana*, entre otras. Los frutos maduros se presentaron de manera sincrónica en *Acacia cochliacantha*, poco sincrónica en *Cochlospermum vitifolium*, *Mimosa acantholoba* y *Mimosa tenuiflora*, y asincrónica en el restante 84 % de las especies.

Una especie en promedio presentó frutos inmaduros durante dos meses y frutos maduros durante mes y medio (Cuadro 9). Más de la mitad de las especies con registro de frutos inmaduros los presentaron durante menos de dos meses, 39 % los presentó entre dos y cinco meses (e.g., *Acacia cochliacantha*, *Bursera simaruba* y *Jacquinia macrocarpa*) y sólo en *Senna atomaria* los frutos inmaduros estuvieron presentes durante más de cinco meses. En contraste con la duración corta ( $\leq 2$  meses) de la presencia de frutos maduros en la mayoría de las especies, 34 % de ellas retuvo los frutos maduros entre dos y cinco meses (e.g., *Acacia cochliacantha*, *Erythrina lanata* y *Senna atomaria*).

De las 29 especies con registros de fructificación, *Amphipterigyum simplicifolium* fue la única especie para la cual no se observaron frutos inmaduros. La estacionalidad de los frutos inmaduros y frutos maduros no fue significativa en 24 y 48 % de las especies, respectivamente. Los frutos de las especies con un comportamiento significativamente estacional se produjeron en la temporada seca (ya sea al inicio o al final) y al inicio de las lluvias, principalmente. El promedio de las especies presentó frutos inmaduros y maduros de forma temporal, con los respectivos picos al inicio y al final de la temporada seca (Cuadro 10). Sólo en tres especies se registraron frutos de forma muy temporal al final de las lluvias (frutos maduros para *Acacia picachensis*, frutos inmaduros para *Cascabela plumeriifolia* y ambos para *Zanthoxylum caribaeum*).

**22 Cuadro 2.** Promedio anual del índice de intensidad de Fournier (IF<sub>m</sub>) de la producción de las fenofases vegetativas foliares y reproductivas de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Abreviaturas: B = intensidad baja ( $\leq 20\%$ ), M = intensidad media ( $>20$  y  $\leq 50\%$ ), A = intensidad alta ( $>50\%$ ), NO = no se observó. Los valores de intensidad de las fenofases hoja senescente y flor caduca fueron bajos para todas las especies.

Especie	Hoja			Flor			Fruto	
	en expansión	madura	senescente	botón	en antesis	caduca	inmaduro	maduro
<i>Acacia cochliacantha</i>	M (35.93)	M (43.15)	B (5.18)	M (21.85)	B (18.33)	B (3.33)	B (15.19)	B (11.85)
<i>Acacia picachensis</i>	B (13.81)	A (56.19)	B (6.43)	B (6.19)	B (5.48)	B (0.48)	B (4.52)	B (11.90)
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	B (14.96)	M (24.83)	B (9.00)	B (0.83)	B (0.33)	B (0.17)	NO	B (4.50)
<i>Apoplanesia paniculata</i>	B (9.30)	A (56.48)	B (12.48)	NO	NO	B (0.19)	B (0.33)	B (0.50)
<i>Bursera simaruba</i>	B (15.33)	M (31.89)	B (6.56)	B (2.22)	B (0.11)	B (0.44)	M (24.22)	B (3.33)
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	M (23.81)	A (64.63)	B (7.01)	B (11.40)	B (11.63)	B (1.82)	B (15.47)	B (0.45)
<i>Caesalpinia exostemma</i>	B (16.11)	A (61.30)	B (2.04)	B (7.22)	B (7.22)	B (3.33)	B (10.00)	B (6.67)
<i>Capparis incana</i>	M (22.89)	A (74.07)	B (1.33)	B (7.11)	B (5.87)	B (1.67)	B (5.00)	B (0.67)
<i>Ceiba aesculifolia</i>	B (18.64)	M (35.76)	B (6.06)	B (11.36)	B (1.21)	B (1.21)	B (7.88)	B (2.12)
<i>Coccoloba liebmanni</i>	B (2.00)	A (68.17)	B (7.67)	B (3.17)	B (3.17)	B (2.17)	B (4.17)	B (1.67)
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	M (24.50)	M (35.83)	B (12.50)	B (18.00)	B (11.17)	B (4.00)	B (15.33)	B (14.50)
<i>Croton pseudoniveus</i>	A (52.78)	A (53.33)	B (10.19)	A (52.78)	B (3.15)	B (0.74)	B (5.56)	B (0.19)
<i>Erythrina lanata</i>	B (14.17)	M (31.33)	B (7.00)	B (7.33)	B (5.67)	B (1.67)	B (1.00)	B (11.33)
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	B (14.50)	M (38.33)	B (6.00)	B (9.50)	M (25.50)	B (4.50)	B (12.83)	B (0.50)
<i>Forchhammeria pallida</i>	B (3.17)	A (73.17)	B (3.00)	B (3.33)	B (1.17)	B (0.50)	B (10.83)	B (0.83)
<i>Guaiaicum coulteri</i>	B (7.67)	A (78.50)	B (6.00)	B (2.00)	B (0.67)	NO	B (1.00)	B (0.50)
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	B (14.33)	M (27.50)	B (5.50)	B (1.33)	B (1.00)	B (0.67)	B (0.83)	B (0.17)
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	B (8.44)	M (36.44)	B (9.89)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Havardia campylacantha</i>	B (15.22)	A (61.67)	B (5.13)	B (5.00)	B (2.50)	B (1.00)	B (0.50)	B (1.00)
<i>Jacaratia mexicana</i>	B (14.83)	M (29.17)	B (5.00)	B (7.50)	B (6.67)	NO	B (19.00)	B (5.33)
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	B (2.83)	A (50.50)	B (5.67)	B (13.17)	B (3.50)	B (2.67)	B (8.50)	B (5.50)
<i>Krugiodendron ferreum</i>	B (6.80)	A (67.44)	B (7.42)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	B (8.95)	A (69.14)	B (19.17)	B (3.79)	B (2.58)	NO	NO	NO
<i>Leucaena lanceolata</i>	M (32.34)	A (51.71)	B (4.09)	B (11.36)	B (7.88)	B (4.70)	B (8.90)	B (11.62)
<i>Lysiloma divaricatum</i>	B (5.64)	A (53.59)	B (6.28)	B (1.15)	B (2.44)	NO	B (2.56)	B (5.38)
<i>Mimosa acantholoba</i>	M (25.83)	M (46.00)	B (8.00)	B (4.17)	B (1.33)	B (0.50)	B (2.67)	B (10.17)
<i>Mimosa tenuiflora</i>	A (52.59)	A (53.33)	B (1.30)	B (19.44)	B (4.44)	B (2.22)	B (6.48)	B (9.07)
<i>Plumeria rubra</i>	B (14.17)	M (32.00)	B (3.83)	B (10.67)	B (10.33)	NO	B (11.50)	B (2.17)
<i>Senna atomaria</i>	M (29.76)	M (44.19)	B (7.46)	B (11.71)	B (14.68)	B (0.48)	M (27.40)	B (5.39)
<i>Terminalia macrostachya</i>	B (5.50)	A (50.33)	B (16.67)	B (0.50)	B (0.67)	B (1.83)	B (0.17)	B (1.17)
<i>Thouinia villosa</i>	B (10.83)	M (48.54)	B (14.90)	B (17.19)	B (1.56)	B (1.56)	B (1.88)	B (0.63)
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	B (12.50)	M (41.67)	B (4.83)	B (1.67)	B (0.83)	NO	B (3.00)	B (2.00)
Promedio	B (17.19)	M (49.69)	B (7.32)	B (9.41)	B (5.55)	B (1.74)	B (8.10)	B (4.52)



**Cuadro 3.** Frecuencia de la foliación en los diferentes estadios de desarrollo de las hojas, y frecuencia de la floración y la fructificación de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Categorías: anual = un evento fenológico al año, subanual = dos o más eventos fenológicos al año, continua = actividad fenológica continua por más de diez meses, NO = no se observó.

Especie	Foliación			Floración	Fructificación
	hoja en expansión	hoja madura	hoja senescente		
<i>Acacia cochliacantha</i>	Subanual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Acacia picachensis</i>	Anual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Bursera simaruba</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Caesalpinia exostemma</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Capparis incana</i>	Anual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Ceiba aesculifolia</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Coccoloba liebmannii</i>	Anual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Croton pseudoniveus</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Erythrina lanata</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Forchhammeria pallida</i>	Anual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Guaiacum coulteri</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Anual	Anual	Anual	NO	NO
<i>Havardia campylacantha</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Jacaratia mexicana</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Krugiodendron ferreum</i>	Anual	Continua	Anual	NO	NO
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	NO
<i>Leucaena lanceolata</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Lysiloma divaricatum</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Mimosa acantholoba</i>	Anual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Mimosa tenuiflora</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Plumeria rubra</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Senna atomaria</i>	Subanual	Continua	Anual	Anual	Anual
<i>Terminalia macrostachya</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Thouinia villosa</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual
Moda	Anual	Anual	Anual	Anual	Anual

**Cuadro 4.** Índices de sincronía de la foliación, floración y fructificación, en sus distintos estadios de desarrollo, de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Abreviaturas: A = asincrónica ( $\leq 0.25$ ), B = baja sincronía ( $> 0.25$  y  $\leq 0.5$ ), S = sincrónica ( $> 0.5$  y  $\leq 0.75$ ), M = muy sincrónica ( $>0.75$  y  $\leq 1$ ), NO = no se observó o no se pudo calcular porque los datos fueron insuficientes.

Especie	Hoja			Flor			Fruto	
	en	madura	senescent	botón	en	caduca	inmaduro	maduro
<i>Acacia cochliacantha</i>	S (0.72)	S (0.60)	A (0.13)	S (0.68)	S (0.53)	A (0.24)	S (0.52)	S (0.55)
<i>Acacia picachensis</i>	S (0.52)	S (0.60)	A (0.13)	S (0.56)	S (0.55)	NO	A (0.16)	A (0.16)
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	S (0.53)	S (0.65)	B (0.30)	NO	NO	NO	NO	A (0.02)
<i>Apoplanesia paniculata</i>	B (0.39)	S (0.66)	A (0.19)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Bursera simaruba</i>	M (0.80)	S (0.75)	A (0.24)	A (0.15)	NO	NO	A (0.16)	A (0.06)
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	B (0.49)	S (0.66)	A (0.16)	A (0.18)	A (0.22)	A (0.02)	B (0.25)	NO
<i>Caesalpinia exostemma</i>	B (0.48)	S (0.66)	A (0.03)	S (0.54)	S (0.58)	A (0.17)	A (0.25)	A (0.09)
<i>Capparis incana</i>	B (0.32)	S (0.75)	A (0.02)	A (0.19)	A (0.16)	A (0.04)	A (0.11)	NO
<i>Ceiba aesculifolia</i>	S (0.70)	S (0.72)	A (0.17)	B (0.31)	NO	A (0.02)	A (0.14)	A (0.02)
<i>Coccoloba liebmanni</i>	A (0.01)	S (0.68)	A (0.13)	A (0.08)	A (0.11)	A (0.03)	A (0.02)	NO
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B (0.44)	S (0.63)	B (0.30)	S (0.57)	B (0.34)	B (0.30)	B (0.47)	B (0.43)
<i>Croton pseudoniveus</i>	B (0.46)	S (0.62)	A (0.19)	S (0.69)	A (0.07)	NO	A (0.12)	NO
<i>Erythrina lanata</i>	S (0.61)	S (0.75)	A (0.25)	A (0.15)	A (0.12)	A (0.05)	A (0.05)	A (0.09)
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	B (0.49)	S (0.68)	A (0.25)	A (0.18)	B (0.50)	A (0.07)	B (0.33)	A (0.01)
<i>Forchhammeria pallida</i>	A (0.02)	S (0.65)	A (0.01)	A (0.07)	NO	NO	A (0.08)	NO
<i>Guaiacum coulteri</i>	A (0.13)	M (0.78)	A (0.12)	A (0.04)	A (0.02)	NO	A (0.01)	A (0.01)
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	M (0.77)	S (0.71)	A (0.24)	NO	A (0.01)	NO	NO	NO
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	M (0.88)	M (0.83)	A (0.17)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Havardia campylacantha</i>	B (0.28)	S (0.67)	A (0.08)	B (0.29)	A (0.08)	A (0.01)	NO	NO
<i>Jacaratia mexicana</i>	S (0.61)	S (0.62)	A (0.24)	A (0.09)	A (0.14)	NO	B (0.28)	A (0.15)
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	A (0.05)	S (0.59)	A (0.08)	B (0.33)	A (0.12)	A (0.05)	A (0.10)	A (0.04)
<i>Krugiodendron ferreum</i>	B (0.41)	S (0.72)	A (0.15)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	A (0.21)	S (0.71)	B (0.27)	A (0.07)	A (0.07)	NO	NO	NO
<i>Leucaena lanceolata</i>	B (0.43)	B (0.45)	A (0.08)	B (0.34)	B (0.26)	B (0.33)	A (0.17)	A (0.16)
<i>Lysiloma divaricatum</i>	A (0.07)	S (0.64)	A (0.12)	A (0.01)	A (0.12)	NO	A (0.04)	A (0.06)
<i>Mimosa acantholoba</i>	S (0.62)	S (0.59)	A (0.14)	A (0.02)	A (0.02)	NO	A (0.10)	B (0.26)
<i>Mimosa tenuiflora</i>	S (0.55)	S (0.61)	NO	S (0.59)	A (0.20)	A (0.07)	B (0.44)	B (0.40)
<i>Plumeria rubra</i>	S (0.59)	S (0.74)	A (0.15)	A (0.24)	A (0.24)	NO	A (0.12)	A (0.02)
<i>Senna atomaria</i>	S (0.53)	S (0.63)	A (0.18)	B (0.26)	B (0.31)	NO	B (0.27)	A (0.10)
<i>Terminalia macrostachya</i>	A (0.24)	S (0.72)	B (0.26)	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Thouinia villosa</i>	S (0.56)	S (0.71)	A (0.22)	B (0.28)	A (0.02)	A (0.02)	A (0.06)	NO
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	S (0.59)	S (0.73)	A (0.14)	A (0.02)	NO	NO	A (0.02)	A (0.01)
Sincronía interespecífica	B (0.48)	S (0.70)	A (0.17)	A (0.22)	A (0.15)	A (0.04)	A (0.13)	A (0.08)

**Cuadro 5.** Duración en meses de la foliación de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Categorías: breve ( $\leq 2$  meses), intermedia ( $> 2$  y  $\leq 5$  meses) y extensa ( $> 5$  meses). Para cada especie se presentan los datos para hojas en expansión (E), hojas maduras (M) y hojas senescentes (S).

Especie		Media ( $\pm$ D.E.)	Moda	Mínimo - Máximo	Clasificación
<i>Acacia cochliacantha</i>	E	5.00 (0.94)	5.00	5 - 7	Intermedia
	M	7.60 (1.44)	8.00	7-10	Extensa
	S	2.40 (1.61)	4.50	0 - 5	Intermedia
<i>Acacia picachensis</i>	E	3.30 (1.64)	2.00	1 - 6	Intermedia
	M	10.20 (1.69)	10.50	7 - 12	Extensa
	S	2.60 (1.90)	2.00	1 - 6	Intermedia
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	E	3.20 (2.35)	1.00	1 - 7	Intermedia
	M	4.00 (0.47)	4.00	3 - 5	Intermedia
	S	2.90 (0.88)	3.00	1 - 4	Intermedia
<i>Apoplanesia paniculata</i>	E	2.00 (1.15)	2.00	1 - 4	Intermedia
	M	9.70 (1.06)	10.00	8 - 11	Extensa
	S	5.60 (1.58)	5.50	3 - 8	Extensa
<i>Bursera simaruba</i>	E	2.27 (0.57)	2.00	2 - 4	Intermedia
	M	4.80 (0.75)	5.00	4 - 7	Intermedia
	S	2.47 (0.72)	2.00	1 - 4	Intermedia
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	E	4.18 (1.94)	4.00	1 - 7	Intermedia
	M	10.67 (1.12)	11.00	9 - 12	Extensa
	S	3.73 (1.56)	3.50	1 - 6	Intermedia
<i>Caesalpinia exostemma</i>	E	2.90 (1.68)	3.00	1 - 7	Intermedia
	M	9.60 (1.42)	10.00	10 - 12	Extensa
	S	1.00 (1.06)	1.00	0 - 3	Breve
<i>Capparis incana</i>	E	5.10 (2.23)	4.00	2 - 9	Intermedia
	M	11.90 (0.32)	12.00	11 - 12	Extensa
	S	0.70 (0.95)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Ceiba aesculifolia</i>	E	2.91 (1.20)	3.00	1 - 5	Intermedia
	M	5.64 (1.18)	5.00	4 - 8	Extensa
	S	2.64 (1.36)	2.00	1 - 5	Intermedia
<i>Coccoloba liebmannii</i>	E	0.60 (1.07)	0.00	0 - 3	Breve
	M	11.60 (0.70)	12.00	10 - 12	Extensa
	S	4.00 (2.05)	3.50	1 - 7	Intermedia
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	E	5.70 (2.21)	6.00	1 - 9	Extensa
	M	6.60 (2.07)	6.00	4 - 10	Extensa
	S	4.50 (1.35)	4.00	3 - 7	Intermedia
<i>Croton pseudoniveus</i>	E	8.00 (1.58)	8.00	6 - 10	Extensa
	M	10.33 (1.00)	10.50	9 - 12	Extensa
	S	5.22 (1.30)	6.00	3 - 7	Extensa
<i>Erythrina lanata</i>	E	2.60 (0.84)	3.00	1 - 4	Intermedia
	M	5.00 (0.47)	5.00	4 - 6	Intermedia
	S	2.70 (1.06)	3.00	1 - 5	Intermedia
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	E	3.00 (1.33)	3.50	1 - 5	Intermedia
	M	6.60 (1.07)	6.00	6 - 9	Extensa
	S	2.60 (1.17)	3.00	1 - 5	Intermedia
<i>Forchhammeria pallida</i>	E	0.40 (0.52)	0.00	0 - 1	Breve
	M	11.30 (0.67)	11.00	10 - 12	Extensa
	S	1.60 (1.35)	2.00	0 - 4	Breve
<i>Guaiacum coulteri</i>	E	1.40 (1.07)	1.00	0 - 3	Breve
	M	12.00 (0.00)	12.00	12	Extensa
	S	2.90 (1.73)	3.00	1 - 5	Intermedia
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	E	2.10 (0.32)	2.00	2 - 3	Intermedia

**Cuadro 5.** Continúa.

	M	4.30	(0.48)	4.00	4 - 5	Intermedia
	S	2.20	(0.79)	2.00	1 - 4	Intermedia
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	E	1.13	(0.35)	1.00	1 - 2	Breve
	M	5.07	(0.70)	5.00	4 - 6	Extensa
	S	4.40	(1.55)	4.00	2 - 7	Intermedia
<i>Havardia campylacantha</i>	E	2.80	(0.92)	2.00	2 - 4	Intermedia
	M	10.40	(1.17)	10.00	9 - 12	Extensa
	S	2.40	(1.51)	3.00	0 - 5	Intermedia
<i>Jacaratia mexicana</i>	E	2.40	(0.84)	2.00	1 - 4	Intermedia
	M	5.40	(1.26)	5.00	4 - 8	Extensa
	S	1.80	(0.63)	2.00	1 - 3	Breve
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	E	0.50	(0.71)	0.00	0 - 2	Breve
	M	9.70	(1.49)	10.00	7 - 12	Extensa
	S	2.80	(1.32)	3.00	1 - 5	Intermedia
<i>Krugiodendron ferreum</i>	E	0.90	(0.57)	1.00	0 - 2	Breve
	M	10.78	(0.83)	10.00	10 - 12	Extensa
	S	3.50	(1.43)	4.50	1 - 5	Intermedia
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	E	1.82	(1.25)	2.00	0 - 5	Breve
	M	11.44	(0.73)	12.00	10 - 12	Extensa
	S	6.00	(1.34)	6.00	4 - 7	Extensa
<i>Leucaena lanceolata</i>	E	5.82	(0.75)	6.00	5 - 7	Extensa
	M	9.86	(1.96)	12.00	7 - 12	Extensa
	S	2.27	(1.56)	1.50	0 - 5	Intermedia
<i>Lysiloma divaricatum</i>	E	1.31	(1.18)	0.50	0 - 3	Breve
	M	9.46	(0.88)	10.00	8 - 11	Extensa
	S	3.38	(1.39)	4.00	1 - 5	Intermedia
<i>Mimosa acantholoba</i>	E	4.20	(2.97)	3.50	2 - 12	Intermedia
	M	9.00	(1.15)	9.00	7 - 11	Extensa
	S	3.50	(1.78)	4.00	0 - 6	Intermedia
<i>Mimosa tenuiflora</i>	E	9.56	(1.67)	9.70	7 - 12	Extensa
	M	10.00	(1.00)	10.00	8 - 11	Extensa
	S	0.67	(1.00)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Plumeria rubra</i>	E	2.40	(0.84)	2.00	1 - 4	Intermedia
	M	4.90	(0.74)	5.00	4 - 6	Intermedia
	S	1.90	(0.74)	2.00	1 - 3	Breve
<i>Senna atomaria</i>	E	6.50	(1.85)	7.00	4 - 9	Extensa
	M	10.38	(1.19)	10.50	8 - 12	Extensa
	S	3.13	(1.96)	3.00	0 - 7	Intermedia
<i>Terminalia macrostachya</i>	E	1.10	(0.57)	1.00	0 - 2	Breve
	M	8.00	(1.25)	8.00	6 - 10	Extensa
	S	6.30	(1.34)	6.50	3 - 8	Extensa
<i>Thouinia villosa</i>	E	2.25	(2.19)	2.00	1 - 5	Intermedia
	M	8.00	(4.21)	8.00	7 - 9	Extensa
	S	6.63	(3.60)	7.00	4 - 10	Extensa
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	E	1.80	(1.03)	1.00	1 - 4	Breve
	M	6.60	(1.07)	6.50	5 - 9	Extensa
	S	2.30	(1.06)	2.00	1 - 4	Intermedia
Promedio	E	3.10	(2.19)	2.40	0.50 - 9.50	Intermedia
	M	8.46	(2.55)	6.60	4 - 11.90	Extensa
	S	3.15	(1.54)	2.85	0.60 - 6.62	Intermedia

**Cuadro 6.** Estacionalidad promedio de las fenofases vegetativas foliares de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. \* = estacionalidad significativa ( $P < 0.05$ ). Estaciones: inicio lluvias (final de mayo a julio), final lluvias (agosto a inicio de octubre), inicio seca (octubre a enero) y final seca (febrero a mayo). Para cada especie se presentan los datos para hojas en expansión (E), hojas maduras (M) y hojas senescentes (S).

Especie		Ángulo medio (°)	Estacionalidad (r)	Rayleigh (z)	Estación
<i>Acacia cochliacantha</i>	E	124.73 (inicio de julio)	0.62	18.94*	Inicio lluvias
	M	119.86 (final de junio)	0.27	5.43*	Inicio lluvias
	S	57.70 (final de abril)	0.74	13.16*	Final seca
<i>Acacia picachensis</i>	E	100.58 (inicio de junio)	0.79	16.34*	Inicio lluvias
	M	103.95	0.13	1.64	
	S	48.18 (mitad de abril)	0.55	7.78*	Final seca
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	E	89.95 (final de mayo)	0.50	7.90*	Inicio lluvias
	M	173.08 (final de agosto)	0.82	26.73*	Final lluvias
	S	169.74 (mitad de agosto)	0.91	23.84*	Final lluvias
<i>Apoplanesia paniculata</i>	E	118.04 (final de junio)	0.49	5.39*	Inicio lluvias
	M	105.54 (mitad de junio)	0.18	3.05*	Inicio lluvias
	S	44.93 (mitad de abril)	0.54	16.35*	Final seca
<i>Bursera simaruba</i>	E	77.21 (mitad de mayo)	0.91	28.17*	Final seca
	M	176.26 (final de agosto)	0.72	37.27*	Final lluvias
	S	139.46 (mitad de julio)	0.88	28.48*	Inicio lluvias
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	E	122.92 (inicio de julio)	0.56	14.26*	Inicio lluvias
	M	108.23	0.10	1.25	
	S	45.27 (mitad de abril)	0.61	15.02*	Final seca
<i>Caesalpinia exostemma</i>	E	159.12 (inicio de agosto)	0.85	15.77*	Final lluvias
	M	93.25	0.09	0.75	
	S	223.6 (inicio de octubre)	0.88	28.48*	Final lluvias
<i>Capparis incana</i>	E	33.77 (inicio de abril)	0.31	4.91*	Final seca
	M	34.15	0.02	0.07	
	S	47.37 (mitad de abril)	0.92	5.98*	Final seca
<i>Ceiba aesculifolia</i>	E	68.16 (inicio de mayo)	0.77	19.07*	Final seca
	M	175.98 (mitad de agosto)	0.59	21.80*	Final lluvias
	S	136.28 (mitad de julio)	0.77	17.04*	Inicio lluvias
<i>Coccoloba liebmanni</i>	E	253.83 (inicio de noviembre)	0.83	4.15*	Inicio seca
	M	10.92	0.07	0.54	
	S	117.92 (final de junio)	0.37	5.54*	Inicio lluvias
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	E	86.63 (final de mayo)	0.47	12.62*	Inicio lluvias
	M	161.12 (inicio de agosto)	0.40	10.47*	Final lluvias
	S	145.95 (final de julio)	0.70	22.29*	Inicio lluvias
<i>Croton pseudoniveus</i>	E	105.96	0.12	0.98	
	M	105.96	0.12	2.13	
	S	33.25 (inicio de abril)	0.56	14.52*	Final seca
<i>Erythrina lanata</i>	E	68.35 (inicio de mayo)	0.90	20.43*	Final seca
	M	174.77 (final de agosto)	0.71	25.55*	Final lluvias
	S	147.15 (final de julio)	0.77	16.01*	Inicio lluvias
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	E	123.58 (inicio de julio)	0.38	4.30*	Inicio lluvias
	M	148.78 (final de julio)	0.51	17.44*	Inicio lluvias
	S	115.57 (final de junio)	0.84	18.38*	Inicio lluvias
<i>Forchhammeria pallida</i>	E	235.17	0.47	0.90	Inicio seca
	M	30.93	0.08	0.69	
	S	0.84	0.42	2.81	
<i>Guaiacum coulteri</i>	E	44.66 (mitad de abril)	0.65	5.88*	Final seca

**Cuadro 6.** Continúa.

	M	0.46	0.03	0.15	
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	S	13.23 (mitad de marzo)	0.53	8.16*	Final seca
	E	77.44 (mitad de mayo)	0.96	19.38*	Final seca
	M	177.54 (final de agosto)	0.78	25.93*	Final lluvias
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	S	152.66 (inicio de agosto)	0.91	18.28*	Final lluvias
	E	106.28 (mitad de junio)	0.93	20.10*	Inicio lluvias
	M	170.56 (mitad de agosto)	0.70	37.29*	Final lluvias
<i>Havardia campylacantha</i>	S	109.13 (mitad de junio)	0.42	11.79*	Inicio lluvias
	E	142.70 (final de julio)	0.53	8.02*	Inicio lluvias
	M	65.20	0.16	2.51	
<i>Jacaratia mexicana</i>	S	9.93 (mitad de marzo)	0.64	9.75*	Final seca
	E	92.42 (inicio de junio)	0.63	9.39*	Inicio lluvias
	M	168.74 (mitad de agosto)	0.58	18.38*	Final lluvias
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	S	150.82 (final de julio)	0.90	14.64*	Inicio lluvias
	E	233.5	0.23	0.25	Inicio seca
	M	17.21 (mitad de marzo)	0.23	5.11*	Final seca
<i>Krugiodendron ferreum</i>	S	120.86 (final de junio)	0.47	6.01*	Inicio lluvias
	E	96.74 (inicio de junio)	0.87	6.74*	Inicio lluvias
	M	76.86	0.11	1.24	
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	S	34.19 (inicio de abril)	0.70	16.98*	Final seca
	E	153.34 (inicio de agosto)	0.78	12.10*	Final lluvias
	M	54.23	0.06	0.36	
<i>Leucaena lanceolata</i>	S	42.28 (mitad de abril)	0.47	12.85*	Final seca
	E	125.97 (inicio de julio)	0.47	14.18*	Inicio lluvias
	M	150.40	0.14	2.26	
<i>Lysiloma divaricatum</i>	S	267.36 (final de noviembre)	0.54	7.36*	Inicio seca
	E	129.75 (inicio de julio)	0.77	10.12*	Inicio lluvias
	M	102.69 (mitad de junio)	0.22	5.73*	Inicio lluvias
<i>Mimosa acantholoba</i>	S	34.56 (inicio de abril)	0.65	18.60*	Final seca
	E	104.26 (mitad de junio)	0.56	13.30*	Inicio lluvias
	M	134.63	0.16	2.39	
<i>Mimosa tenuiflora</i>	S	260.38 (mitad de noviembre)	0.66	15.29*	Inicio seca
	E	84.71	0.16	2.25	
	M	257.69 (mitad de noviembre)	0.21	4.16*	Inicio seca
<i>Plumeria rubra</i>	S	348.5	0.31	0.59	
	E	79.11 (mitad de mayo)	0.77	14.21*	Final seca
	M	147.77 (final de julio)	0.42	8.82*	Inicio lluvias
<i>Senna atomaria</i>	S	159.19 (inicio de agosto)	0.89	14.93*	Final lluvias
	E	75.40 (mitad de mayo)	0.41	10.20*	Final seca
	M	143.58	0.09	0.76	
<i>Terminalia macrostachya</i>	S	285.78 (mitad de diciembre)	0.58	9.86*	Inicio seca
	E	107.47 (mitad de junio)	0.96	10.14*	Inicio lluvias
	M	132.71 (mitad de julio)	0.33	8.75*	Inicio lluvias
<i>Thouinia villosa</i>	S	42.91 (mitad de abril)	0.51	16.43*	Final seca
	E	111.48 (final de junio)	0.57	11.57*	Inicio lluvias
	M	129.69 (inicio de julio)	0.35	15.35*	Inicio lluvias
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	S	306.34 (final de diciembre)	0.47	23.05*	Inicio seca
	E	86.96 (final de mayo)	0.88	13.88*	Inicio lluvias
	M	153.51 (inicio de agosto)	0.46	14.04*	Final lluvias
Promedio	S	292.2 (final de diciembre)	0.84	16.24*	Inicio seca
	E	101.31 (inicio de junio)	0.56	9.92*	Inicio lluvias
	M	208.09	0.25	1.96	
	S	265.93 (final de noviembre)	0.42	5.57*	Inicio seca

**Cuadro 7.** Duración en meses de la floración de 30 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Categorías: breve ( $\leq 2$  meses), intermedia ( $> 2$  y  $\leq 5$ ) y extensa ( $> 5$ ). NO = No se observó la fenofase. Para cada especie se presentan los datos para botones florales (B), flores en antesis (A) y flores caducas (C).

Especie		Media ( $\pm$ D.E.)	Moda	Mínimo-Máximo	Clasificación
<i>Acacia cochliacantha</i>	B	3.10 (1.08)	3.00	2 - 5	Intermedia
	A	3.00 (0.79)	3.50	2 - 5	Intermedia
	C	0.80 (0.61)	1.00	0 - 2	Breve
<i>Acacia picachensis</i>	B	1.20 (0.92)	1.00	0 - 3	Breve
	A	1.10 (0.74)	1.00	0 - 2	Breve
	C	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	B	0.20 (0.42)	0.00	0 - 1	Breve
	A	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
	C	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Apoplanesia paniculata</i>	B	NO			
	A	NO			
	C	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Bursera simaruba</i>	B	0.60 (0.49)	1.00	0 - 1	Breve
	A	0.07 (0.25)	0.00	0 - 1	Breve
	C	0.13 (0.34)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	B	3.27 (2.28)	1.00	1 - 8	Intermedia
	A	3.82 (2.32)	3.00	1 - 8	Intermedia
	C	0.64 (0.67)	0.50	0 - 2	Breve
<i>Caesalpinia exostemma</i>	B	1.30 (0.90)	1.00	1 - 3	Breve
	A	1.20 (0.72)	1.00	1 - 3	Breve
	C	0.70 (0.67)	1.00	0 - 2	Breve
<i>Capparis incana</i>	B	1.50 (1.27)	1.00	0 - 4	Breve
	A	1.40 (1.07)	1.00	0 - 3	Breve
	C	0.50 (0.71)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Ceiba aesculifolia</i>	B	1.73 (0.95)	2.00	0 - 3	Breve
	A	0.45 (0.72)	0.00	0 - 2	Breve
	C	0.73 (0.95)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Coccoloba liebmannii</i>	B	0.80 (0.63)	1.00	0 - 2	Breve
	A	0.70 (0.48)	1.00	0 - 1	Breve
	C	0.60 (0.70)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B	3.50 (0.71)	4.00	2 - 4	Intermedia
	A	3.20 (0.79)	3.50	2 - 4	Intermedia
	C	1.40 (0.52)	1.00	1 - 2	Breve
<i>Croton pseudoniveus</i>	B	8.44 (0.88)	8.00	7 - 10	Extensa
	A	1.33 (1.41)	1.50	0 - 4	Breve
	C	0.33 (0.50)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Erythrina lanata</i>	B	2.70 (1.64)	3.00	0 - 5	Intermedia
	A	2.20 (1.81)	2.00	0 - 6	Intermedia
	C	0.50 (0.71)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	B	2.50 (1.35)	3.00	0 - 4	Intermedia
	A	4.80 (1.03)	5.00	3 - 6	Intermedia
	C	1.20 (0.79)	1.50	0 - 2	Breve
<i>Forchhammeria pallida</i>	B	0.40 (0.52)	0.00	0 - 1	Breve
	A	0.20 (0.42)	0.00	0 - 1	Breve
	C	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Guaiacum coulteri</i>	B	0.60 (0.97)	0.00	0 - 3	Breve
	A	0.30 (0.48)	0.00	0 - 1	Breve
	C	NO			

**Cuadro 7.** Continúa.

<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	B	0.40	(0.70)	0.00	0 - 2	Breve
	A	0.30	(0.67)	0.00	0 - 2	Breve
	C	0.20	(0.63)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Havardia campylacantha</i>	B	0.90	(0.74)	1.00	0 - 2	Breve
	A	0.70	(0.82)	0.00	0 - 2	Breve
	C	0.30	(0.48)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Jacaratia mexicana</i>	B	1.50	(2.01)	0.00	0 - 5	Breve
	A	1.80	(1.81)	0.50	0 - 5	Breve
	C	NO				
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	B	2.40	(1.07)	3.00	0 - 3	Intermedia
	A	0.80	(0.42)	1.00	0 - 1	Breve
	C	1.00	(1.25)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	B	0.55	(0.52)	1.00	0 - 1	Breve
	A	0.45	(0.52)	0.00	0 - 1	Breve
	C	NO				
<i>Leucaena lanceolata</i>	B	2.55	(0.69)	3.00	1 - 3	Intermedia
	A	1.73	(0.79)	2.00	0 - 3	Breve
	C	1.27	(0.47)	1.00	1 - 2	Breve
<i>Lysiloma divaricatum</i>	B	0.15	(0.38)	0.00	0 - 1	Breve
	A	0.38	(0.51)	0.00	0 - 1	Breve
	C	NO				
<i>Mimosa acantholoba</i>	B	0.80	(1.23)	0.00	0 - 4	Breve
	A	0.40	(0.52)	0.00	0 - 1	Breve
	C	NO				
<i>Mimosa tenuiflora</i>	B	3.33	(0.71)	3.50	2 - 4	Intermedia
	A	1.44	(1.24)	1.00	0 - 4	Breve
	C	0.67	(0.71)	0.50	0 - 2	Breve
<i>Plumeria rubra</i>	B	1.70	(1.34)	3.00	0 - 3	Breve
	A	1.70	(1.34)	3.00	0 - 3	Breve
	C	NO				
<i>Senna atomaria</i>	B	4.13	(1.46)	4.00	2 - 7	Intermedia
	A	4.50	(2.14)	4.00	2 - 9	Intermedia
	C	0.13	(0.35)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Terminalia macrostachya</i>	B	0.20	(0.42)	0.00	0 - 1	Breve
	A	0.30	(0.67)	0.00	0 - 2	Breve
	C	0.60	(1.07)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Thouinia villosa</i>	B	3.44	(2.84)	5.00	0 - 6	Intermedia
	A	0.56	(0.73)	0.00	0 - 2	Breve
	C	0.38	(0.62)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	B	0.30	(0.48)	0.00	0 - 1	Breve
	A	0.10	(0.32)	0.00	0 - 1	Breve
	C	NO				
Promedio	B	1.87	(1.75)	0.70	0.15 - 4.12	Breve
	A	1.35	(1.34)	0.3	0.07 - 4.80	Breve
	C	0.54	(0.40)	0.1	0.10 - 1.40	Breve



**Cuadro 8.** Estacionalidad promedio de la floración de 30 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. \* = estacionalidad significativa ( $P < 0.05$ ). Estaciones: inicio lluvias (final de mayo a julio), final lluvias (agosto a inicio de octubre), inicio seca (octubre a enero) y final seca (febrero a mayo). Para cada especie se presentan los datos para botones florales (B), flores en antesis (A) y flores caducas (C). Abreviaturas: NO = No se observó.

Especie		Ángulo medio (°)	Estacionalidad ( $r$ )	Rayleigh ( $z$ )	Estación
<i>Acacia cochliacantha</i>	B	106.30 (mitad de junio)	0.82	20.94*	Inicio lluvias
	A	111.07 (final de junio)	0.79	18.66*	Inicio lluvias
	C	132.19 (mitad de julio)	0.94	7.00*	Inicio lluvias
<i>Acacia picachensis</i>	B	121.17 (inicio de julio)	0.94	7.12*	Inicio lluvias
	A	125.26 (inicio de julio)	0.96	6.39*	Inicio lluvias
	C	125.26	1.00	1.00	
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	B	108.99	0.96	1.84	
	A	92.71	1.00	1.00	
	C	92.71	1.00	1.00	
<i>Apoplanesia paniculata</i>	B	NO			
	A	NO			
	C	2.96	1.00	1.00	
<i>Bursera simaruba</i>	B	66.28 (inicio de mayo)	1.00	9.00*	Final seca
	A	66.28	1.00	1.00	
	C	79.50	0.97	1.90	
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	B	114.40 (mitad de junio)	0.60	13.00*	Inicio lluvias
	A	110.97 (mitad de junio)	0.59	14.79*	Inicio lluvias
	C	154.16 (inicio de agosto)	0.71	3.50*	Final lluvias
<i>Caesalpinia exostemma</i>	B	131.38 (mitad de julio)	0.94	7.98*	Inicio lluvias
	A	131.38 (mitad de julio)	0.94	7.98*	Inicio lluvias
	C	147.71 (final de julio)	0.68	3.25*	Inicio lluvias
<i>Capparis incana</i>	B	53.17 (mitad de abril)	0.84	10.60*	Final seca
	A	57.54 (final de abril)	0.92	11.80*	Final seca
	C	76.81	0.97	4.75	
<i>Ceiba aesculifolia</i>	B	276.14 (inicio de diciembre)	0.81	12.49*	Inicio seca
	A	1.67	0.62	1.93	
	C	294.90 (mitad de diciembre)	0.96	7.37*	Inicio seca
<i>Coccoloba liebmannii</i>	B	223.52 (mitad de octubre)	0.88	6.25*	Inicio seca
	A	252.45 (inicio noviembre)	0.89	5.56*	Inicio seca
	C	227.81	0.59	2.08	
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B	281.15 (inicio de diciembre)	0.87	26.77*	Inicio seca
	A	300.06 (final de diciembre)	0.88	24.52*	Inicio seca
	C	338.38 (inicio de febrero)	0.99	13.68*	Final seca
<i>Croton pseudoniveus</i>	B	337.39 (final de enero)	0.38	11.05*	Inicio seca
	A	38.93 (inicio de abril)	0.76	6.90*	Final seca
	C	83.97	0.98	2.86	
<i>Erythrina lanata</i>	B	333.41 (inicio de febrero)	0.81	17.74*	Final seca
	A	358.79 (final de febrero)	0.81	14.45*	Final seca
	C	39.51 (inicio de abril)	0.97	4.74*	Final seca
<i>Euphorbia schlehtendalii</i>	B	253.24 (mitad de noviembre)	0.76	13.89*	Inicio seca
	A	309.09 (inicio de enero)	0.72	25.18*	Inicio seca
	C	324.63 (mitad de enero)	0.70	5.87*	Inicio seca
<i>Forchhammeria pallida</i>	B	236.35	0.97	3.75	

**Cuadro 8.** Continúa.

	A	253.48	0.96	1.83	
	C	219.95	1.00	1.00	
<i>Guaiacum coulteri</i>	B	47.84 (mitad de abril)	0.92	5.09*	Final seca
	A	33.04	1.00	3.00	
	C	NO			
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	B	249.67	0.47	0.90	
	A	242.01	0.96	2.78	
	C	253.48	0.96	1.83	
<i>Havardia campylacantha</i>	B	63.20 (inicio de mayo)	0.93	7.76*	Final seca
	A	62.24 (inicio de mayo)	0.91	5.78*	Final seca
	C	75.02	0.98	2.86	
<i>Jacaratia mexicana</i>	B	229.16 (mitad de octubre)	0.78	9.15*	Inicio seca
	A	225.40 (mitad de octubre)	0.85	12.92*	Inicio seca
	C	NO			
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	B	237.53 (final de octubre)	0.86	17.94*	Inicio seca
	A	299.47 (final de diciembre)	0.94	7.11*	Inicio seca
	C	353.11 (mitad de febrero)	0.91	8.27*	Final seca
<i>Lonchocarpus emarginatus</i>	B	217.76 (inicio de octubre)	0.95	4.47*	Final lluvias
	A	217.76 (inicio de octubre)	0.95	4.47*	Final lluvias
	C	NO			
<i>Leucaena lanceolata</i>	B	226.31 (inicio de octubre)	0.90	22.83*	Final lluvias
	A	237.59 (mitad de octubre)	0.94	16.90*	Inicio seca
	C	240.62 (mitad de octubre)	0.97	13.05*	Inicio seca
<i>Lysiloma divaricatum</i>	B	125.26	1.00	2.00	
	A	125.26 (inicio de julio)	1.00	5.00*	Inicio lluvias
	C	NO			
<i>Mimosa acantholoba</i>	B	151.58	0.26	0.54	
	A	154.87	0.50	1.01	
	C	327.45	1.00	1.00	
<i>Mimosa tenuiflora</i>	B	282 (inicio de diciembre)	0.69	18.63*	Inicio seca
	A	354.74 (mitad de febrero)	0.78	7.81*	Final seca
	C	340.22 (inicio de febrero)	0.99	5.85*	Final seca
<i>Plumeria rubra</i>	B	62.88 (inicio de mayo)	0.85	12.34*	Final seca
	A	62.88 (inicio de mayo)	0.85	12.34*	Final seca
	C	NO			
<i>Senna atomaria</i>	B	13.92 (mitad de marzo)	0.63	13.51*	Final seca
	A	16.61 (mitad de marzo)	0.61	14.00*	Final seca
	C	16.27	1.00	1.00	
<i>Terminalia macrostachya</i>	B	108.99	0.96	1.84	
	A	125.26	0.90	2.40	
	C	175.26	0.50	1.48	
<i>Thouinia villosa</i>	B	243.26 (inicio de febrero)	0.64	22.37*	Final seca
	A	1.46 (inicio marzo)	0.70	4.45*	Final seca
	C	238.17 (final de octubre)	0.98	5.73*	Inicio seca
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	B	119.40	0.34	0.34	
	A	125.26	1.00	1.00	
	C	NO			
Promedio	B	273.58 (inicio de diciembre)	0.61	10.87*	Inicio seca
	A	82.24 (mitad de mayo)	0.57	9.27*	Final seca
	C	71.42 (inicio de mayo)	0.58	8.09*	Final seca

**Cuadro 9.** Duración en meses de la fructificación de 29 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. Categorías: breve ( $\leq 2$ ), intermedia ( $> 2$  y  $\leq 5$ ) y extensa ( $> 5$ ). Abreviaturas: NO = No se observó. Para cada especie se presentan los datos para frutos inmaduros (I) y frutos maduros (M).

Especie		Media ( $\pm$ D.E.)	Moda	Mínimo-Máximo	Clasificación
<i>Acacia cochliacantha</i>	I	2.80 (0.85)	3.00	2 - 4	Intermedia
	M	3.70 (1.67)	5.00	1 - 6	Intermedia
<i>Acacia picachensis</i>	I	1.50 (1.08)	1.00	0 - 4	Breve
	M	4.90 (2.18)	6.00	0 - 7	Intermedia
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	I	NO			
	M	1.10 (1.91)	0.00	0 - 5	Breve
<i>Apoplanesia paniculata</i>	I	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
	M	0.30 (0.95)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Bursera simaruba</i>	I	5.00 (4.58)	5.00	0 - 10	Intermedia
	M	1.07 (1.00)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	I	4.91 (2.07)	4.70	2 - 8	Intermedia
	M	0.27 (0.47)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Caesalpinia exostemma</i>	I	2.50 (0.73)	3.00	2 - 4	Intermedia
	M	2.40 (1.82)	4.00	0 - 5	Intermedia
<i>Capparis incana</i>	I	1.60 (1.35)	3.00	0 - 3	Breve
	M	0.30 (0.48)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Ceiba aesculifolia</i>	I	2.36 (1.96)	2.00	0 - 6	Intermedia
	M	0.82 (1.14)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Coccoloba liebmanni</i>	I	1.10 (1.73)	0.00	0 - 5	Breve
	M	0.70 (1.16)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	I	3.50 (0.53)	3.50	3 - 4	Intermedia
	M	3.50 (1.27)	3.00	2 - 6	Intermedia
<i>Croton pseudoniveus</i>	I	1.78 (1.20)	2.50	0 - 3	Breve
	M	0.11 (0.33)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Erythrina lanata</i>	I	0.50 (0.53)	0.50	0 - 1	Breve
	M	4.10 (3.03)	3.67	0 - 9	Intermedia
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	I	3.40 (1.26)	3.33	2 - 5	Intermedia
	M	0.30 (0.48)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Forchhammeria pallida</i>	I	1.70 (2.31)	0.00	0 - 6	Breve
	M	0.50 (1.08)	0.00	0 - 3	Breve
<i>Guaiacum coulteri</i>	I	0.40 (0.70)	0.00	0 - 2	Breve
	M	0.20 (0.42)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	I	0.50 (1.08)	0.00	0 - 3	Breve
	M	0.10 (0.32)	0.00	0 - 1	Breve
<i>Havardia campylacantha</i>	I	0.20 (0.42)	0.00	0 - 1	Breve
	M	0.50 (0.85)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Jacaratia mexicana</i>	I	3.60 (2.59)	6.00	0 - 6	Intermedia
	M	1.30 (1.16)	0.50	0 - 3	Breve
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	I	2.80 (2.62)	2.00	0 - 9	Intermedia
	M	2.40 (2.37)	1.50	0 - 8	Intermedia
<i>Leucaena lanceolata</i>	I	2.45 (0.82)	2.00	1 - 4	Intermedia
	M	3.91 (1.70)	4.50	1 - 6	Intermedia
<i>Lysiloma divaricatum</i>	I	1.00 (1.22)	0.00	0 - 3	Breve
	M	2.23 (1.92)	0.00	0 - 5	Intermedia
<i>Mimosa acantholoba</i>	I	1.00 (0.67)	1.00	0 - 2	Breve
	M	3.00 (1.49)	2.00	1 - 6	Intermedia
<i>Mimosa tenuiflora</i>	I	1.33 (0.71)	1.50	0 - 2	Breve
	M	2.00 (1.50)	1.00	0 - 5	Intermedia
<i>Plumeria rubra</i>	I	3.60 (3.13)	3.50	0 - 7	Intermedia
	M	0.70 (1.16)	0.00	0 - 3	Breve

**Cuadro 9.** Continúa.

<i>Senna atomaria</i>	I	7.13	(4.49)	7.10	0 - 12	Extensa
	M	2.25	(2.05)	0.00	0 - 5	Intermedia
<i>Terminalia macrostachya</i>	I	0.10	(0.32)	0.00	0 - 1	Breve
	M	0.30	(0.67)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Thouinia villosa</i>	I	0.31	(0.56)	0.00	0 - 1	Breve
	M	0.19	(0.54)	0.00	0 - 2	Breve
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	I	0.90	(1.45)	0.00	0 - 3	Breve
	M	0.50	(1.08)	0.00	0 - 3	Breve
Promedio	I	2.07	(1.72)	1.6	0.10 - 7.12	Intermedia
	M	1.51	(1.44)	0.3	0.10 - 4.90	Breve

**Cuadro 10.** Estacionalidad promedio de la fructificación de 29 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. \* = estacionalidad significativa ( $P < 0.05$ ). Estaciones: inicio lluvias (final de mayo a julio), final lluvias (agosto a inicio de octubre), inicio seca (octubre a enero) y final seca (febrero a mayo). Para cada especie se presentan los datos para frutos inmaduros (I) y frutos maduros (M). NO = No se observó.

Especie		Ángulo medio (°)	Estacionalidad (r)	Rayleigh (z)	Estación
<i>Acacia cochliacantha</i>	I	69.55 (inicio de mayo)	0.87	21.14*	Final seca
	M	266.92 (final de noviembre)	0.68	17.03*	Inicio seca
<i>Acacia picachensis</i>	I	25.64 (final de marzo)	0.88	10.08*	Final seca
	M	179.81 (final de agosto)	0.49	10.90*	Final lluvias
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	I	NO			
	M	134.16 (mitad de julio)	0.74	5.97*	Inicio lluvias
<i>Apoplanesia paniculata</i>	I	72.99	1.00	1.00	
	M	265.80	0.91	2.49	
<i>Bursera simaruba</i>	I	75.03	0.15	1.58	
	M	305.28 (inicio de enero)	0.81	10.39*	Inicio seca
<i>Cascabela plumeriifolia</i>	I	158.87 (inicio de agosto)	0.55	16.25*	Final lluvias
	M	17.59	0.64	1.24	
<i>Caesalpinia exostemma</i>	I	105.46 (mitad de junio)	0.77	14.36*	Inicio lluvias
	M	291.45 (mitad de diciembre)	0.63	8.60*	Inicio seca
<i>Capparis incana</i>	I	113.05 (mitad de junio)	0.90	10.49*	Inicio lluvias
	M	157.81	1.00	3.00	
<i>Ceiba aesculifolia</i>	I	23.62 (final de marzo)	0.41	4.23*	Final seca
	M	32.13	0.47	1.78	
<i>Coccoloba liebmannii</i>	I	202.42	0.39	1.70	
	M	317.27 (mitad de enero)	0.71	3.57*	Inicio seca
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	I	353.02 (mitad de noviembre)	0.89	27.70*	Inicio seca
	M	60.45 (final de abril)	0.73	18.46*	Final seca
<i>Croton pseudoniveus</i>	I	49.44 (mitad de abril)	0.82	10.66*	Final seca
	M	75.95	1.00	1.00	
<i>Erythrina lanata</i>	I	33.04 (inicio de abril)	1.00	5.00*	Final seca
	M	36.71 (inicio de abril)	0.14	0.78	Final seca
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	I	3.71 (inicio de marzo)	0.68	15.70*	Final seca
	M	66.28	1.00	3.00	
<i>Forchhammeria pallida</i>	I	274.10 (inicio de diciembre)	0.72	8.90*	Inicio seca
	M	341.24	0.69	2.39	
<i>Guaiacum coulteri</i>	I	93.57	0.73	2.14	
	M	157.81	1.00	2.00	
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	I	216.85 (inicio de octubre)	0.92	4.27*	Inicio seca
	M	327.45	1.00	1.00	
<i>Havardia campylacantha</i>	I	50.79	0.47	0.44	
	M	168.51	0.51	1.32	
<i>Jacaratia mexicana</i>	I	325.05 (final de enero)	0.69	17.20*	Inicio seca
	M	62.53 (inicio de mayo)	0.89	10.20*	Final seca
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	I	81.67 (final de mayo)	0.36	3.64*	Inicio lluvias
	M	124.14	0.28	1.85	
<i>Leucaena lanceolata</i>	I	219.05 (inicio de octubre)	0.85	18.65*	Inicio seca
	M	322.49 (final de enero)	0.69	20.51*	Inicio seca
<i>Lysiloma divaricatum</i>	I	125.97 (inicio de julio)	0.88	10.00*	Inicio lluvias
	M	281.22 (inicio de diciembre)	0.62	11.00*	Inicio seca
<i>Mimosa acantholoba</i>	I	99.00 (inicio de junio)	0.65	4.17*	Inicio lluvias
	M	265.90 (final de noviembre)	0.58	10.08*	Inicio seca

**Cuadro 10.** Continúa.

<i>Mimosa tenuiflora</i>	I	340.22 (inicio de febrero)	0.99	11.70*	Final seca
	M	8.68 (inicio de marzo)	0.91	14.78*	Final seca
<i>Plumeria rubra</i>	I	143.08 (final de julio)	0.52	9.88*	Inicio lluvias
	M	247.84 (inicio de noviembre)	0.94	6.16*	Inicio seca
<i>Senna atomaria</i>	I	108.46 (mitad de junio)	0.52	9.88*	Inicio lluvias
	M	80.55	0.13	1.02	
<i>Terminalia macrostachya</i>	I	72.99	1.00	1.00	
	M	334.16	0.51	0.78	
<i>Thouinia villosa</i>	I	66.28 (inicio de mayo)	1.00	5.00*	Final seca
	M	34.04	0.90	2.43	
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	I	165.55 (mitad de agosto)	0.86	6.67*	Final lluvias
	M	201.07 (mitad de septiembre)	0.83	3.48*	Final lluvias
Promedio	I	267.03 (final de noviembre)	0.45	5.73*	Inicio seca
	M	58.25 (final de abril)	0.50	7.36*	Final seca

## ***Identificación de grupos funcionales***

### *Fenología foliar*

El análisis de clasificación correspondiente a la fenología foliar permitió distinguir cuatro grupos, usando como umbral de corte una distancia euclídea (DE) de 8.0 (Figura 3). Los diferentes grupos mostraron desigualdades notables en cuanto a la presencia y la ausencia de hojas maduras de las especies (Figura 4), y con base en éstas fueron denominados de la siguiente manera: Grupo 1, largamente deciduas (34 % del total); Grupo 2, cortamente deciduas con producción breve de hojas nuevas (28 %); Grupo 3, cortamente deciduas con producción extensa de hojas nuevas (22 %); y Grupo 4, atípicas, incluyendo las semiperennifolias y las de fenología inversa (16 %).

El Grupo 1 mostró la mayor diferenciación fenológica respecto a los grupos restantes según la clasificación (Figura 3); está conformado por especies que permanecen sin follaje durante temporadas largas, que presentan hojas maduras desde finales de la estación seca o al inicio de las lluvias, y que comienzan a tirarlas desde septiembre u octubre (Figura 5). El pico de producción de hojas nuevas es corto (entre uno y tres meses) y generalmente se presenta al final de la estación seca o al principio de la lluviosa. En este grupo es posible reconocer dos subgrupos que se separan usando una DE de 5.0 como umbral (Figura 3), aparentemente debido a que algunas especies tienen picos de producción de hojas nuevas más amplios (*e.g.*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Bursera simaruba* y *Ceiba aesculifolia*) que otras (*e.g.*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Handroanthus impetiginosus* y *Thouinia villosa*) (Figura 5).

Los Grupos 2 y 3 son los que tuvieron mayor homogeneidad interna, pues en proceso de clasificación aglomerativa ya están definidos a una DE de 4.0 (Figura 3). Así mismo, éstos son los grupos más semejantes entre sí pues se unen a una DE de 10.0, además de que ambos incluyen a especies que quedan desprovistas de follaje durante temporadas cortas.

El Grupo 2 está constituido por especies que pierden el follaje brevemente en el año y cuya producción de hojas nuevas también está restringida en el tiempo. Estas especies presentaron hojas maduras desde mediados de la estación lluviosa hasta la estación seca templada (diciembre a febrero) (Figuras 4 y 6). Tomando en cuenta su heterogeneidad interna, se distinguieron dos subgrupos (DE = 4.0; Figura 3). Algunas especies de este grupo presentaron un único evento de producción de hojas nuevas y otras presentaron dos, pero este comportamiento no estuvo asociado de forma inequívoca a la pertenencia de uno de los dos

subgrupos. Las especies que tuvieron dos eventos breves de producción de hojas nuevas (*Caesalpinia exostemma*, *Cascabela plumeriifolia*, *Havardia campylacantha* y *Lonchocarpus emarginatus*) lo hicieron al inicio de las lluvias y después de la canícula (septiembre). La senescencia foliar se registró durante la estación seca templada o al inicio de la estación seca caliente.

Las especies incluidas en el Grupo 3 también perdieron las hojas durante un periodo breve (cortamente deciduas), pero a diferencia de las especies del grupo anterior, éstas produjeron hojas nuevas durante una temporada extensa. Sus hojas maduras fueron registradas desde mediados de la temporada de lluvias hasta el inicio de la estación seca o ya comenzada la temporada seca templada (enero; Figuras 4 y 7). Llama la atención la ubicación de *Cochlospermum vitifolium* en el Grupo 3, pues su comportamiento fenológico foliar la podría haber ubicado como una especie largamente decidua. De nuevo, la heterogeneidad interna de este grupo fue suficiente como para distinguir dos subgrupos (DE = 4.0; Figura 3). En el primero se situaron *Cochlospermum vitifolium* y *Mimosa acantholoba*, ambas con un pico único de producción de hojas nuevas, mientras que el segundo subgrupo incluyó a *Acacia cochliacantha*, *Croton pseudoniveus*, *Leucaena lanceolata*, *Mimosa tenuiflora* y *Senna atomaria*, todas ellas con dos picos de producción de hojas nuevas (Figura 7), el primero al inicio de las lluvias y el otro después de la canícula (septiembre u octubre). Para este grupo se registraron hojas senescentes al inicio o a finales de la estación seca.

El Grupo 4 quedó conformado de manera un poco más artificial que los otros, ya que a pesar de ser pequeño, incluyó especies que aparentemente poseen comportamientos foliares muy diferentes entre sí, o que tradicionalmente se han reconocido como grupos fenológicos distintos y bien caracterizados (Figuras 3 y 4): especies semiperennifolias (*Guaiacum coulteri* y *Capparis incana*), y especies de fenología inversa (*Coccoloba liebmanii*, *Forchhameria pallida* y *Jacquinia macrocarpa*). Sin embargo, todas tienen en común que presentaron hojas maduras durante la estación seca. Aunque la intensidad de las hojas maduras en las especies semiperennifolias disminuyó al final de las secas, ellas mantuvieron un  $IF_m$  para este tipo de hojas  $\geq 20\%$  durante todo el año (Figura 8). Además, la producción de hojas nuevas tuvo un pico corto (*Guaiacum coulteri*) o largo (*Capparis incana*). A su vez, las especies de fenología inversa presentaron hojas maduras durante la estación seca, siendo su aspecto más llamativo la disminución de la intensidad de sus hojas maduras en la estación lluviosa; sus picos de



producción de hojas nuevas fueron cortos, ubicados al final de las lluvias (*Coccoloba liebmanii* y *Jacquinia macrocarpa*) o en la temporada seca (*Forchhameria pallida*).

La comparación estadística de diferentes variables de fenología foliar dio mayor soporte a los grupos formados en el análisis de clasificación. Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas entre los grupos para las medias ( $M$ ) de intensidad ( $IF_m$ ), sincronía ( $S$ ), duración y estacionalidad ( $r$ ) de las hojas en sus diferentes estadios de desarrollo. Las hojas en expansión difirieron significativamente en intensidad, sincronía, duración y estacionalidad (Figura 9). El Grupo 3 presentó valores promedio significativamente más altos de intensidad y duración que el resto de los grupos (Cuadro 11). Los valores correspondientes a la sincronía de las hojas en expansión fueron más altos en los Grupos 1 y 3, intermedios en el Grupo 2 y más bajos en el Grupo 4. La estacionalidad de las hojas en expansión fue más baja en el Grupo 3 con respecto a los Grupos 1 y 2.

La intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de las hojas maduras también presentaron diferencias significativas entre grupos (Figura 10). El  $IF_m$  fue mayor en los Grupos 2 y 4, intermedio en el Grupo 3 y menor en el Grupo 1 (Cuadro 11). La sincronía fue menor en el Grupo 3 con respecto al resto de las especies. En cuanto a la duración, ésta fue menor en el Grupo 1, intermedia en el Grupo 3 y mayor en el Grupo 4, aunque en el Grupo 2 no fue distinta de la duración promedio en los Grupos 3 y 4. La estacionalidad de las hojas maduras presentó valores más altos en las especies del Grupo 1 en comparación con los demás grupos.

En cuanto a la senescencia foliar, no hubo diferencias significativas para la intensidad ni para la duración entre los grupos, pero sí para la sincronía y la estacionalidad (Figura 11). Para estos últimos caracteres fenológicos la diferencia significativa se presentó entre los Grupos 1 y 4, teniendo el primero valores más altos que el segundo (Cuadro 11).

En cuanto al PCA correspondiente a la fenología foliar, se obtuvieron cinco componentes principales (CP) que explicaron 81.6 % de la varianza total. El CP1 explicó 34 % y se correlacionó negativamente con la duración de la hoja madura y el ángulo medio de la hoja en expansión, y positivamente con el vector  $r$  de la hoja madura, la sincronía de la expansión foliar, la sincronía de la senescencia foliar y el vector  $r$  de la senescencia (Cuadro 12). El CP2 explicó 18.6 % de la varianza y se correlacionó positivamente con la duración y la intensidad de la senescencia, y negativamente con la duración de la expansión foliar.

Las especies ordenadas de acuerdo con sus valores obtenidos en los CP1 y CP2

formaron un gradiente en el cual las especies largamente deciduas y *Forchhammeria pallida* representan los extremos del primer componente, mientras que *Mimosa tenuiflora* y *Terminalia macrostachya* representan los extremos del segundo componente (Figura 12). Las especies largamente deciduas presentaron valores altos de estacionalidad y sincronía de las hojas en expansión, estacionalidad de la hoja madura, estacionalidad y sincronía de la hoja senescente, así como valores bajos del ángulo medio de producción de hojas nuevas y duración de las hojas maduras. En cuanto al CP2 (en el cual la duración de la expansión foliar así como la duración e intensidad de las hojas senescentes presentaron cargas altas), las especies largamente deciduas no presentaron mucha variación.

El resto de las especies presentó valores medios o altos del ángulo medio de producción de hojas nuevas y duración de las hojas maduras, así como valores bajos de la estacionalidad y sincronía de las hojas en expansión, estacionalidad de las hojas maduras, estacionalidad y sincronía de las hojas senescentes (Figura 12). En cuanto al CP2, se observó mucha variación. A lo largo de este gradiente de comportamientos foliares, las especies de fenología inversa y otras especies cortamente deciduas se ordenaron en un extremo, presentando valores altos del ángulo medio de la producción de hojas nuevas y duración de las hojas maduras.

#### *Fenología reproductiva*

El análisis de conglomerados correspondiente a la fenología reproductiva permitió distinguir cuatro grupos que se separan usando como umbral una DE de 12 (Figura 13). A su vez, el Grupo 4 está conformado por dos subgrupos claramente distintos por su homogeneidad interna y la heterogeneidad entre ellos, que se separan a una DE de 10 (4a y 4b).

Las especies del Grupo 1 (19 %; especies con producción amplia de botones florales previa a la antesis en la estación seca y maduración de sus frutos antes de la temporada lluviosa) presentaron los botones florales desde octubre (*Croton pseudoniveus*) o desde la estación seca templada, en diciembre y enero (e.g., *Cochlospermum vitifolium*, *Jacquinia macrocarpa* y *Mimosa tenuiflora*) (Figura 14). La antesis fue evidentemente intensa en *Cochlospermum vitifolium* y *Jacquinia macrocarpa*, mientras que en *Ceiba aesculifolia*, *Croton pseudoniveus*, *Mimosa tenuiflora* y *Thouinia villosa* fue poco intensa.

El Grupo 2 (9 %, especies con floración muy estacional a mediados de la estación lluviosa y maduración de sus frutos durante la temporada seca templada [Figura 2; noviembre a

febrero]) resultó ser el menos heterogéneo de los grupos y también el de menor número de especies (Figura 13). Se consolida a una DE de 9.0 y lo conforman especies que presentaron un pico de floración notable en plena temporada lluviosa, que duró un mes (*Acacia picachensis* y *Caesalpinia exostemma*) o tres (*Acacia cochliacantha*) (Figura 15). Los botones florales de *Acacia cochliacantha* comenzaron a producirse desde mayo. Los frutos comenzaron a madurar desde el inicio de la estación seca y el pico de frutos maduros lo presentaron en la estación seca templada (diciembre).

El Grupo 3 (19 %; especies con floración durante la estación seca y generalmente con maduración extensa de sus frutos) (Figura 16) se define a una DE de 10.0 (Figura 13). Estas especies florecieron durante la estación seca, ya sea al inicio de ésta (*Forchhammeria pallida* y *Leucaena lanceolata*), a mediados durante la estación seca templada (*Euphorbia schlechtendalii* y *Jacaratia mexicana*) o al final (*Bursera simaruba* y *Senna atomaria*). Los eventos de floración fueron poco intensos, excepto en *Euphorbia schlechtendalii*, *Leucaena lanceolata* y *Senna atomaria*. La maduración de los frutos fue extensa e intensa en este grupo (con excepción de *Euphorbia schlechtendalii*) y se completó en la estación seca.

El Grupo 4a (12.5 %) está integrado por especies cuya floración ocurrió o comenzó al final de la estación seca o inicio de la temporada lluviosa y cuyos frutos maduraron durante la estación lluviosa (*Capparis incana*, *Cascabela plumeriifolia* y *Havardia campylacantha*) o al inicio de la estación seca (*Plumeria rubra*) (Figura 17). En cuanto al Grupo 4b (34 %) quedaron englobadas especies con eventos reproductivos de muy baja intensidad (Cuadro 13, Figura 18). Algunas especies florecieron en la estación lluviosa (e.g., *Amphipterygium simplicifolium*, *Terminalia macrostachya* y *Zanthoxylum caribaeum*) y sus frutos maduraron al inicio o a mediados de la estación seca (*Aoplanesia paniculata*). *Coccoloba liebmannii* floreció al final de la estación lluviosa y al inicio de la estación seca, y sus frutos maduraron durante la estación seca. Otras especies de este subgrupo florecieron durante la estación seca, ya sea al inicio (*Gyrocarpus mocinoi* y *Lonchocarpus emarginatus*) o al final (*Erythrina lanata* y *Guaiacum coulteri*), y sus frutos maduraron durante la estación lluviosa (en estas últimas dos especies) o en la estación seca templada.

Los ANOVAs mostraron diferencias significativas en los valores promedio de intensidad, sincronía y duración de la floración y fructificación. En cuanto a la primera de estas fenofases se observaron diferencias significativas en la intensidad, la sincronía y la duración de

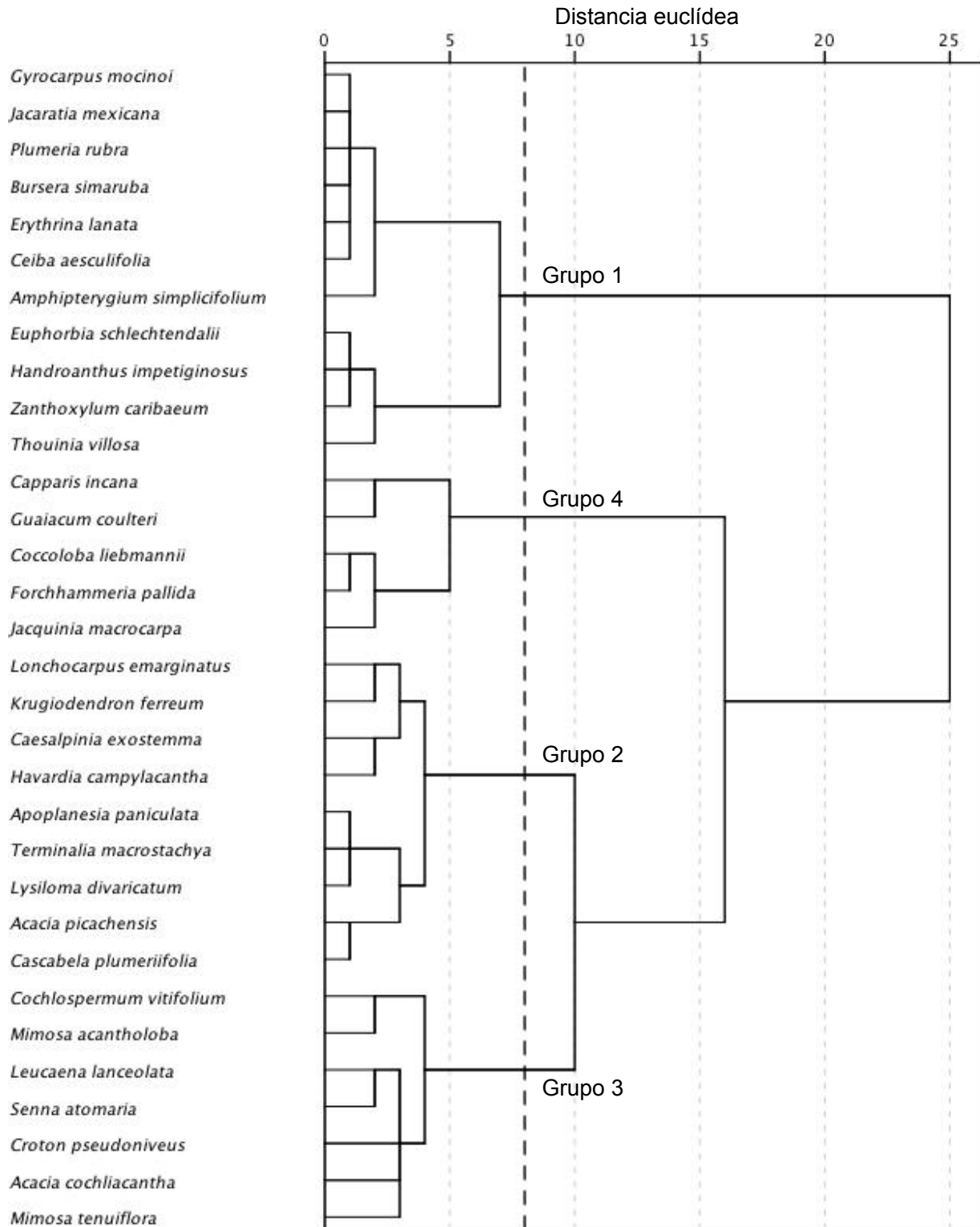
los botones florales, y en la sincronía de las flores en antesis (Figura 19). La intensidad, la duración y la estacionalidad de la antesis floral, así como la estacionalidad de los botones florales, no difirieron significativamente entre grupos. En cuanto a la intensidad de los botones florales, el Grupo 1 obtuvo valores de  $IF_m$  más altos que los Grupos 3 y 4b (Cuadro 13). Los valores de  $S$  de los botones florales fueron mayores en los Grupos 1 y 2, intermedia en el Grupo 4a y baja en el Grupo 4b, aunque los valores del Grupo 3 no fueron significativamente distintos de los valores de los Grupos 4a y 4b (Cuadro 13, Figuras 19 y 20). La duración de los botones florales fue más larga en las especies del Grupo 1 que en las del Grupo 4b. En cuanto a la antesis floral, ésta fue significativamente más sincrónica en el Grupo 2 que en las especies restantes.

Con respecto a la fructificación, también se observaron diferencias significativas entre los grupos en la intensidad, la sincronía y la duración de los frutos inmaduros, y en la duración de los frutos maduros (Figura 20). En contraste, no hubo diferencias significativas en la estacionalidad de los frutos inmaduros ni en la intensidad, la sincronía y la estacionalidad de los frutos maduros. La intensidad de los frutos inmaduros fue mayor en el Grupo 3 que en los Grupos 1, 4a y 4b (Cuadro 13). La sincronía de los frutos inmaduros fue más alta en el Grupo 2 que en las especies del Grupo 4b. La duración de los frutos inmaduros fue mayor en las especies de los Grupos 1 y 3 que en las especies del Grupo 4b. La presencia de frutos maduros duró más tiempo en las especies del Grupo 2 que en las del Grupo 4a.

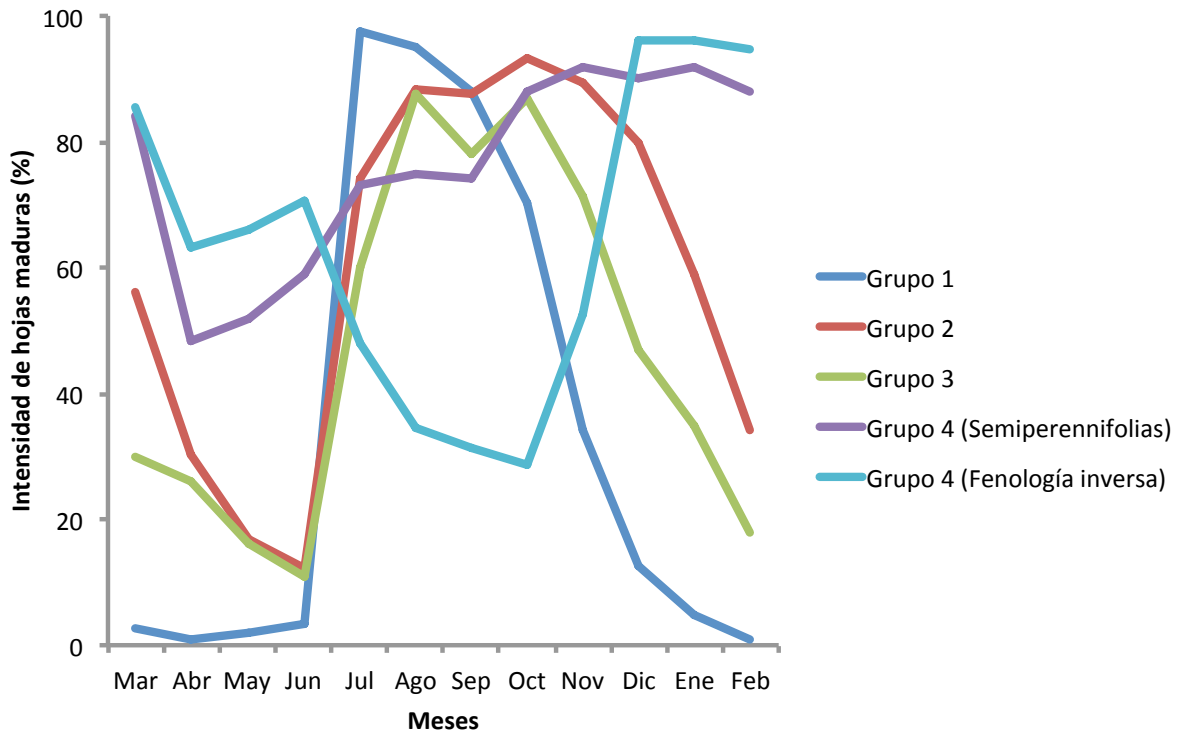
En el PCA basado en caracteres fenológicos reproductivos se extrajeron seis componentes que explican en total 83.2 % de la varianza. El CP1 explica 25.6 % y está correlacionado positivamente con la sincronía, la intensidad y la duración de botones y flores en antesis, la sincronía del fruto inmaduro así como con la sincronía y la duración del fruto maduro (Cuadro 14). El CP2 explica 15.3 % de la varianza y se correlacionó positivamente con la duración del fruto inmaduro y negativamente con el vector  $r$  del fruto inmaduro y la duración del botón floral. Los CP3, CP4, CP5 y CP6 juntos explican 42.4 % de la varianza y se correlacionan con diferentes caracteres fenológicos reproductivos.

Las especies ordenadas de acuerdo con sus valores obtenidos en los CP1 y CP2 forman un gradiente en el que *Acacia cochliacantha* y *Guaiacum coulteri* representan los extremos del CP1, mientras que *Bursera simaruba* y *Erythrina lanata* representan los extremos del CP2 (Figura 21). El gradiente de especies formado muestra una variación considerable en los

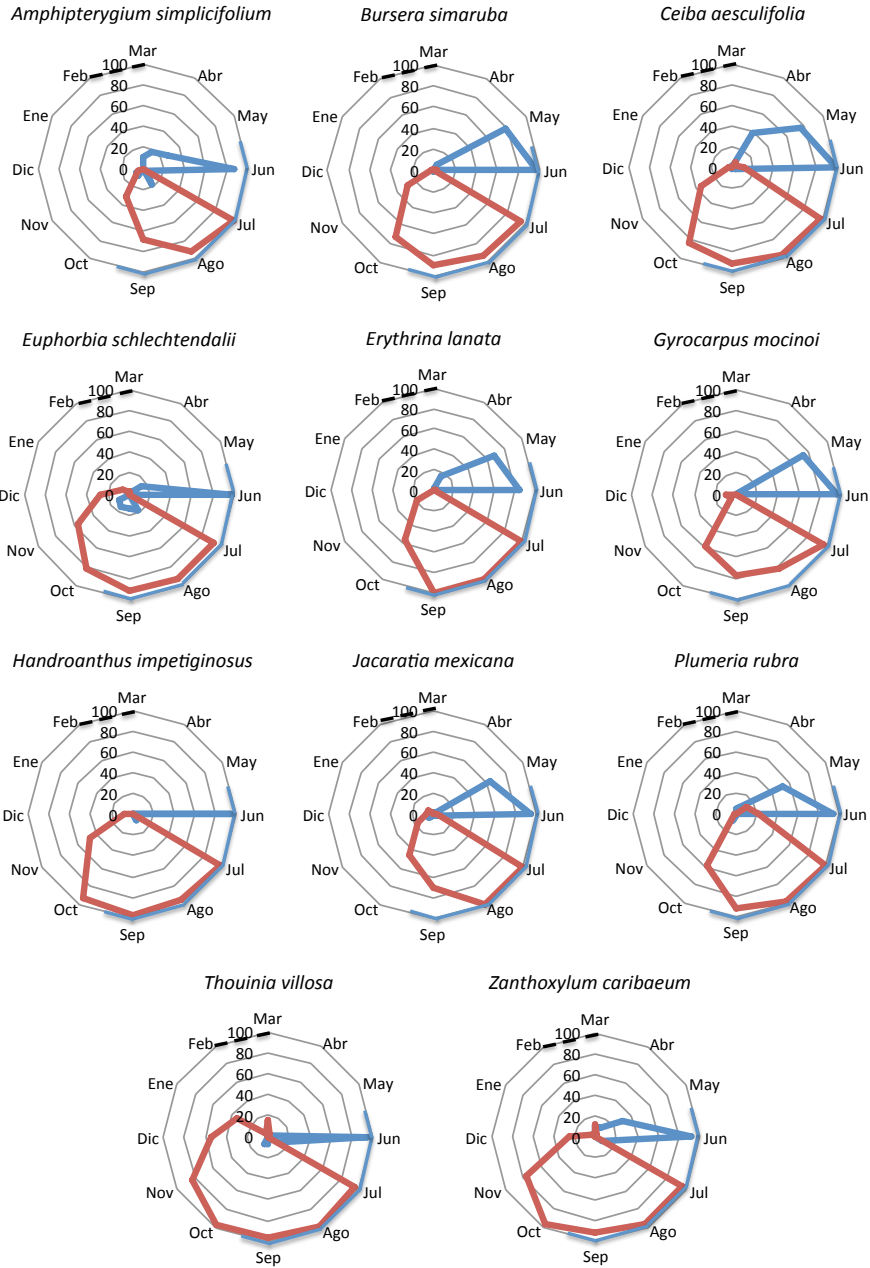
primeros dos CP, en el que se mezclan los grupos formados a partir de la intensidad de los eventos fenológicos reproductivos. Sin embargo, el Grupo 2 presentó valores altos en el CP1, el cual estuvo correlacionado positivamente con la intensidad, la duración y la sincronía de la floración, la sincronía del fruto inmaduro y la duración del fruto maduro.



**Figura 3.** Clasificación de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, obtenida con el método de Ward a partir de una matriz de intensidad de las fenofases foliares (hojas en expansión, maduras y senescentes) por mes. Los grupos se consolidaron a una distancia euclídea (DE) de 8.

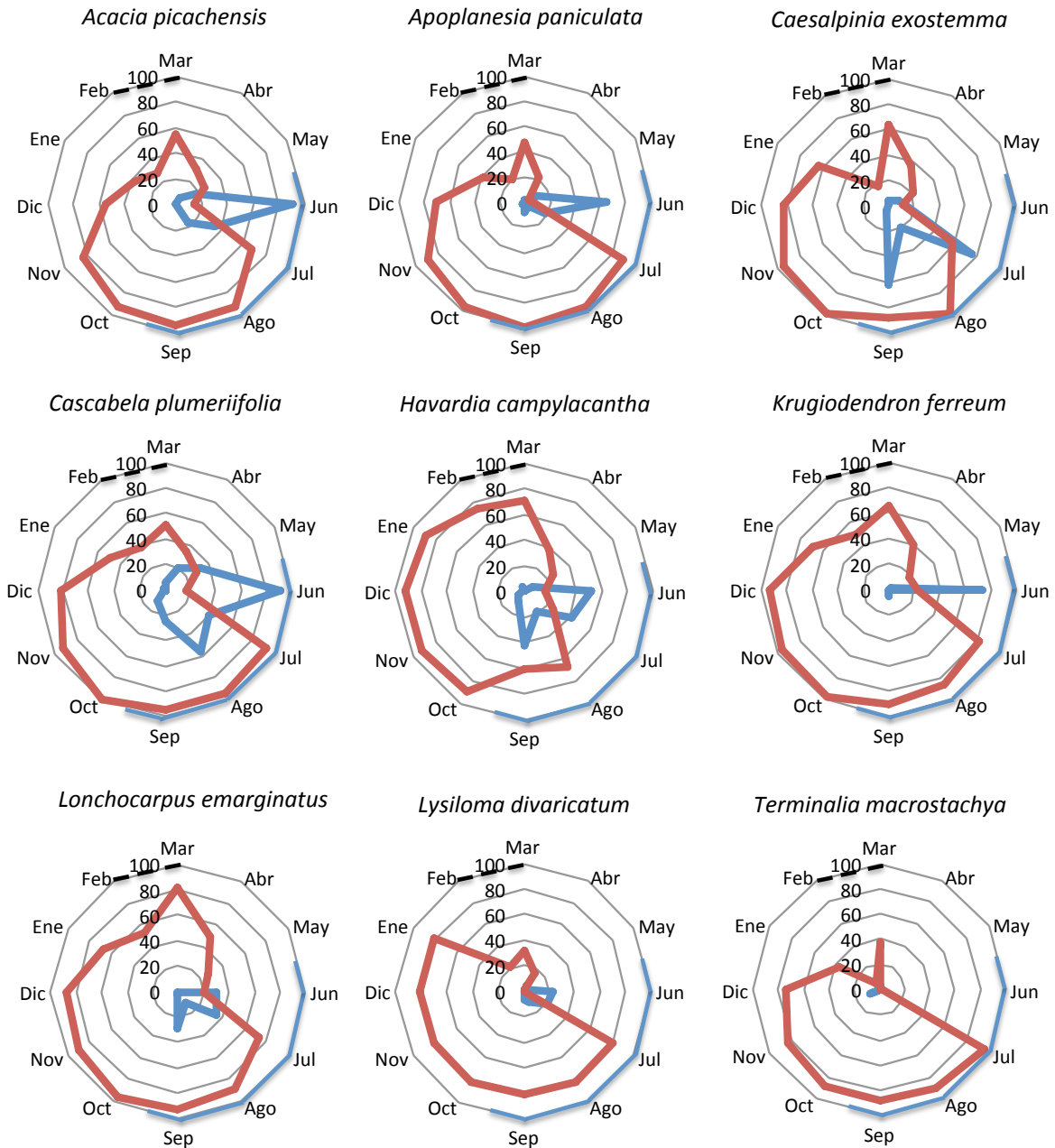


**Figura 4.** Patrones foliares promedio de la intensidad de las hojas maduras en los diferentes grupos de fenología foliar distinguidos en el análisis de clasificación de especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca.

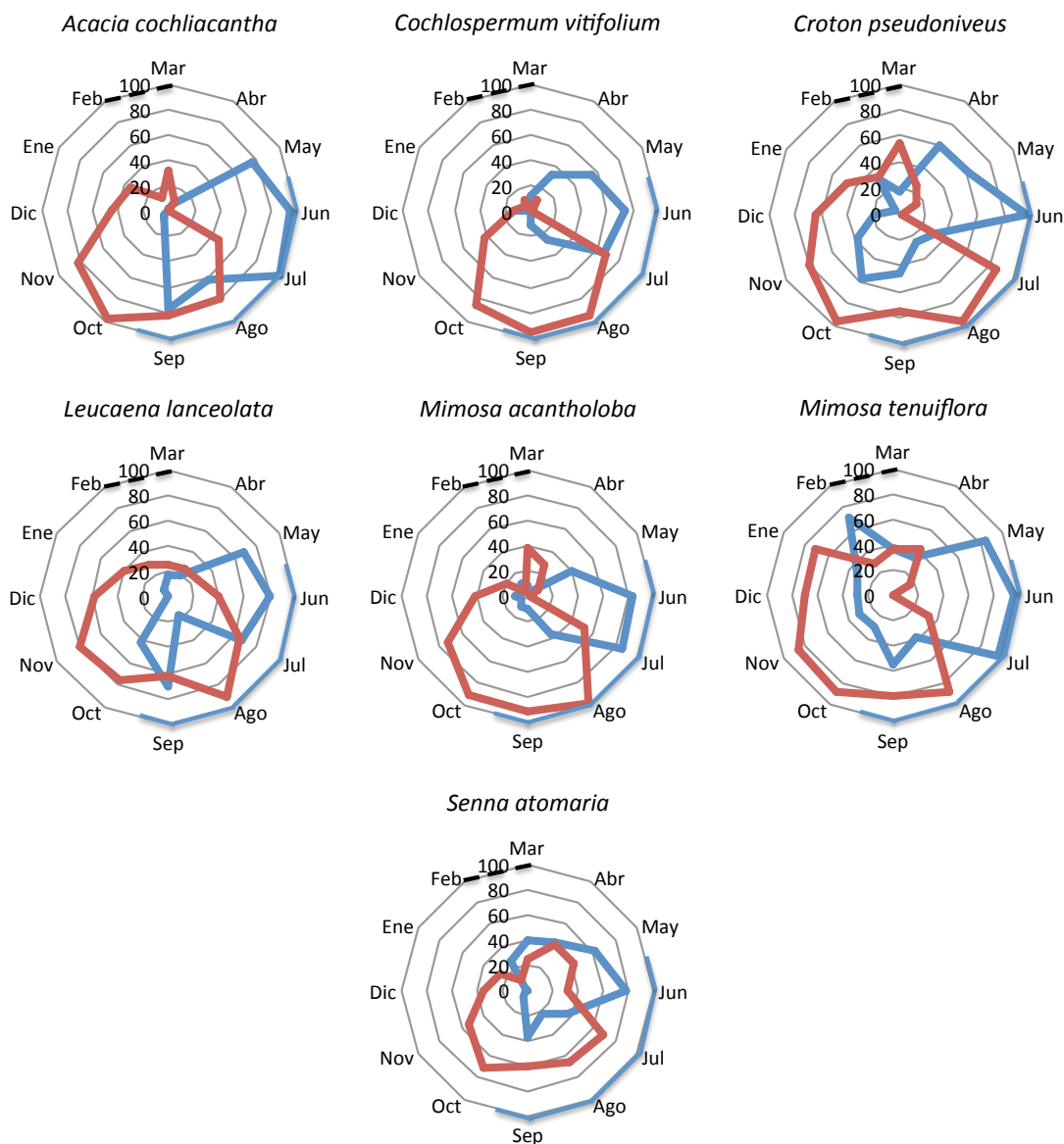


**Figura 5.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de hojas en un ciclo anual de 11 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como largamente deciduas (Grupo 1). Las líneas azules representan la intensidad de las hojas en expansión y las líneas rojas la de las hojas maduras. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre y la línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la senescencia foliar pues todas las especies presentaron intensidades muy bajas de dicha fenofase y el polígono formado entorpecía la visualización de la producción y maduración de las hojas.

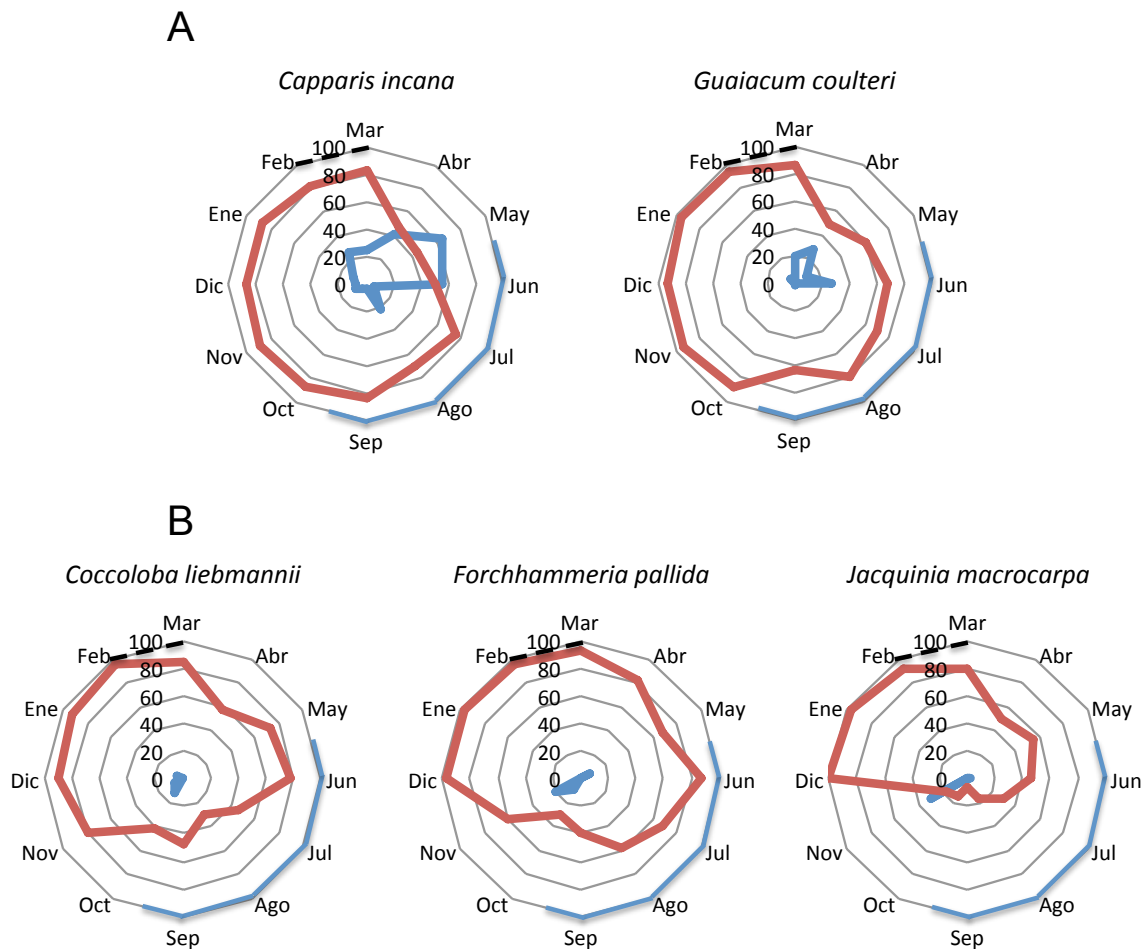




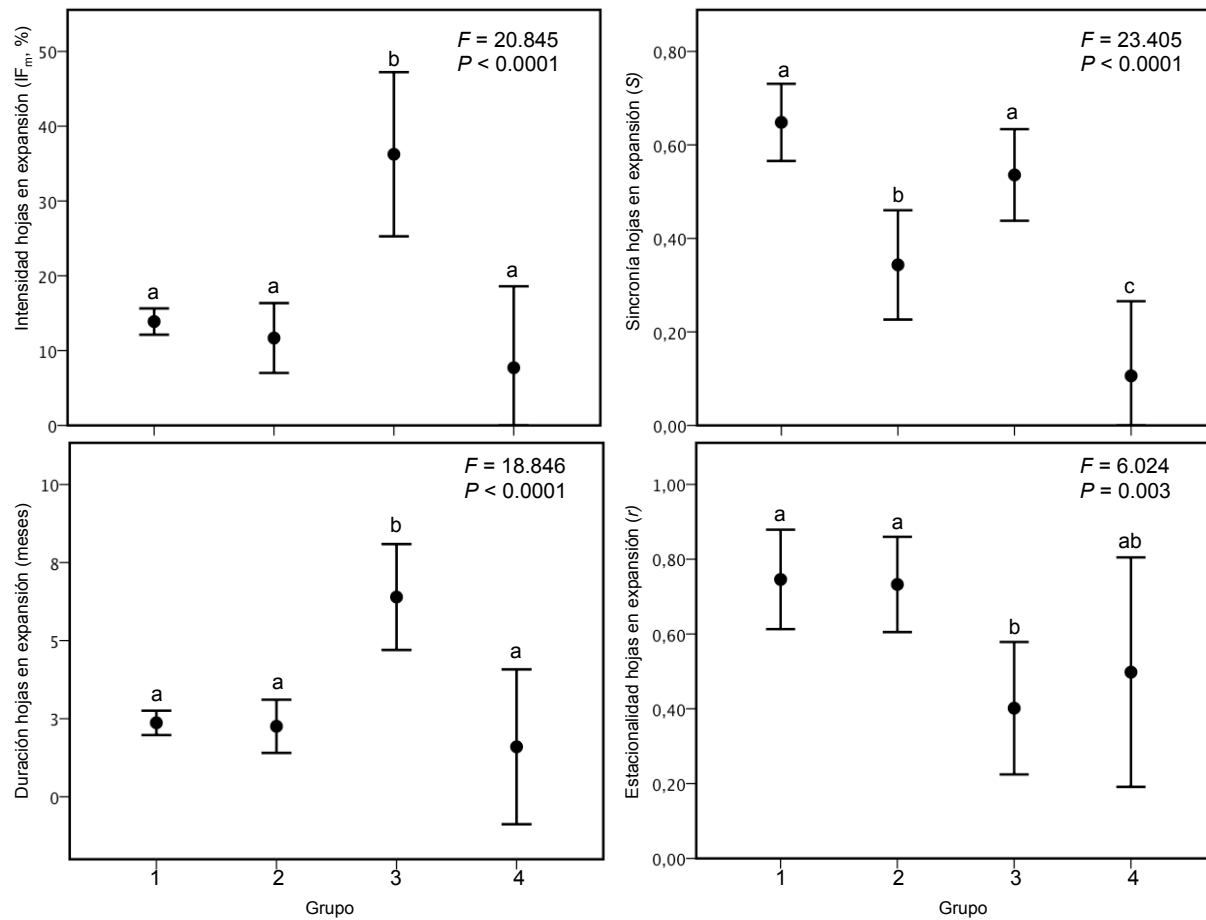
**Figura 6.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de hojas en un ciclo anual de nueve especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como cortamente deciduas con producción breve de hojas nuevas (Grupo 2). Las líneas azules representan la intensidad de las hojas en expansión y las líneas rojas, la de las hojas maduras. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre y la línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la senescencia foliar pues todas las especies presentaron intensidades muy bajas de dicha fenofase y el polígono formado entorpecía la visualización de la producción y maduración de las hojas.



**Figura 7.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de hojas en un ciclo anual de siete especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como cortamente deciduas con producción extensa de hojas nuevas (Grupo 3). Las líneas azules representan la intensidad de las hojas en expansión y las líneas rojas, la de las hojas maduras. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre y la línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la senescencia foliar pues todas las especies presentaron intensidades muy bajas de dicha fenofase y el polígono formado entorpecía la visualización de la producción y maduración de las hojas.



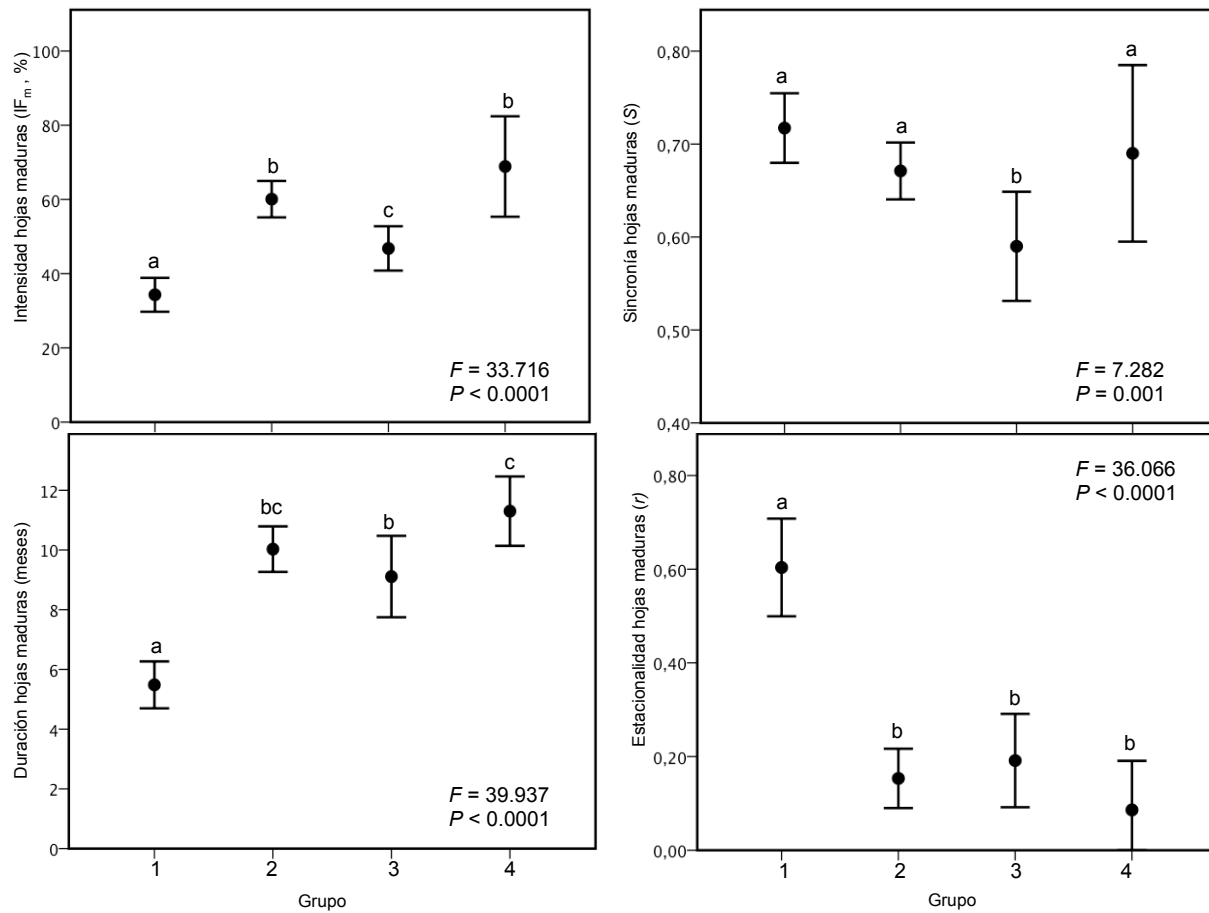
**Figura 8.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de hojas en un ciclo anual de cinco especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies de fenología atípica (Grupo 4), incluyendo especies semiperenifolias (A) y especies de fenología inversa (B). Las líneas azules representan la intensidad de las hojas en expansión y las líneas rojas, la de las hojas maduras. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre y la línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la senescencia foliar pues todas las especies presentaron intensidades muy bajas de dicha fenofase y el polígono formado entorpecía la visualización de la producción y maduración de las hojas.



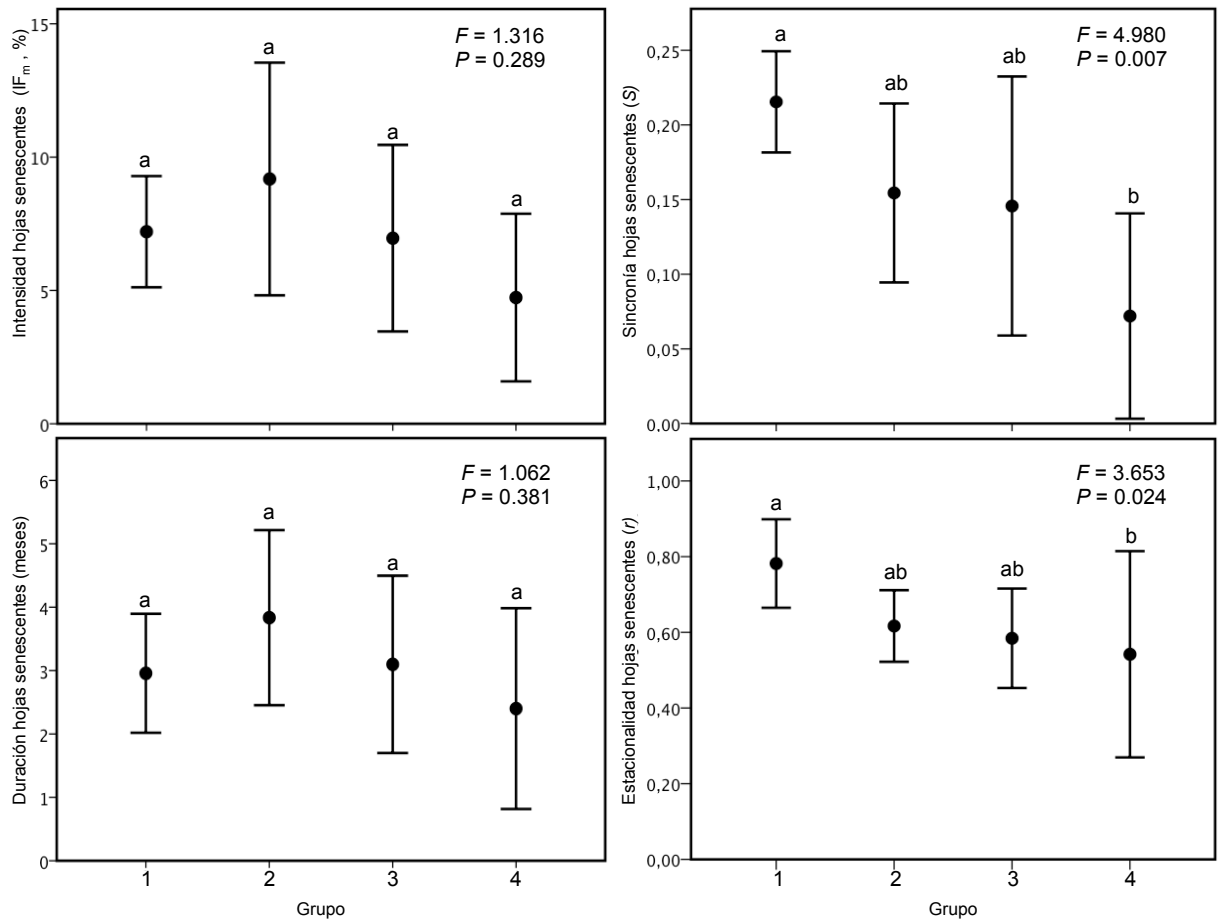
**Figura 9.** Diferencias en la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de la producción de hojas nuevas entre los grupos formados a partir de su fenología foliar. Las barras de error representan el intervalo de confianza de 95 %; letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) según las pruebas de Tukey.

**Cuadro 11.** Valores de las medias de los grupos obtenidos mediante la clasificación respectiva de la fenología foliar, e intervalos de confianza de 95 % de la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de las hojas en sus diferentes estadios de desarrollo. Los valores del límite inferior del intervalo de confianza cuyo valor fue negativo fueron reemplazados por 0 debido a su falta de sentido biológico.

Caracter fenológico		Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
Hojas en expansión	Intensidad (IF <sub>m</sub> )	13.88 (12.13 - 15.64)	11.68 (7.01 - 16.35)	36.25 (25.28 - 47.22)	7.71 (0.00 - 18.60)
	Sincronía (S)	0.65 (0.57 - 0.73)	0.34 (0.23 - 0.46)	0.54 (0.44 - 0.64)	0.11 (0.00 - 0.27)
	Duración (meses)	2.37 (1.98 - 2.76)	2.26 (1.40 - 3.11)	6.40 (4.70 - 8.09)	1.60 (0.00 - 4.08)
	Estacionalidad (r)	0.75 (0.61 - 0.88)	0.73 (0.60 - 0.86)	0.40 (0.22 - 0.58)	0.50 (0.19 - 0.80)
Hojas maduras	Intensidad (IF <sub>m</sub> )	34.31 (29.75 - 38.89)	60.08 (55.18 - 64.99)	46.79 (40.82 - 52.77)	68.88 (55.33 - 82.43)
	Sincronía (S)	0.72 (0.68 - 0.75)	0.67 (0.64 - 0.70)	0.59 (0.53 - 0.65)	0.69 (0.59 - 0.78)
	Duración (meses)	5.48 (4.70 - 6.27)	10.03 (9.26 - 10.79)	9.11 (7.75 - 10.47)	11.30 (10.14 - 12.46)
	Estacionalidad (r)	0.60 (0.50 - 0.71)	0.15 (0.09 - 0.22)	0.19 (0.09 - 0.29)	0.09 (0.00 - 0.19)
Hojas senescentes	Intensidad (IF <sub>m</sub> )	7.20 (5.12 - 9.29)	9.18 (4.82 - 13.54)	6.96 (3.46 - 10.46)	4.73 (1.59 - 7.88)
	Sincronía (S)	0.21 (0.18 - 0.25)	0.15 (0.09 - 0.21)	0.15 (0.06 - 0.23)	0.07 (0.003 - 0.14)
	Duración (meses)	2.96 (2.02 - 3.90)	3.83 (2.45 - 5.22)	3.10 (1.70 - 4.50)	2.40 (0.82 - 3.98)
	Estacionalidad (r)	0.78 (0.66 - 0.90)	0.62 (0.52 - 0.71)	0.58 (0.45 - 0.72)	0.54 (0.27 - 0.81)



**Figura 10.** Diferencias en la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de las hojas maduras entre los grupos formados a partir de su fenología foliar. Las barras de error representan el intervalo de confianza de 95 %; letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) según las pruebas de Tukey.

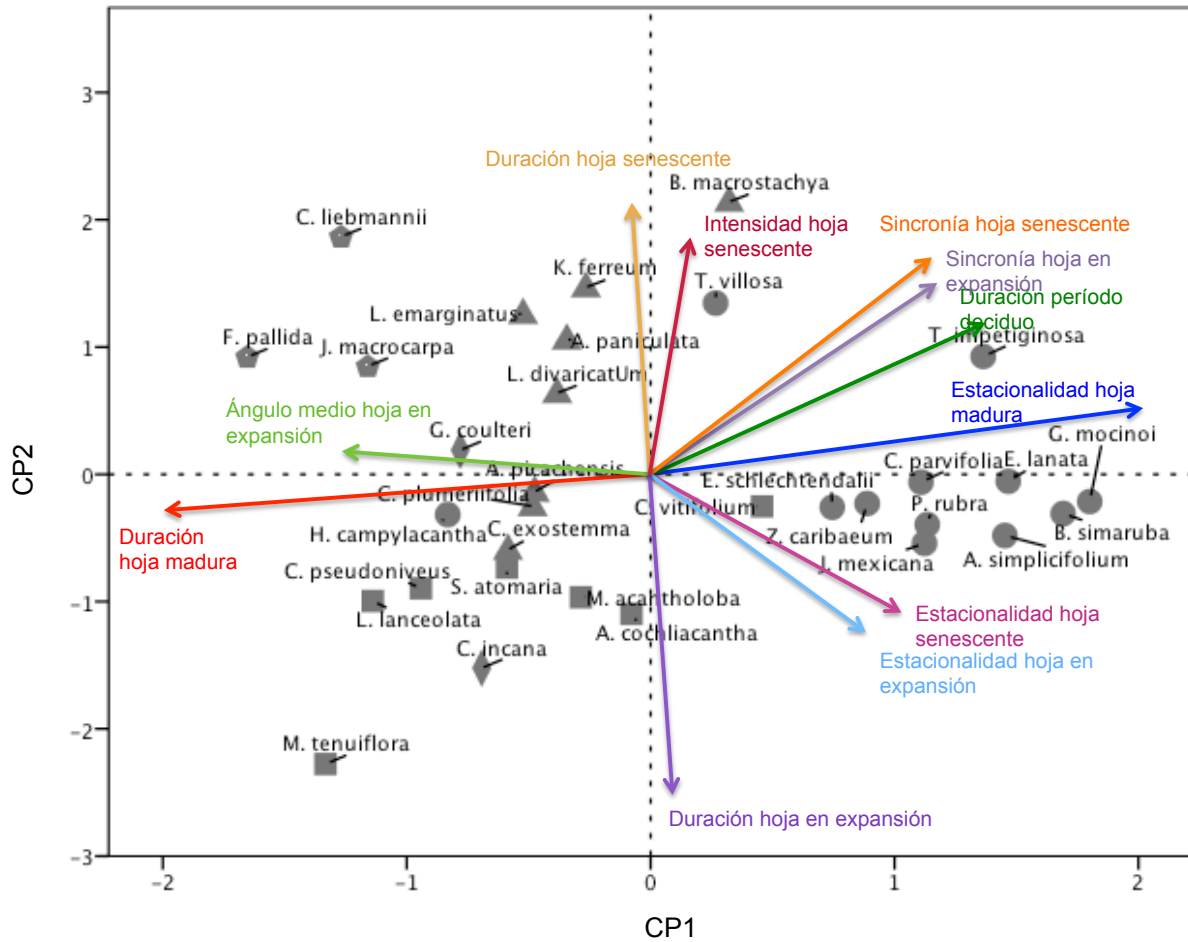


**Figura 11.** Diferencias en la intensidad, sincronía, duración y estacionalidad de las hojas senescentes entre los grupos formados a partir de su fenología foliar. Las barras de error representan el intervalo de confianza de 95 %; letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) según las pruebas de Tukey.

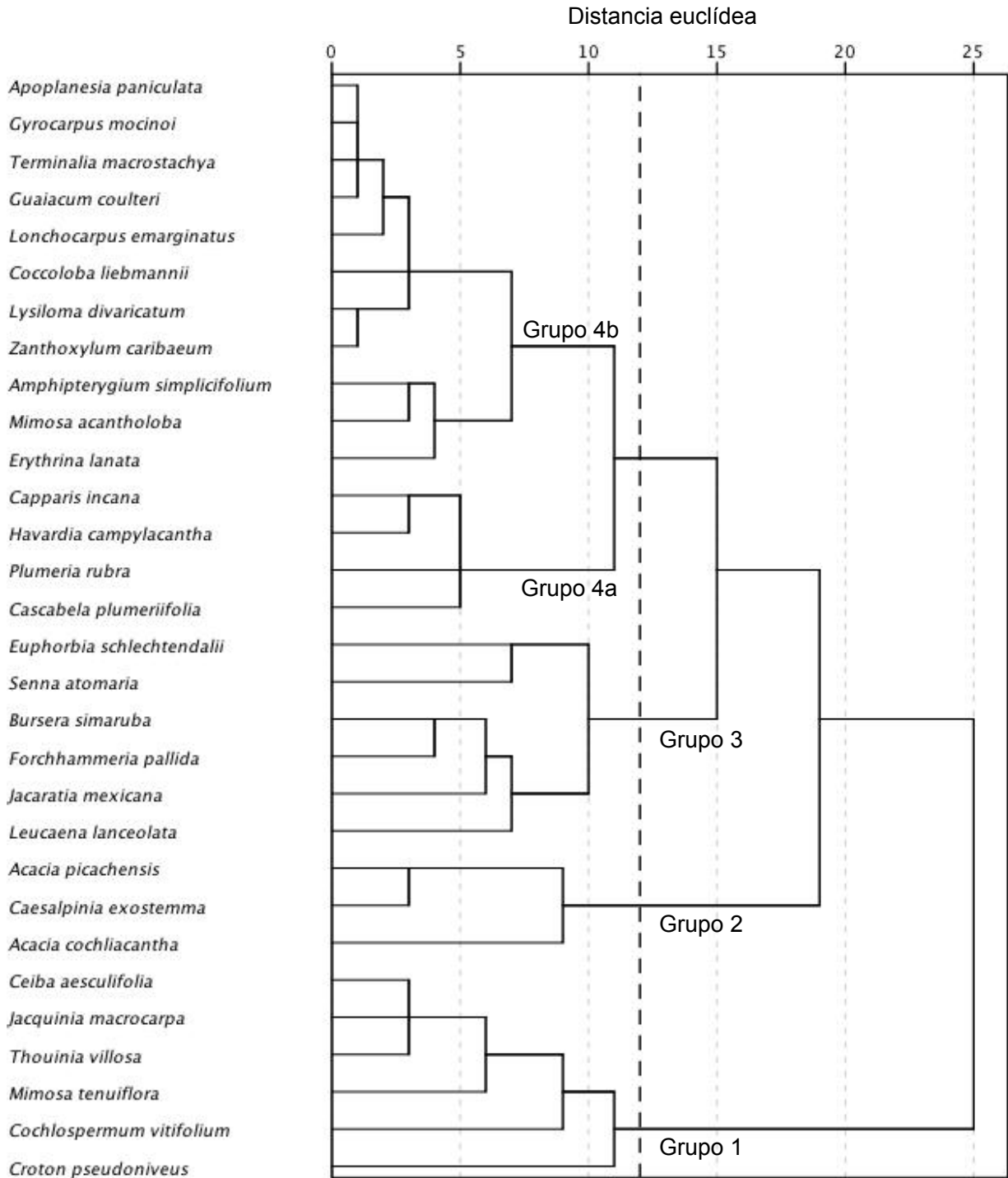
**Cuadro 12.** Matriz de cargas factoriales del Análisis de Componentes Principales de la fenología foliar. Con asterisco (\*) se señalan las cargas de las variables correlacionadas significativamente con cada componente. Entre paréntesis se presentan el valor propio y el porcentaje de varianza explicada de cada componente.

Variable	Componente				
	1 (4.7, 33.9)	2 (2.6, 18.6)	3 (1.7, 12.2)	4 (1.2, 8.7)	5 (1.1, 8.1)
Duración de la hoja madura	-0.93*	0.11	0.05	-0.22	0.03
Vector <i>r</i> de la hoja madura	0.93*	-0.03	-0.06	0.17	-0.13
Índice de sincronía de la hoja en expansión	0.71*	-0.44	0.08	0.09	0.03
Índice de sincronía de la hoja senescente	0.69*	0.28	0.48	0.27	0.05
Vector <i>r</i> de la hoja senescente	0.64*	-0.38	-0.27	-0.14	0.01
Vector <i>r</i> de la hoja en expansión	0.53*	0.47	-0.25	-0.34	0.28
Ángulo medio de la hoja en expansión	-0.51*	0.47	-0.38	0.42	0.14
Duración de la hoja en expansión	-0.23	-0.79*	0.46	0.16	-0.06
Duración de la hoja senescente	0.02	0.66*	0.64*	0.22	0.13
Intensidad de la hoja senescente	0.04	0.64*	0.42	-0.09	-0.35
Intensidad de la hoja madura	-0.01	0.32	-0.59*	0.44	0.03
Índice de sincronía de la hoja madura	0.48	0.36	-0.03	-0.64*	0.06
Intensidad de la hoja en expansión	0.00	-0.15	0.21	0.03	0.93*

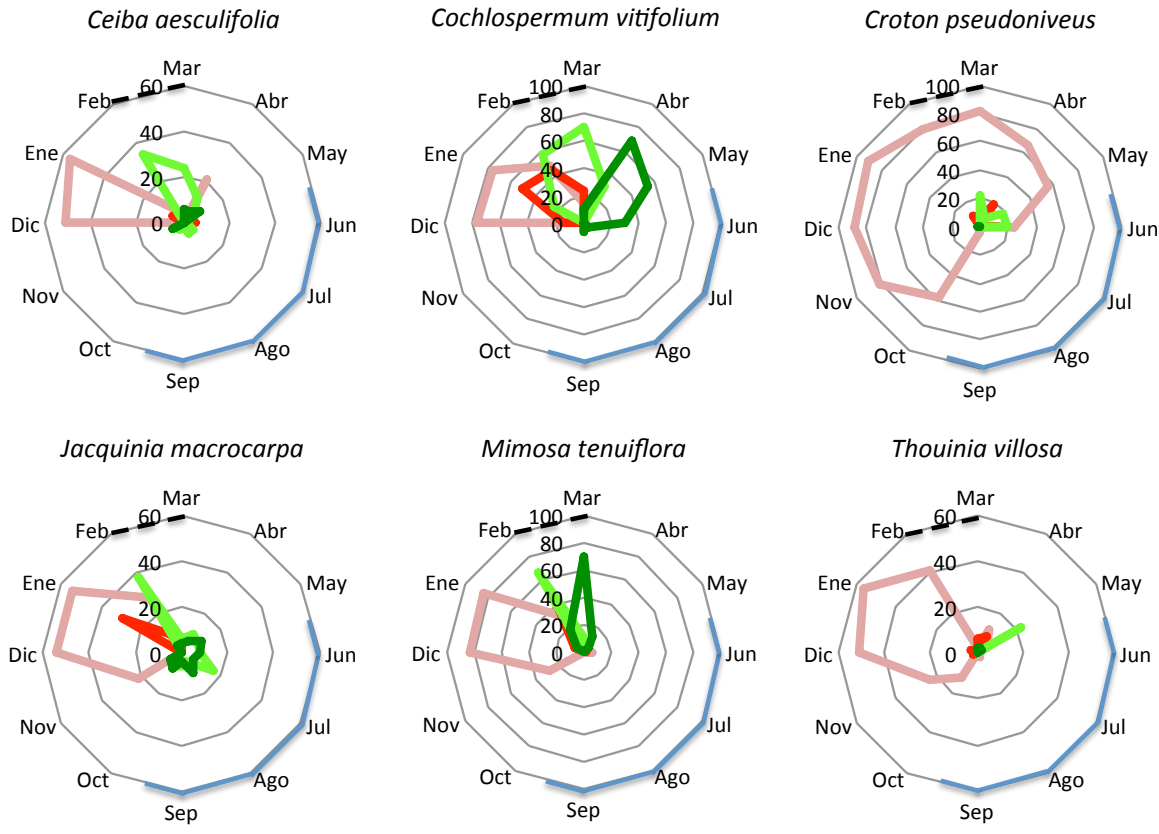




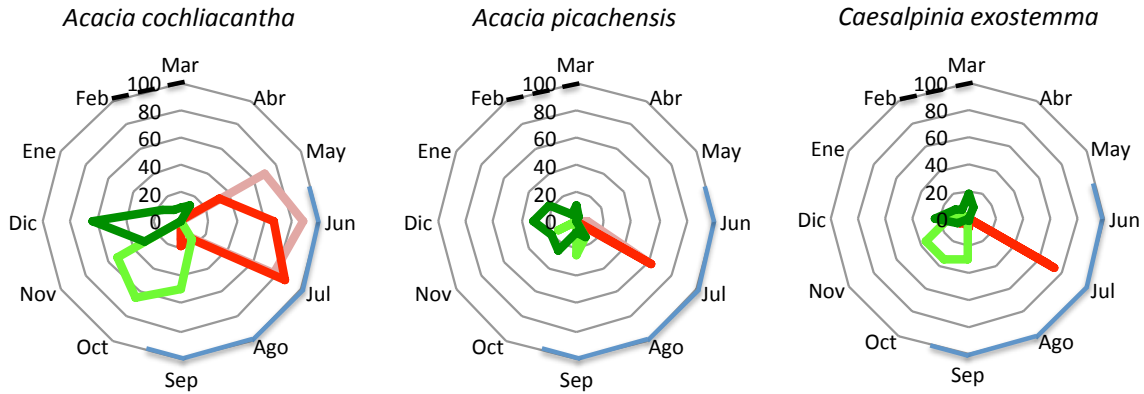
**Figura 12.** Análisis de Componentes Principales basado en datos de fenología foliar de 32 especies arbóreas, del BTC de Nizanda (Oaxaca). Los círculos representan especies que pertenecen al Grupo 1; los triángulos, especies que pertenecen al Grupo 2; los cuadrados, especies que pertenecen al Grupo 3; los rombos, especies semiperenifolias (Grupo 4) y los pentágonos, especies de fenología inversa (Grupo 4).



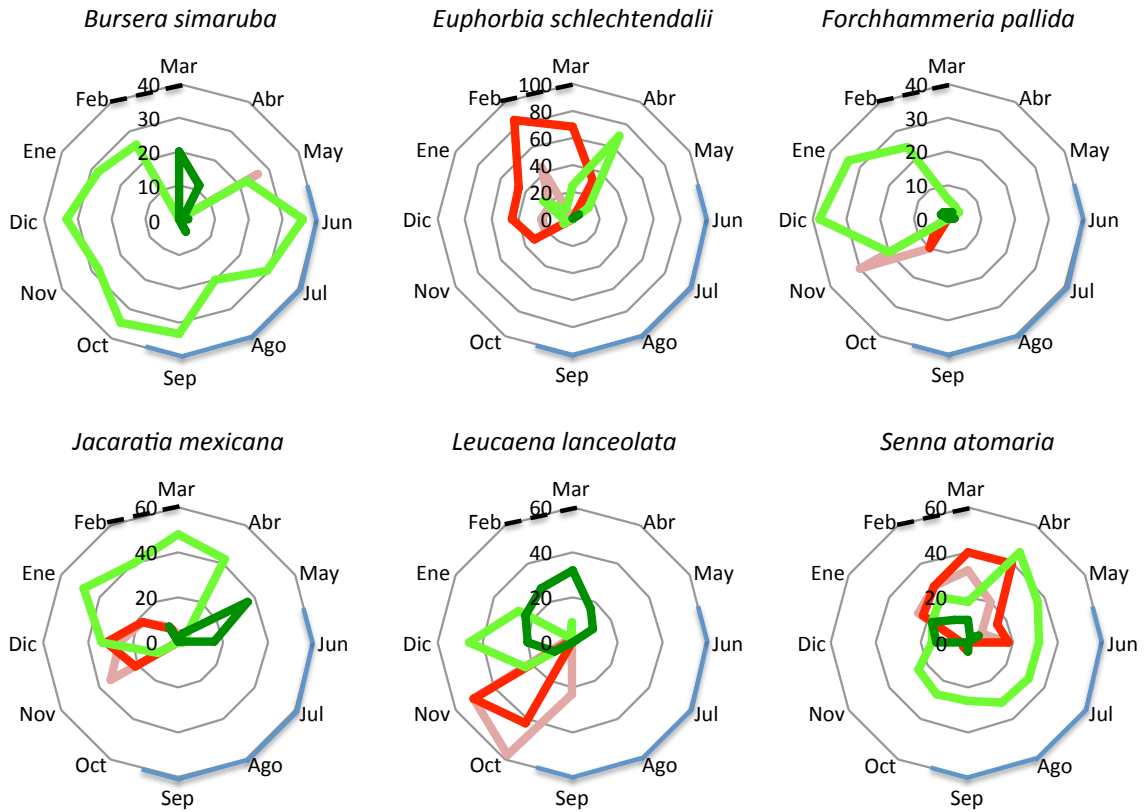
**Figura 13.** Clasificación de 30 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, obtenida con el método de Ward a partir de una matriz de intensidad de las fenofases reproductivas por mes. Los grupos se consolidaron a una distancia euclídea (DE) de 12.



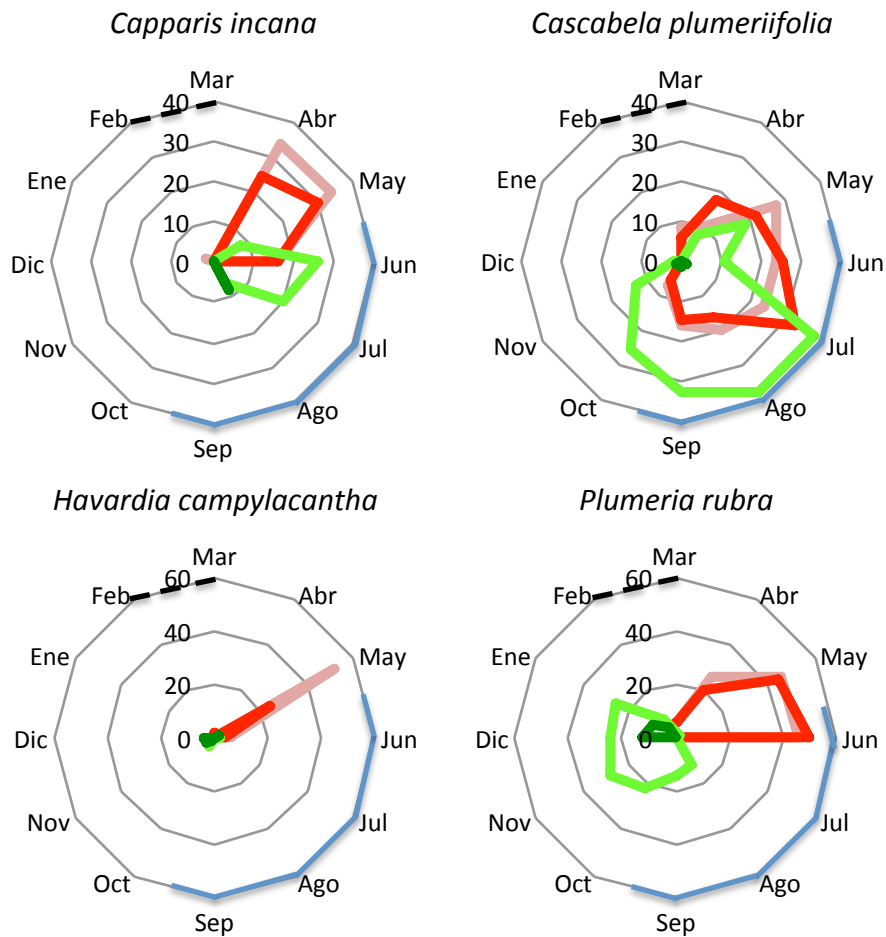
**Figura 14.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de órganos reproductivos en un ciclo anual de seis especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies con producción extensa de botones florales previa a la antesis en la estación seca y maduración de sus frutos antes de la estación lluviosa (Grupo 1). Las líneas rosas representan la intensidad de los botones florales; las líneas rojas, la de las flores en antesis; las líneas verde claro, la de los frutos inmaduros; y las líneas verde oscuro, la de los frutos maduros. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre. La línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la intensidad de las flores caducas pues se produjeron con baja intensidad o no se observaron y el polígono formado dificultaba la visualización de la floración y la fructificación.



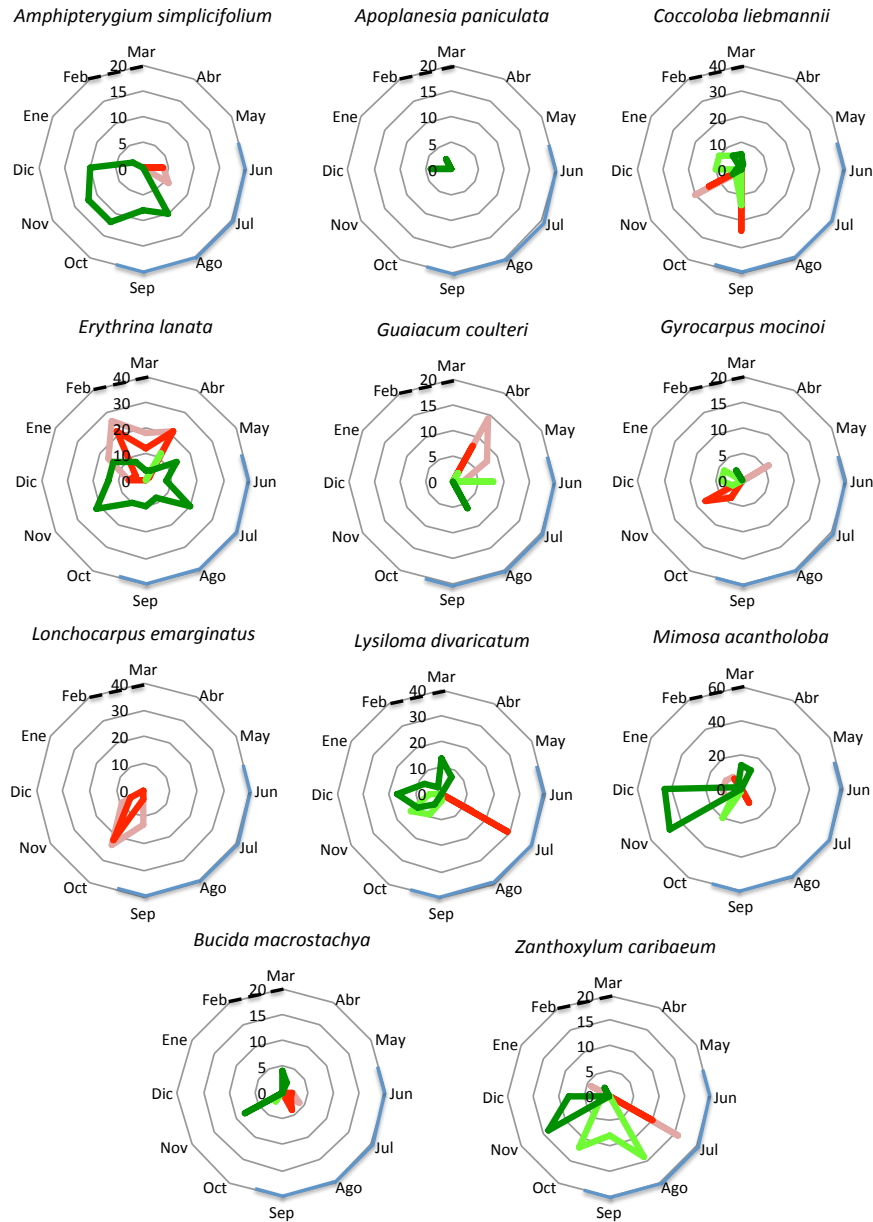
**Figura 15.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de órganos reproductivos en un ciclo anual de tres especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies con floración muy estacional a la mitad de la estación lluviosa y maduración de sus frutos durante la temporada seca templada (Grupo 2). Las líneas rosas representan la intensidad de los botones florales; las líneas rojas, la de las flores en antesis; las líneas verde claro, la de los frutos inmaduros; y las líneas verde oscuro, la de los frutos maduros. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre. La línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la intensidad de las flores caducas pues se produjeron con baja intensidad o no se observaron y el polígono formado dificultaba la visualización de la floración y la fructificación.



**Figura 16.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de órganos reproductivos en un ciclo anual de seis especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies con floración durante la estación seca y generalmente con extensa maduración de sus frutos (Grupo 3). Las líneas rosas representan la intensidad de los botones florales; las líneas rojas, la de las flores en antesis; las líneas verde claro, la de los frutos inmaduros; y las líneas verde oscuro, la de los frutos maduros. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre. La línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la intensidad de las flores caducas pues se produjeron con baja intensidad o no se observaron y el polígono formado dificultaba la visualización de la floración y la fructificación.



**Figura 17.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de órganos reproductivos en un ciclo anual de cuatro especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies con floración al final de la estación seca o inicio de la temporada lluviosa y maduración de sus frutos durante la estación lluviosa o inicio de la estación seca (Grupo 4a). Las líneas rosas representan la intensidad de los botones florales; las líneas rojas, la de las flores en anthesis; las líneas verde claro, la de los frutos inmaduros; y las líneas verde oscuro, la de los frutos maduros. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre. La línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la intensidad de las flores caducas pues se produjeron con baja intensidad o no se observaron y el polígono formado dificultaba la visualización de la floración y la fructificación.

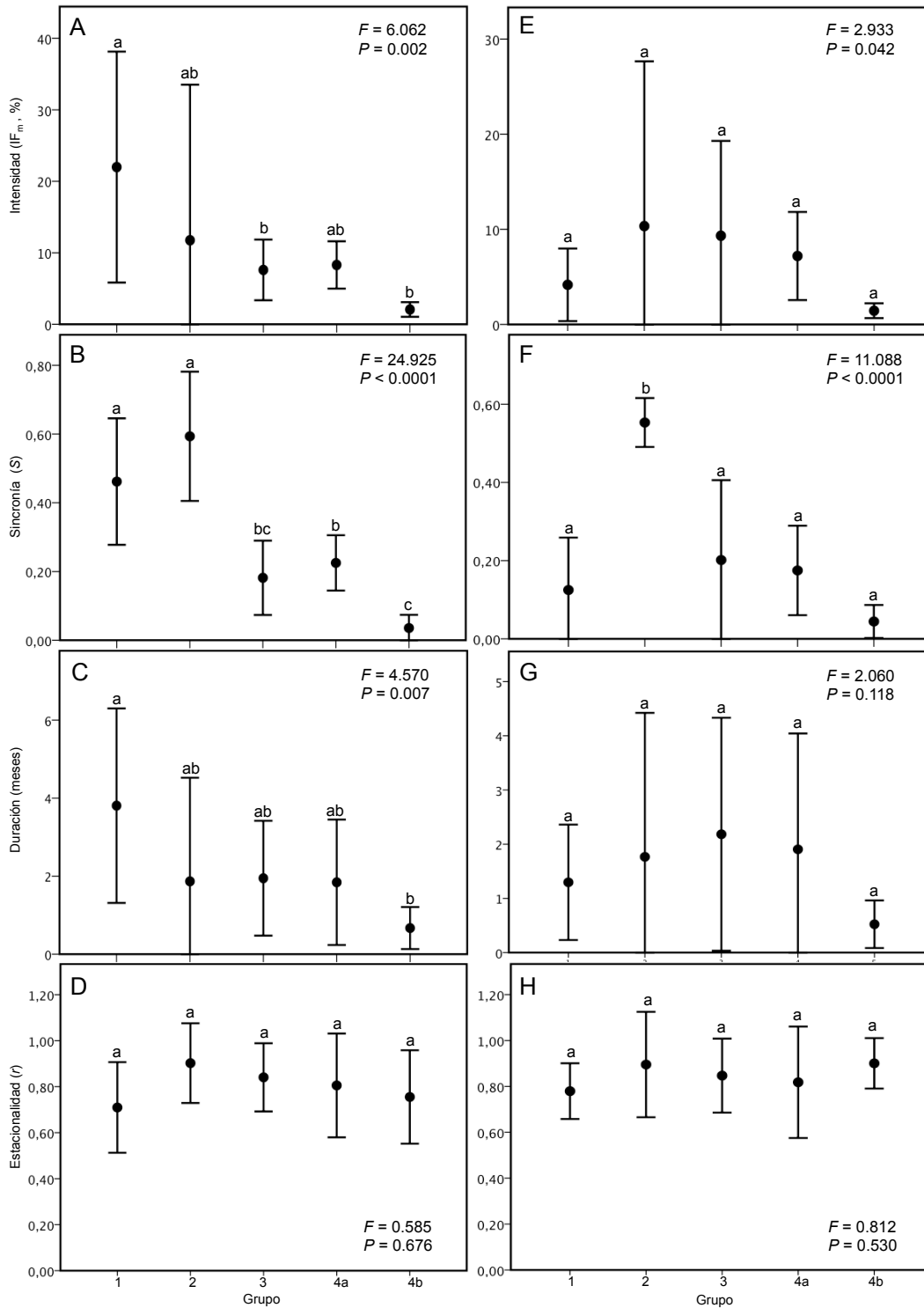


**Figura 18.** Intensidad promedio, según el índice de Fournier (proporción porcentual de 0 a 100 %), de la producción de órganos reproductivos en un ciclo anual de 11 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca, clasificadas como especies con eventos reproductivos poco intensos (Grupo 4b). Las líneas rosas representan la intensidad de los botones florales; las líneas rojas, la de las flores en anthesis; las líneas verde claro, la de los frutos inmaduros; y las líneas verde oscuro, la de los frutos maduros. La estación lluviosa está remarcada del final de mayo al inicio de octubre. La línea punteada entre febrero y marzo indica que el estudio comenzó en marzo de 2012 y concluyó en febrero de 2013. No se graficó la intensidad de las flores caducas pues se produjeron con baja intensidad o no se observaron y el polígono formado dificultaba la visualización de la floración y la fructificación.

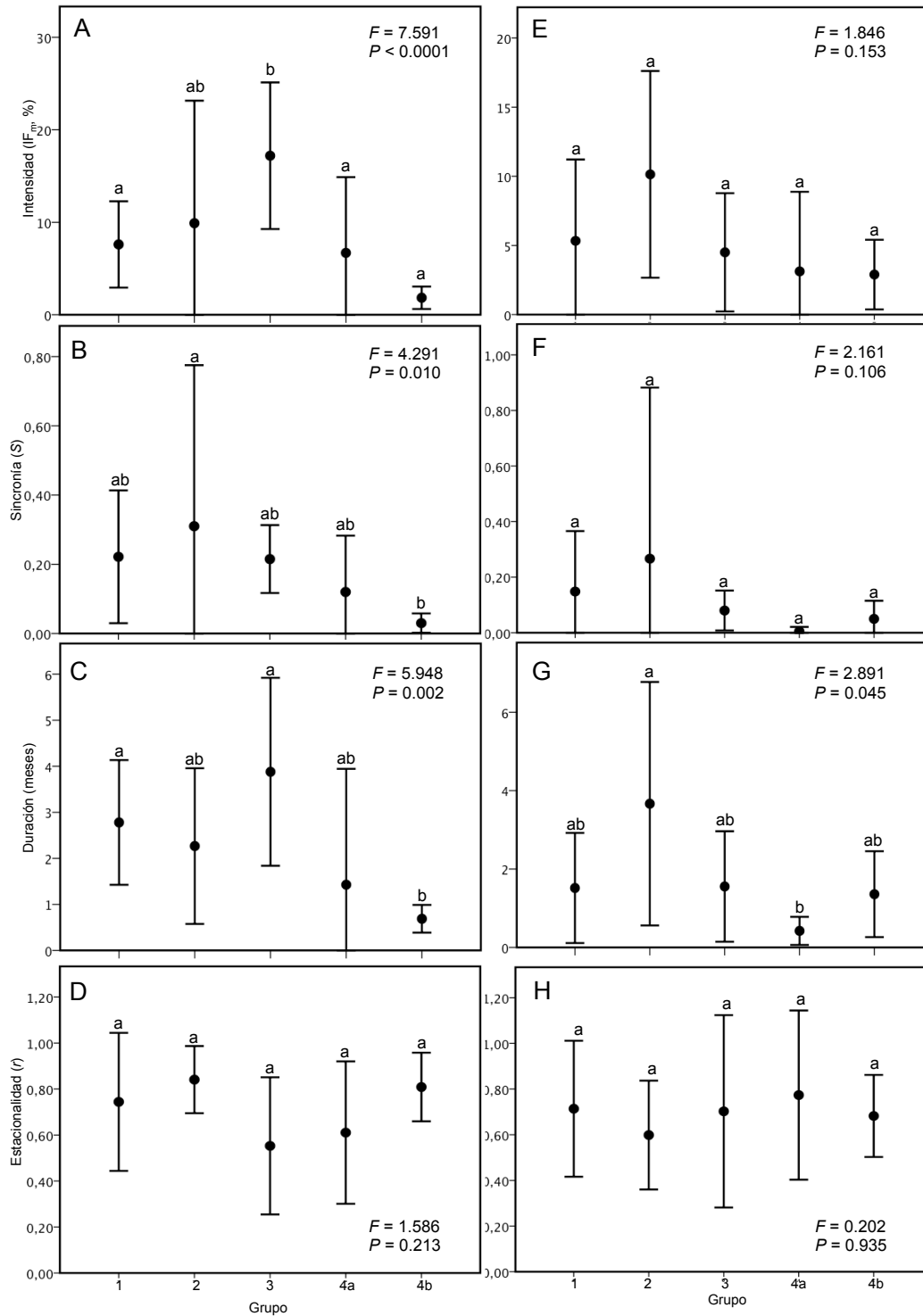
**Cuadro 13.** Valores de las medias de los grupos obtenidos mediante la clasificación respectiva de la fenología reproductiva, e intervalos de confianza de 95 % de la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de las flores y frutos en sus diferentes estadios de desarrollo. Los valores del límite inferior del intervalo de confianza cuyo valor fue negativo fueron reemplazados por 0 debido a su falta de sentido biológico.

Caracter fenológico		Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4a	Grupo 4b	
Floración	Botones florales	Intensidad ( $IF_m$ )	22.00 (5.84 - 38.14)	11.75 (0.00 - 33.51)	7.60 (3.36 - 11.85)	8.30 (4.99 - 11.61)	2.07 (1.04 - 3.09)
		Sincronía (S)	0.46 (0.28 - 0.65)	0.59 (0.40 - 0.78)	0.18 (0.07 - 0.29)	0.22 (0.14 - 0.30)	0.04 (0.00 - 0.07)
		Duración (meses)	3.81 (1.31 - 6.30)	1.87 (0.00 - 4.52)	1.95 (0.47 - 3.42)	1.84 (0.23 - 3.45)	0.67 (0.13 - 1.21)
		Estacionalidad ( $r$ )	0.71 (0.51 - 0.91)	0.90 (0.73 - 1.07)	0.84 (0.69 - 0.98)	0.80 (0.58 - 1.03)	0.75 (0.55 - 0.96)
	Flores en antesis	Intensidad ( $IF_m$ )	4.17 (0.36 - 7.99)	10.34 (0.00 - 27.67)	9.33 (0.00 - 19.30)	7.20 (2.57 - 11.83)	1.45 (0.66 - 2.23)
		Sincronía (S)	0.12 (0.00 - 0.26)	0.55 (0.49 - 0.62)	0.20 (0.00 - 0.41)	0.18 (0.06 - 0.29)	0.04 (0.002 - 0.09)
		Duración (meses)	1.30 (0.23 - 2.36)	1.77 (0.00 - 4.42)	2.18 (0.03 - 4.33)	1.90 (0.00 - 4.04)	0.52 (0.08 - 0.96)
		Estacionalidad ( $r$ )	0.78 (0.66 - 0.90)	0.89 (0.66 - 1.12)	0.85 (0.69 - 1.01)	0.82 (0.57 - 1.06)	0.90 (0.79 - 1.01)
Fructificación	Frutos inmaduros	Intensidad ( $IF_m$ )	7.60 (2.94 - 12.27)	9.90 (0.00 - 23.15)	17.20 (9.27 - 25.12)	6.69 (0.00 - 14.88)	1.84 (0.63 - 3.05)
		Sincronía (S)	0.22 (0.03 - 0.41)	0.31 (0.00 - 0.77)	0.21 (0.12 - 0.31)	0.12 (0.00 - 0.28)	0.03 (0.002 - 0.06)
		Duración (meses)	2.78 (1.42 - 4.13)	2.27 (0.58 - 3.96)	3.88 (1.84 - 5.92)	1.43 (0.00 - 3.94)	0.69 (0.39 - 0.99)
		Estacionalidad ( $r$ )	0.74 (0.44 - 1.04)	0.84 (0.69 - 0.99)	0.55 (0.25 - 0.85)	0.61 (0.30 - 0.92)	0.81 (0.66 - 0.96)
	Frutos maduros	Intensidad ( $IF_m$ )	5.33 (0.00 - 11.21)	10.14 (2.67 - 17.62)	4.50 (0.23 - 8.78)	3.12 (0.00 - 8.88)	2.89 (0.38 - 5.41)
		Sincronía (S)	0.15 (0.00 - 0.37)	0.27 (0.00 - 0.88)	0.08 (0.008 - 0.15)	0.01 (0.00 - 0.11)	0.05 (0.00 - 0.15)
		Duración (meses)	1.52 (0.11 - 2.92)	3.67 (0.56 - 6.77)	1.55 (0.15 - 2.96)	0.42 (0.06 - 0.78)	1.36 (0.26 - 2.45)
		Estacionalidad ( $r$ )	0.71 (0.42 - 1.01)	0.60 (0.36 - 0.84)	0.70 (0.28 - 1.12)	0.77 (0.40 - 1.14)	0.68 (0.50 - 0.86)





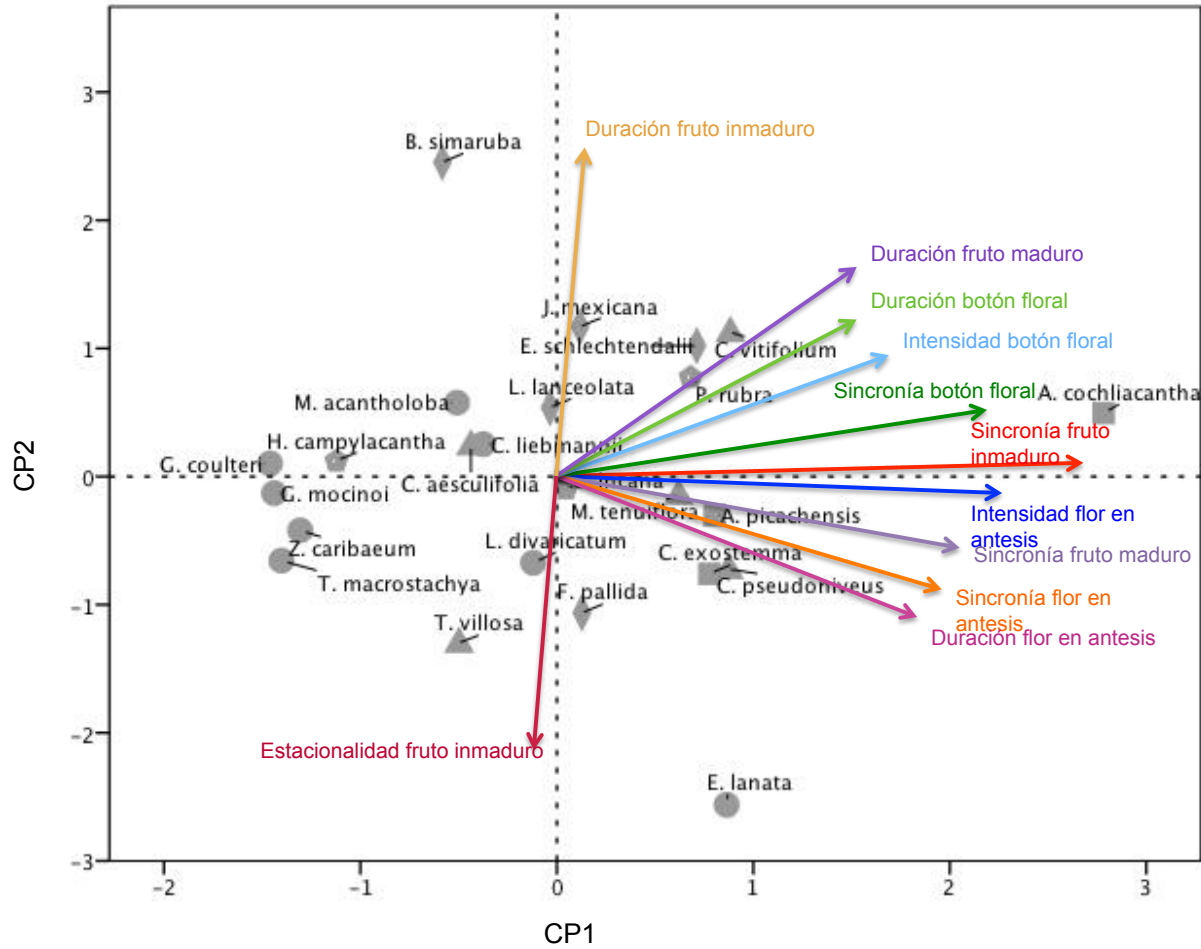
**Figura 19.** Diferencias en la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de los botones florales (A-D) y de las flores en anthesis (E-H), entre los grupos formados a partir de su fenología reproductiva. Las barras de error representan el intervalo de confianza de 95 %; letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) según las pruebas de Tukey.



**Figura 20.** Diferencias en la intensidad, la sincronía, la duración y la estacionalidad de los frutos inmaduros (A-D) y de los frutos maduros (E-H), entre los grupos formados a partir de su fenología reproductiva. Las barras de error representan el intervalo de confianza de 95 %; letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) según las pruebas de Tukey.

**Cuadro 14.** Matriz de cargas factoriales del Análisis de Componentes Principales correspondiente a la fenología reproductiva. Con asterisco (\*) se señalan las cargas de las variables correlacionadas significativamente con cada componente. Entre paréntesis se presentan el valor propio y el porcentaje de varianza explicada de cada componente.

Variable	Componente					
	1 (4.1, 25.6)	2 (2.4, 15.3)	3 (2.0, 12.4)	4 (1.9, 12.0)	5 (1.8, 11.3)	6 (1.1, 6.6)
Índice de sincronía del fruto inmaduro	0.76*	0.39	-0.43	0.12	0.22	-0.03
Intensidad de la flor en antesis	0.69*	0.28	-0.15	-0.11	0.15	-0.21
Índice de sincronía del botón floral	0.67*	-0.27	0.50	-0.14	-0.20	0.13
Índice de sincronía del fruto maduro	0.63*	0.25	-0.46	0.48	-0.04	0.16
Índice de sincronía de la flor en antesis	0.60*	-0.15	0.56*	0.20	0.17	-0.18
Duración de la flor en antesis	0.58*	-0.30	0.32	-0.23	0.28	-0.35
Intensidad del botón floral	0.53*	-0.08	0.10	-0.09	0.42	0.51*
Duración del fruto inmaduro	0.47	0.73*	0.04	-0.22	0.02	-0.27
Vector <i>r</i> del fruto inmaduro	0.18	-0.62*	-0.27	0.44	0.41	0.04
Duración del botón floral	0.52*	-0.59	0.07	-0.38	-0.23	-0.12
Vector <i>r</i> del botón floral	-0.09	0.46	0.60*	0.41	0.17	-0.17
Duración del fruto maduro	0.56*	-0.05	-0.19	0.60*	-0.44	-0.09
Vector <i>r</i> de la flor en antesis	-0.43	0.32	0.40	0.46	-0.06	-0.13
Vector <i>r</i> del fruto maduro	-0.10	0.39	0.07	-0.29	0.74*	0.25
Intensidad del fruto inmaduro	0.27	0.45	-0.06	-0.52*	-0.56*	0.13
Intensidad del fruto maduro	0.32	0.14	0.49	0.24	-0.32	0.57*



**Figura 21.** Análisis de Componentes Principales basado en datos de fenología reproductiva de 24 especies arbóreas, del BTC de Nizanda, Oaxaca. Los triángulos representan especies que pertenecen al grupo 1; los cuadrados, especies que pertenecen al grupo 2; los rombos, especies que pertenecen al grupo 3; los pentágonos, especies que pertenecen al subgrupo 4a y los círculos, especies que pertenecen al subgrupo 4b.

## ***Correlaciones de la intensidad de las fenofases con variables climáticas***

### *Fenología foliar*

La producción de hojas nuevas se correlacionó positivamente con la temperatura en las especies largamente deciduas, las cortamente deciduas (Grupos 2 y 3) y en las semiperennifolias (Cuadro 15). La intensidad de las hojas maduras se correlacionó positivamente con la temperatura en las especies largamente deciduas y negativamente con las de los Grupos 2, 4a y 4b. Así mismo, la senescencia foliar se correlacionó con la temperatura, ya sea positivamente en las especies de fenología inversa y negativamente para aquellas cortamente deciduas.

La producción de hojas nuevas se correlacionó de manera positiva con la precipitación promedio de un año típicamente seco en las especies largamente deciduas y cortamente deciduas (Cuadro 15). La intensidad de las hojas maduras se correlacionó negativamente con la precipitación en el Grupo 4 y positivamente en las especies de los Grupos 1 y 3. La intensidad de la senescencia foliar se correlacionó positivamente con la precipitación en las especies de fenología inversa y negativamente en las cortamente caducifolias y semiperennifolias.

La intensidad de las hojas en expansión se correlacionó positivamente con el fotoperiodo en las especies largamente deciduas, cortamente deciduas y semiperennifolias (Cuadro 15). La intensidad de las hojas maduras se correlacionó positivamente, con el fotoperiodo, en las especies largamente deciduas y negativamente en las especies de los Grupos 2 y 4. En cuanto a la senescencia foliar, se correlacionó negativamente con el fotoperiodo en las especies deciduas y positivamente en las de fenología inversa.

### *Fenología reproductiva*

La intensidad de la floración (botones florales y flores en antesis) se correlacionó de manera positiva con la temperatura media en las especies del Grupo 2 y en las especies del Grupo 4a (Cuadro 16). En los Grupos 1 y 3 la correlación de esta variable con la intensidad de la floración fue negativa. La intensidad de los frutos inmaduros también se correlacionó con la temperatura de manera negativa en las especies del Grupo 3. La intensidad de los frutos maduros se correlacionó negativamente con la temperatura en las especies del Grupo 2 y Grupos 4a y 4b.

La correlación entre la precipitación promedio de un año típicamente seco con la intensidad de la floración (botones florales y flores en antesis) fue positiva en las especies del

Grupo 2 y negativa en las especies de los Grupos 1 y 3 (Cuadro 16). La intensidad de los frutos inmaduros se correlacionó positivamente con esta variable ambiental en las especies del Grupo 4a y negativamente en las especies de los Grupos 1 y 3. La intensidad de los frutos maduros se correlacionó negativamente con la precipitación en las especies de los Grupos 2 y 3 y Grupo 4b.

En cuanto al fotoperiodo, también se encontraron correlaciones tanto positivas como negativas entre esta variable y la intensidad de la floración y la fructificación (Cuadro 16). La correlación entre el fotoperiodo y la intensidad de los botones florales fue negativa en las especies de los Grupos 1 y 3, y positiva en las especies de los Grupos 2 y 4a. De la misma manera, la intensidad de la antesis floral se correlacionó con esta variable negativamente en las especies del Grupo 3, y positivamente en las especies de los Grupos 2 y 4a. La intensidad de los frutos inmaduros en las especies del Grupo 3 mostró una correlación negativa con el fotoperiodo. Respecto a la intensidad de los frutos maduros, ésta se correlacionó con la variable en cuestión positivamente en las especies del Grupo 2 y negativamente con los Grupos 4a y 4b.

**Cuadro 15.** Coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) de la intensidad de las fenofases foliares con las variables climáticas de temperatura media y precipitación de un año típicamente seco, y con el fotoperiodo. Los valores señalados con un asterisco (\*) son significativos ( $P < 0.05$ ). Los valores entre paréntesis son los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) correspondientes.

Variable climática	IF <sub>m</sub> hoja en expansión	IF <sub>m</sub> hoja madura	IF <sub>m</sub> hoja senescente
Grupo 1 (N = 132)			
Temperatura	0.38* (0.14)	0.33* (0.11)	-0.13
Precipitación	0.34* (0.12)	0.62* (0.38)	0.02
Fotoperiodo	0.47* (0.22)	0.34* (0.12)	-0.27* (0.07)
Grupo 2 (N = 108)			
Temperatura	0.38* (0.14)	-0.23* (0.05)	-0.60* (0.36)
Precipitación	0.56* (0.31)	0.10	-0.60* (0.36)
Fotoperiodo	0.51* (0.26)	-0.30* (0.09)	-0.60* (0.36)
Grupo 3 (N = 84)			
Temperatura	0.62* (0.38)	0.04	-0.45* (0.20)
Precipitación	0.59* (0.35)	0.30* (0.09)	-0.23* (0.05)
Fotoperiodo	0.73* (0.53)	-0.04	-0.48* (0.23)
Grupo 4 (N = 60)			
Temperatura	0.17	-0.57* (0.32)	0.05
Precipitación	-0.06	-0.45* (0.20)	0.03
Fotoperiodo	0.14	-0.48* (0.23)	0.13
Especies de fenología inversa (N = 36)			
Temperatura	-0.15	-0.54* (0.29)	0.34* (0.12)
Precipitación	-0.23	-0.55* (0.30)	0.38* (0.14)
Fotoperiodo	-0.27	-0.44* (0.19)	0.46* (0.21)
Especies semiperennifolias (N = 24)			
Temperatura	0.42* (0.18)	-0.78* (0.61)	-0.35
Precipitación	0.01	-0.31	-0.44* (0.19)
Fotoperiodo	0.41* (0.17)	-0.72* (0.52)	-0.33

**Cuadro 16.** Coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) de la intensidad de las fenofases reproductivas con las variables climáticas de temperatura media y precipitación de un año típicamente seco, y con el fotoperiodo. Los valores señalados con un asterisco (\*) son significativos ( $P < 0.05$ ). Los valores entre paréntesis son los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) correspondientes.

Variable climática	IF <sub>m</sub> botón floral	IF <sub>m</sub> flor en antesis	IF <sub>m</sub> fruto inmaduro	IF <sub>m</sub> fruto maduro
Grupo 1 (N = 72)				
Temperatura	-0.67* (0.45)	-0.36* (0.13)	-0.16	0.18
Precipitación	-0.54* (0.29)	-0.30* (0.09)	-0.26* (0.07)	-0.12
Fotoperiodo	-0.67* (0.45)	-0.27	-0.07	0.12
Grupo 2 (N = 36)				
Temperatura	0.41* (0.17)	0.37* (0.14)	-0.05	-0.61* (0.37)
Precipitación	0.42* (0.18)	0.43* (0.18)	0.20	-0.49* (0.24)
Fotoperiodo	0.55* (0.30)	0.53* (0.28)	-0.17	0.68* (0.46)
Grupo 3 (N = 72)				
Temperatura	-0.30* (0.09)	-0.32* (0.10)	-0.30* (0.09)	-0.11
Precipitación	-0.27* (0.07)	-0.35* (0.12)	-0.35* (0.12)	-0.29* (0.08)
Fotoperiodo	-0.34* (0.12)	-0.34* (0.12)	-0.33* (0.11)	-0.12
Grupo 4a (N = 48)				
Temperatura	0.58* (0.34)	0.57* (0.32)	0.15	-0.29* (0.08)
Precipitación	0.14	0.21	0.29* (0.08)	-0.15
Fotoperiodo	0.53* (0.28)	0.55* (0.30)	0.17	-0.28* (0.08)
Grupo 4b (N = 120)				
Temperatura	-0.06	0.02	-0.05	-0.25* (0.06)
Precipitación	-0.06	0.04	0.02	-0.23* (0.05)
Fotoperiodo	-0.07	0.03	-0.13	-0.29* (0.08)



## IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### *Patrones generales de los eventos fenológicos*

#### *Fenología foliar*

Como era de esperarse en un BTC, la mayoría de las especies estudiadas son caducifolias. Aunque los registros de fenología foliar fueron ligeramente diferentes para cada especie, fue posible definir un patrón promedio para ellas, el cual consiste en un comportamiento cortamente caducifolio con producción de hojas nuevas y senescencia foliar breves. Este promedio de las especies representa lo que hace la mayoría y concuerda con lo esperado inicialmente (Frankie *et al.*, 1974; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Singh y Kushwaha 2005a; Yadav y Yadav, 2008; Tesfaye *et al.*, 2011). Sin embargo, la variación observada entre especies en los caracteres cuantitativos de las hojas en sus diferentes estadios fue considerable, y este resultado requirió mayor atención y análisis, lo cual se hizo a través de la identificación de grupos funcionales.

Respecto a la producción de hojas nuevas, se observó un gradiente de comportamientos. En un extremo están las especies que presentaron una expansión foliar de intensidad baja, anual, sincrónica o asincrónica, por menos de dos meses y muy estacional; en el otro, están aquellas que lo hicieron con intensidad alta, presentando dos picos al año, muy sincrónicamente, por más de cinco meses y con un patrón bimodal (Figuras 5 a 8). Claramente, la intensidad de la producción de hojas nuevas es principalmente baja como consecuencia de la estacionalidad del recurso hídrico (Cuadros 2 y 15, Figuras 5 a 8). Entre las especies que presentaron intensidades medias o altas de la expansión foliar, dos (*Croton pseudoniveus* y *Mimosa tenuiflora*) tuvieron los valores más altos de  $IF_m$  de esta fenofase, teniendo ambas dos picos de producción de hojas nuevas. Esto puede indicar que dicho patrón bimodal se relaciona con una mayor producción de los órganos fotosintéticos.

En términos de la frecuencia en la foliación, algunos patrones identificados, tanto para los eventos de producción de hojas nuevas como los de senescencia foliar (y de hecho, también para algunos eventos de floración y fructificación, discutidos más adelante), deben verse con cierta reserva. Las categorías subanual (dos o más eventos al año) y continua (actividad fenológica por más de 10 meses) no presentan complicación alguna pues hay evidencia

suficiente para reconocerlas con certeza. Sin embargo, las categorías anual (un evento fenológico al año) y supranual (eventos fenológicos con intervalos mayores a un año), en realidad no se pueden determinar de manera definitiva a partir de un estudio como el presente debido a su duración anual. Aun así, no queda duda de que los eventos de producción de hojas nuevas y senescencia foliar fueron mayoritariamente anuales, y por ello llaman la atención las especies que presentaron hojas en expansión con una frecuencia subanual (Cuadro 3, Figuras 5 a 8). Las especies incluidas en este comportamiento son en su mayoría leguminosas (*Acacia cochliacantha*, *Caesalpinia exostemma*, *Havardia campylacantha*, *Lonchocarpus emarginatus*, *Leucaena lanceolata*, *Mimosa tenuiflora* y *Senna atomaria*), una Apocynaceae (*Cascabela plumeriifolia*), una Euphorbiaceae (*Croton pseudoniveus*) y una Zingophyllaceae (*Guaiacum coulteri*). Una posible explicación de este patrón es que la producción de nuevos órganos fotosintéticos en dos ciclos durante la temporada de lluvias podría ser más eficiente y así tener implicaciones importantes en la cantidad de carbono capturado y el crecimiento del árbol. En relación con este punto, Bullock (2002) menciona que en *Croton pseudoniveus* la separación temporal de la foliación y la floración es reducida, de tal manera que en una misma temporada de lluvias puede haber varios ciclos de actividad. La producción subanual de hojas nuevas en esta especie –así como en otras que presentan el mismo patrón– se puede deber a una respuesta rápida a las lluvias (las primeras y las últimas de la temporada), a la disminución del fotoperíodo, o a la suma de la variación individual. Incidentalmente, *Mimosa tenuiflora* es una especie pionera dominante durante las primeras décadas de la sucesión secundaria del BTC en Nizanda (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), por lo que su capacidad de producir hojas nuevas al final de la temporada seca y al inicio de las lluvias podría ser relevante para la optimización del recurso hídrico en los ambientes limitantes de la sucesión temprana (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Sin embargo, también existen reportes para diversas especies de la presencia de hojas pequeñas, brillantes y coloridas que parecen hojas en expansión pero que en realidad tienen varios meses de vida (Lieberman, 1982). Entonces, no se puede descartar la posibilidad de que la producción de hojas en expansión haya sido sobreestimada, si las estructuras registradas fueron hojas maduras con apariencia de hojas en expansión. Esta incertidumbre requiere que en futuros estudios se preste más atención a la determinación de las fenofases foliares en esta especie.

La producción de hojas nuevas fue muy variable entre especies en términos de sincronía (Cuadro 4). Esta diversidad de comportamientos puede deberse a que las especies utilizan diferentes señales ambientales o internas para comenzar la expansión foliar como la primera lluvia significativa, la caída foliar, el aumento de la temperatura, cambios en el fotoperiodo o el grado de hidratación de los tejidos de la planta (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994; de Bie *et al.*, 1998; Rivera *et al.*, 2002; Singh y Kushwaha, 2005a). Es interesante que las especies que producen hojas nuevas asincrónicamente incluyen a las especies de fenología inversa, las cuales lo hacen después del equinoccio de otoño. Este patrón sugiere que cada uno de los individuos de estas especies inicia la expansión foliar dependiendo de sus circunstancias particulares, determinadas fundamentalmente por el estatus fenológico de sus vecinos; así, se puede hipotetizar que los individuos que producen hojas más tempranamente están rodeados de árboles que fueron de los primeros en perder sus hojas hacia el final de la temporada lluviosa. Por otro lado, las especies con los valores más altos de sincronía entre sus individuos fueron largamente deciduas y su pico de producción de hojas nuevas coincide con el inicio de las lluvias.

Respecto a la duración de la expansión foliar, la mayoría de las especies presentaron comportamientos intermedios, pero también hubo otras con periodos breves o extensos (Cuadro 5). En el caso de las especies que presentan hojas nuevas durante más de cinco meses, todas ellas presentaron dos eventos productivos en el año. El patrón bimodal parece no sólo relacionarse con una producción de hojas nuevas más intensa, sino de duración más amplia.

La estacionalidad en la producción de hojas nuevas también presentó variación temporal entre las especies (Cuadro 6). Este patrón concuerda con lo indicado por estudios previos realizados en ecosistemas tropicales estacionalmente secos (Lieberman, 1982; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Yadav y Yadav, 2008; Tesfaye *et al.* 2011), en donde se describe que muchas especies comienzan a producir hojas nuevas desde el final de la estación seca hasta ya iniciadas las lluvias. La producción temprana de hojas se ha interpretado como una adaptación que optimiza la actividad fotosintética en el corto periodo de crecimiento (Singh y Kushwaha, 2005a). Además, estas especies parecen responder a la disminución en la duración del fotoperiodo (Borchert y Rivera, 2001; Borchert *et al.*, 2002). Sin embargo, a pesar del valor adaptativo de este comportamiento, es evidente que no todas las especies del BTC de Nizanda son capaces de mostrarlo, quizá debido a restricciones fisiológicas propias de la especies.

En cuanto a las hojas maduras, las especies también formaron un gradiente de comportamientos, si bien con menos variación que la expansión foliar, en términos de intensidad, sincronía, duración y temporalidad (Cuadros 2, 4, 5 y 6). En un extremo se encuentran las especies largamente deciduas que presentan hojas maduras con intensidad media, frecuencia anual, cierta sincronía, duración intermedia y temporalidad, mientras que en el otro extremo están las que son cortamente deciduas y semiperennifolias, que presentan hojas maduras continuamente, con valores mayores de intensidad y duración, pero menores respecto a la temporalidad ( $r$ ). Las especies incluidas en este estudio presentan en su mayoría un patrón caducifolio durante la temporada seca y sólo una fracción pequeña (16 %) corresponde a especies con fenología foliar atípica (semiperennifolias y de fenología inversa) (Figura 4). Estos resultados concuerdan con la observación de Borchert (1994) de que las especies deciduas, independientemente de si son de madera blanda o dura, son muy comunes en los bosques secos de México y Venezuela, mientras que las especies perennifolias predominan en las sabanas neotropicales y los bosques húmedos deciduos de Asia.

La senescencia foliar fue la etapa menos aparente y menos variable de la foliación entre las especies (Cuadros 2 a 6); en términos generales ésta fue anual, de intensidad baja, asincrónica, duración mayoritariamente intermedia, breve o extensa y estacionalidad no significativa o significativa al final de la estación seca o inicio de la temporada lluviosa. La variabilidad existente en esta etapa foliar, previa a la caída de las hojas, permite distinguir diferentes relaciones que resultan en la posibilidad de evitar o tolerar el estrés hídrico (Borchert, 1994; Singh y Kushwaha, 2005a).

#### *Fenología reproductiva: floración y fructificación*

La baja intensidad y la frecuencia anual de los eventos reproductivos de la mayoría de las especies (Cuadros 2 y 3) muestran una buena correspondencia con los resultados de otros estudios fenológicos en ecosistemas estacionalmente secos (Frankie *et al.*, 1974; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Justiniano y Fredericksen, 2000; Tesfaye *et al.*, 2011). Se ha sugerido que la periodicidad de la floración ha evolucionado de forma integral como una adaptación a la duración del periodo deciduo y el tiempo requerido para el desarrollo y maduración de los frutos (Singh y Kushwaha, 2005b). Por otro lado, la baja intensidad de los eventos reproductivos –y todo lo que eso conlleva– puede deberse en parte al número de individuos

monitoreados por especie (aproximadamente 10) tomando en cuenta que existe la posibilidad de que no todos éstos fueron adultos reproductivos. Otro factor que pudo limitar más aún las observaciones fenológicas reproductivas, especialmente la fructificación, es el dioicismo que presentan *Amphipterygium simplicifolium*, *Jacaratia mexicana* y *Forchhammeria pallida*.

Aunque sí se aprecia cierta variación en los eventos reproductivos y se observaron comportamientos sincrónicos o asincrónicos, la sincronía fue baja en general (Cuadro 4). Este hecho puede deberse a la baja intensidad de los eventos o a la variación microambiental que resulta en una oferta variable de condiciones hídricas para los individuos, provocando en última instancia diferencias en la senescencia foliar y en los tiempos de floración (Singh y Kushwaha, 2005b). Por otro lado, la asincronía de los eventos reproductivos ha sido interpretada como una estrategia intraespecífica que puede tener varios fines, por ejemplo disminuir la competencia por polinizadores, evitar la depredación de semillas o maximizar el entrecruzamiento, promoviendo el movimiento de los polinizadores, o como el resultado evolutivo de una selección relajada en la variabilidad genética debido a la heterogeneidad ambiental (Freitas y Bolmgren, 2008). Los eventos reproductivos más sincrónicos corresponden a las especies que presentaron una estacionalidad marcada o una duración de las diferentes fenofases de más de tres meses.

En términos de duración, la floración y la fructificación mostraron una variación considerable entre las especies, habiéndose presentado las flores o los frutos en sus diferentes estadios desde menos de dos hasta más de cinco meses (Cuadros 7 y 8). La antesis de las especies que presentaron botones florales por períodos largos probablemente ocurrió como respuesta a algún estímulo ambiental o interno diferente de aquel que indujo la producción de la fenofase. Los frutos maduraron con diferentes duraciones entre las especies principalmente durante la estación seca; esta producción gradual de los propágulos provoca cierto desfase en la producción de semillas y el establecimiento de plántulas durante las lluvias. Este comportamiento fenológico de la comunidad arbórea podría ser la explicación de que los bancos de semillas en el BTC suelen estar caracterizados por densidades bajas de éstas (Mena-Gallardo, 2009; Maza-Villalobos *et al.*, 2011).

Respecto a la estacionalidad, los comportamientos reproductivos también fueron muy variables entre las especies estudiadas (Cuadros 9 y 10). Aunque en promedio la estacionalidad de los eventos de floración y fructificación fue significativa durante la estación seca, en realidad

se observaron especies en actividad reproductiva todo el año, si bien ésta se agrupó principalmente en tres momentos del ciclo anual: al inicio de la estación seca, al final de ésta, y al inicio de la estación lluviosa. Cabe mencionar que la categorización de las estaciones como inicio y final tanto de la temporada seca como de la lluviosa es en gran medida arbitraria y basada en las fuertes lluvias acontecidas en Nizanda en el año de estudio; esto tiene implicaciones en los resultados obtenidos como el número de especies en cada categoría (mientras más meses abarque una categoría, es más incluyente). Sin embargo, es interesante que Frankie *et al.* (1974) y Justiniano y Fredericksen (2000) también identificaron dos agrupaciones de especies en el año que florecen durante la estación seca y durante la estación lluviosa, lo cual indica que esta categorización sí tiene cierto grado de realidad.

Algunos comportamientos fenológicos reproductivos observados tienen claras implicaciones para la sucesión secundaria que ocurre en la región de Nizanda. Por ejemplo, las especies pioneras (*Acacia cochliacantha*, *A. picachencsis*, *Havardia campylacantha*, *Lysiloma divaricatum*, *Mimosa acantholoba* y *M. tenuiflora*) presentaron propágulos que se dispersan por la acción de la gravedad durante la temporada seca (barocoria). En cuanto a las especies del bosque maduro, así como las especies especialistas descritas por van den Elzen (2010), presentaron barocoria, dispersión asistida por el viento (pogonocoria y pterocoria) y por animales (sarcocoria), principalmente antes de las lluvias. Estos resultados concuerdan con los picos de fructificación durante la temporada seca y la abundancia de especies dispersadas por el viento en los primeros estadios de la sucesión secundaria de los bosques tropicales secos (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014). Las especies pioneras barócoras no se dispersan a través de distancias largas, pero son exitosas en las condiciones ambientales del inicio de la sucesión y el recambio gradual de especies en este proceso parece deberse a la llegada progresiva de propágulos, por medio del viento o animales. De todas formas, persiste la incógnita de cómo llegan las especies pioneras de dispersión barócora de manera tan eficiente a los sitios recién abandonados, donde dará inicio el proceso de sucesión secundaria.

### ***Identificación de grupos funcionales fenológicos***

En la sección anterior se discutieron por separado los patrones fenológicos foliares y reproductivos, haciendo comparaciones con otros estudios realizados en ecosistemas similares y buscando las generalidades y las particularidades fenológicas de los árboles que crecen en el

sistema de estudio. Sin embargo, como se mencionó en la Introducción, no es totalmente justificable fragmentar de esta manera un análisis fenológico, ya que los patrones de producción y presencia de estructuras en el tiempo se presentan en los mismos individuos donde se integra toda la funcionalidad fisiológica. Por lo tanto, en esta investigación se tenía la intención original de identificar patrones fenológicos que incluyeran todas las fenofases, es decir, tanto las vegetativas como las reproductivas. Sin embargo, esto no fue posible por la razón siguiente: si bien los caracteres fenológicos cuantitativos (intensidad, sincronía, duración y estacionalidad) sí permitieron identificar de manera más o menos satisfactoria grupos funcionales foliares, esto no fue así con los caracteres reproductivos. Esta divergencia probablemente se deba a que los eventos reproductivos fueron en general estacionales y poco intensos, y a que las hojas son el órgano vegetal más importante en la captura de carbono y en la regulación de la transpiración (lo que hace que por lo general se presente con gran intensidad), y a que es menos perecedero que los órganos reproductivos (Chabot y Hicks, 1982). Cabe mencionar que también se hizo un intento por identificar patrones para la floración y la fructificación por separado, pero este ejercicio no reveló la existencia de grupos definidos.

Los grupos fenológicos foliares formados a partir de la clasificación jerárquica fueron corroborados en gran medida con los resultados de los ANOVAs correspondientes (Figuras 9, 10 y 11). Sin embargo, el PCA basado en los caracteres cuantitativos fenológicos foliares también puso en evidencia la naturaleza continua de la variación de los atributos fenológicos y por lo tanto, sugirió que más que grupos se pueden reconocer tendencias fenológicas, las cuales de todos modos muestran cierta correspondencia con los grupos conformados (Figura 12). Como parte del comportamiento caducifolio predominante fue posible distinguir dos variantes principales de este comportamiento foliar entre las especies estudiadas: largamente deciduas y cortamente deciduas con producción breve o extensa de hojas nuevas. En contraste, se podría considerar que las estrategias representadas por los árboles de fenología inversa y los árboles semiperennifolios o de intercambio foliar, los cuales constituyen una proporción relativamente pequeña de las especies, son menos exitosas que el comportamiento caducifolio general.

Las especies largamente caducifolias (Grupo 1) presentaron una estacionalidad marcada de las hojas maduras durante la temporada de lluvias. Este patrón implica que la estacionalidad parece no ser independiente de una duración corta, al menos en las hojas maduras. Así mismo, estas especies presentaron una senescencia foliar sincrónica y con valores altos del vector  $r$ , los

cuales indican que hay una estacionalidad marcada aun durante la estación lluviosa o al inicio de la estación seca. La intensidad y la duración de dicha fenofase fueron las más bajas entre todos los grupos. Además, la senescencia foliar de este grupo fue la más sincrónica y estacional al inicio de la temporada seca o incluso al final de las lluvias. La producción de hojas y la senescencia foliar rápidas son adaptaciones de árboles intolerantes al estrés hídrico (Eamus, 1999; Singh y Kushwaha, 2005a). La coincidencia de este comportamiento con la presencia de tallos suculentos almacenadores de agua con madera de baja densidad, y con hojas con baja masa foliar por área y tasas fotosintéticas elevadas en estas especies, apoya el reconocimiento de este conjunto como un grupo funcional (Borchert, 1994; Kushwaha *et al.* 2010).

Las especies brevemente caducifolias se agruparon en dos grupos; por un lado están aquellas con producción breve de hojas nuevas (Grupo 2) y por el otro lado están las que producen hojas nuevas durante un periodo más largo (Grupo 3). En el PCA se evidencia un nivel alto de traslape en la disposición de las especies pertenecientes a ambos grupos en el CP1, si bien éstas se distribuyen de forma más segregada en el CP2. Las especies semiperennifolias también quedaron entremezcladas con las especies cortamente deciduas, remarcando una vez más la naturaleza continua de los atributos funcionales. Un caso llamativo es el referente a la clasificación de *Cochlospermum vitifolium* dentro del Grupo 3 y no en el Grupo 1. Aunque podría argumentarse que dicho acomodo es erróneo, pues el comportamiento de esta especie se asemeja más al de un árbol largamente deciduo, una interpretación alternativa es que este resultado pone de manifiesto la existencia de especies que presentan patrones foliares intermedios entre distintos grupos funcionales. A pesar del largo periodo sin hojas, *Cochlospermum vitifolium* produjo hojas nuevas con gran intensidad, como lo hicieron las especies del Grupo 3. Singh y Kushwaha (2005a) también encontraron un gradiente de especies que acomodaron y clasificaron en términos de la duración del período deciduo, aunque ellos no consideraron los diferentes comportamientos de producción de hojas nuevas.

En el Grupo 4 se reunieron las especies semiperennifolias y las de fenología inversa. Muy probablemente esta agrupación se debió a que todas ellas presentaron los valores más bajos de sincronía de la expansión foliar, los valores más altos de intensidad y duración de las hojas maduras, y los valores más bajos de sincronía y estacionalidad de la senescencia foliar. La asincronía en la expansión foliar en este grupo sugiere que hay una gama diversa de señales para que ésta dé inicio, pero no está claro cuáles pueden ser. Por ejemplo, Singh y Kushwaha



(2005a) consideran que la señal puede ser la senescencia foliar, aunque también podría ser resultado del estrés hídrico experimentado diferencialmente por el microambiente. En cuanto a la posición de las especies semiperennifolias y de fenología inversa en el espacio de ordenación obtenido con el PCA, las primeras se agruparon mezcladas entre los Grupos 2 y 3, mientras que las segundas se colocaron en un extremo, con valores bajos en el CP1 y valores altos en el CP2, pero sin que hubiera una separación notable entre ellas y otros grupos fenológicos. Los Grupos obtenidos coinciden con los identificados por Singh y Kushwaha (2005a) en un bosque tropical seco de la India, con excepción de las especies de fenología inversa (Janzen, 1970; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Chávez y Avalos, 2006).

En realidad, las especies de fenología inversa constituyen un subgrupo heterogéneo principalmente porque presentaron diferentes duraciones del periodo deciduo, a pesar de que la expansión foliar de todas ellas se concentró en la temporada seca. En estas especies, la caída de hojas ocurrió durante la estación lluviosa, cuando la mayoría de las especies restantes estaban produciendo muy activamente hojas nuevas. Este patrón foliar inverso ya había sido registrado y reconocido ampliamente, principalmente en otras especies de *Jacquinia* (Janzen, 1970; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Chávez y Avalos, 2006). Este comportamiento fenológico ha sido interpretado como una adaptación que permite evitar la herbivoría (Janzen, 1970). Sin embargo, la herbivoría significativa que se ha registrado para estas especies en hojas jóvenes, frutos y semillas indica más bien que esta estrategia fenológica ha evolucionado como respuesta a las fluctuaciones temporales en la disponibilidad y calidad de la luz, así como en el fotoperiodo, o ante la necesidad de evitar la competencia por el recurso lumínico (Chávez y Ávalos, 2006). Los resultados obtenidos en este estudio no permiten apoyar o descartar ninguna de estas hipótesis; sin embargo, sí evidencian un gradiente de duración del periodo deciduo dentro del grupo que da lugar a nuevas preguntas que podrán ser abordadas en estudios futuros.

*Capparis incana* y *Guaiacum coulteri*, las dos especies semiperennifolias del Grupo 4 (y de todo el estudio), presentaron sendos traslajos en sus respectivos eventos de producción de hojas nuevas y senescencia foliar al final de la estación seca. Esto concuerda con la posibilidad de que haya una translocación de nutrientes de las hojas viejas a las hojas nuevas. Así mismo, durante todo el año presentaron hojas maduras en más del 20 % del volumen de la copa. Por lo tanto, ambas especies pueden considerarse como buenos representantes del grupo funcional de los árboles semiperennifolios o de intercambio foliar identificado por Kushwaha *et al.* (2010).

No obstante, la cercanía de estas especies con las especies que son caducifolias por menos de cuatro meses y con las especies de fenología inversa en la ordenación del PCA resalta el carácter continuo de los patrones fenológicos foliares.

Los caracteres fenológicos cuantitativos (intensidad, sincronía, duración y estacionalidad) de las fenofases reproductivas también hicieron posible el reconocimiento de algunos grupos funcionales con cierto nivel de confiabilidad. Como ya se mencionó antes, los eventos reproductivos fueron estacionales y poco intensos, lo que probablemente dificultó la identificación de las tendencias funcionales con mayor certeza. Para identificar a los grupos funcionales de la floración, es necesario prestar atención a los factores que funcionan como disparadores de esta fenofase (Singh y Kushwaha, 2005a). Sin embargo, este factor no se consideró en la definición de los grupos, sobre todo del Grupo 4b –el cual aglomeró a más de una tercera parte de las especies–, y tal vez por ello en él se encuentran combinaciones variadas de floración y fructificación en diferentes momentos a lo largo del año que sugieren la inducción a la floración por diferentes factores. Así mismo, este grupo incluyó a especies cuyos propágulos se dispersan por barocoria, pterocoria o sarcocoria (Chain-Guadarrama, 2005). Entonces cabe preguntarse por qué todas estas especies convergieron en este grupo, es decir, qué tienen en común. La respuesta puede ilustrarse con *Apoplansia paniculata* (Leguminosae), ya que presenta una floración masiva muy sincrónica de una a tres noches, al final de septiembre e inicio de octubre; sus frutos reducidos maduran también rápidamente y se dispersan por el viento (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). De acuerdo con estas características, y tomando en cuenta la periodicidad de los registros fenológicos realizados en este trabajo, las observaciones de sus estructuras reproductivas fueron muy reducidas y los valores de intensidad, sincronía y estacionalidad muy bajos. Esto significa que este grupo podría ser artificial, si es que éste engloba especies que lo único que tienen en común es un conocimiento incompleto de su fenología. Futuros estudios podrán examinar esta posibilidad haciendo observaciones con una frecuencia más alta, incluso diario si es posible, al menos durante ciertos periodos del año.

Como en el caso de la clasificación basada en la información de la fenología foliar, los grupos reproductivos obtenidos de la clasificación de las especies de estudio mostraron una buena correspondencia con los resultados de los análisis de varianza para compararlos. Sin embargo, el PCA mostró nuevamente una variación continua de los eventos reproductivos en

términos de intensidad, sincronía, duración y estacionalidad. Sólo las especies del Grupo 2 se ordenaron juntas con valores altos en el CP1 y bajos en el CP2. Se trata de especies con las floraciones más sincrónicas y muy estacionales a mediados de la estación lluviosa, las cuales probablemente florecen en respuesta a la disminución del fotoperíodo que tiene lugar en esta época del año. Sus frutos maduran a principios y mediados de la estación seca, mucho antes de que dé inicio la temporada de lluvias, y presentan frutos de tipo legumbre (todas son leguminosas) que se dispersan por barocoria (Chain-Guadarrama, 2005). Posiblemente este comportamiento pueda beneficiar de cierta manera la germinación y el establecimiento de estas especies en años con lluvias invernales abundantes. Además, estos resultados apoyan la idea de que la dispersión de los propágulos durante la estación seca constituye la única convergencia fenológica con una base filogenética de las leguminosas (Bulhão y Figueiredo, 2002). El papel de la filogenia en la floración también se observó entre las especies del género *Acacia*, pertenecientes al Grupo 2, ya que todas ellas tuvieron patrones de floración muy similares, en coincidencia con los resultados de Bullock y Solís-Magallanes (1990) en Chamela. Sin embargo, como contraargumento está el caso de las especies del género *Mimosa* que mostraron divergencias importantes.

Las especies del Grupo 1 florecen y sus frutos maduran durante la estación seca, probablemente usando como indicador cambios en el fotoperíodo. Estos árboles presentan botones florales durante un periodo largo a partir del equinoccio de otoño, cuando se reduce el fotoperíodo, y tal vez por ello se registraron para ellas valores altos de intensidad y sincronía. Posteriormente, la antesis floral y la maduración de los frutos se completan antes del inicio de las lluvias y presentan diferentes síndromes de dispersión abiótica (pogonocoria, barocoria y pterocoria) (Chain-Guadarrama, 2005). Las semillas de muchas especies arbóreas dispersadas por el viento maduran durante la estación seca cuando la probabilidad de dispersarse largas distancias es mayor (Frankie *et al.*, 1974; Sobral y Machado, 2001).

Al igual que el Grupo 1, el Grupo 3 integra especies que florecieron durante la estación seca, pero cuyos frutos inmaduros se produjeron con mayor intensidad y una duración más larga que en el resto de los grupos; en los casos de *Bursera simaruba* y *Senna atomaria*, los frutos maduraron en la estación seca del siguiente año. La floración ocurrió en distintos momentos durante la estación seca, lo que sugiere que esta fenofase es inducida por factores que difieren entre las especies. Las especies de este grupo presentaron síndromes de dispersión

barócora y sarcócora (Chain-Guadarrama, 2005). Llama la atención que las especies sarcócoras del grupo (*Bursera simaruba*, *Forchhammeria pallida* y *Jacaratia mexicana*) presentaron frutos en proceso de maduración por largos períodos durante la temporada seca (Cuadro 8, Figura 16), pues generalmente las especies dispersadas por animales producen sus frutos principalmente durante las lluvias (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Sobral y Machado, 2001).

En el Grupo 4a también se aglutinaron especies que florecen o comienzan a florecer al final de la estación seca y terminan de hacerlo ya iniciada la estación lluviosa, y cuyos frutos maduran rápida o lentamente antes, durante o después de la estación lluviosa. Los factores disparadores de la floración en estas especies pueden ser el aumento del fotoperíodo o de las temperaturas ambientales. Los frutos de la leguminosa *Havardia campylacantha*, la especie con dispersión barócora del grupo, maduraron muy sincrónicamente antes de las lluvias; *Cascabela plumeriifolia* y *Capparis incana*, ambas con dispersión sarcócora, presentaron frutos maduros durante la estación lluviosa, como es de esperarse en el caso de propágulos dispersados por animales; mientras que los frutos de *Plumeria rubra*, especie pterócora, maduraron en la estación seca templada, meses antes de la estación lluviosa.

### ***Correlaciones de la intensidad de las fenofases con las variables climáticas***

Las correlaciones tanto positivas como negativas de la intensidad de las hojas, flores y frutos en sus diferentes estadios de desarrollo con las variables climáticas de precipitación, temperatura y fotoperíodo permitieron vislumbrar la importancia de estos factores en la actividad foliar y reproductiva de los árboles. Si bien los datos climáticos de precipitación y temperatura utilizados para este análisis simulan lo que sucede en un año promedio seco con temperatura promedio, difícilmente reflejan la variación climática correspondiente al sitio de estudio en el año de estudio. Por su parte, el fotoperíodo no presenta variación interanual; sin embargo, la nubosidad modifica levemente la cantidad de radiación recibida por las plantas a lo largo del año. Los coeficientes de correlación obtenidos entre estas variables fueron en general bajos, de modo que los efectos disparadores de las diferentes variables climáticas apenas se pueden sugerir. Además, entre los grupos fenológicos se obtuvieron frecuentemente correlaciones significativas con dos o tres de las variables climáticas y la misma fenofase. Dado que los momentos de aumento de temperatura y fotoperíodo se traslapan en el año con las primeras lluvias, resulta difícil discernir entre los efectos de las diferentes variables climáticas.

Si bien se puede decir poco sobre los factores disparadores de la actividad foliar, algunas de las correlaciones obtenidas concuerdan con otros resultados de estudios que supuestamente identifican dichos factores. La producción de hojas nuevas en las especies parece dispararse principalmente por el aumento en la duración del fotoperiodo o de la temperatura, y de hecho estos dos factores pueden estar fuertemente correlacionados. Las especies largamente deciduas corresponden a las especies de tallo suculento de Borchert y Rivera (2001), y la variable ambiental que induce la producción de hojas nuevas parece ser el fotoperiodo. Esta posibilidad se podría corroborar en años futuros si el inicio de esta fenofase se presenta en la misma fecha o cerca de ella. Principalmente en las especies cortamente deciduas con producción breve de hojas nuevas la precipitación parece jugar un papel más importante que las otras variables ambientales. La disponibilidad de agua es el factor ambiental que limita la producción de hojas nuevas en los ecosistemas con restricciones hídricas estacionales (Lieberman, 1982; Borchert, 1994). Por el contrario, en las especies de fenología inversa no parece haber relación alguna entre la producción de hojas nuevas y las variables climáticas estudiadas. En este caso, es probable que las hojas nuevas se produzcan como respuesta al creciente estrés hídrico o a la caída foliar de ellas mismas, o de sus individuos vecinos. En las especies semiperennifolias la precipitación no parece tener el efecto disparador que sí tuvo en las especies deciduas; este resultado coincide con el comportamiento foliar de las especies semiperennifolias de la India, las cuales produjeron sus hojas en el momento más caliente del año justo antes de las lluvias (Singh y Kushwaha, 2005a).

Debe enfatizarse que las correlaciones positivas o negativas de la intensidad de las hojas maduras con las variables climáticas entre los diferentes grupos no indican efectos disparadores. Estas correlaciones indican más bien que la vida de las hojas ha evolucionado de tal manera que se acopla a ciertas temporadas del año con condiciones específicas. Resulta interesante que esta fenofase mostró correlaciones contrastantes con la precipitación: positiva en las especies largamente deciduas y negativa en las especies de fenología inversa. En el primer grupo de especies el agua parece limitar la vida foliar a la estación lluviosa, mientras que en las segundas parece limitarla a la estación seca. Las correlaciones negativas de la temperatura y el fotoperiodo, significativas en los Grupos 2 y 4, indican que la intensidad de las hojas maduras disminuye conforme aumentan estas variables, es decir al final de la estación seca.

La caída de hojas durante la estación seca está fuertemente influenciada por la disminución en la humedad del suelo y las crecientes condiciones de estrés hídrico (Borchert, 1994), o por la disminución en la duración del fotoperiodo en los árboles de tallo suculento (Borchert y Rivera, 2001). Las correlaciones positivas con las tres variables climáticas, significativas en las especies cortamente deciduas, no permiten identificar el efecto preponderante de alguna variable con la senescencia foliar, pero dejan ver que este evento fenológico se lleva a cabo en el año cuando la temperatura y el fotoperiodo disminuyen y las lluvias cesan. De nuevo, llaman la atención las correlaciones positivas entre la intensidad de las hojas senescentes de las especies de fenología inversa y las variables de temperatura, precipitación y fotoperiodo; sin embargo, considerando la fuerza de estas correlaciones, parece más probable que sea el incremento del fotoperiodo el factor disparador de la senescencia foliar en este grupo de especies.

En cuanto a las variables climáticas disparadoras de la actividad reproductiva, se encontraron correlaciones tanto positivas como negativas de la intensidad de las flores y los frutos con la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo. La floración (producción de botones florales y anthesis floral) de las especies que florecieron en la estación seca parece ser inducida tanto por el aumento en la temperatura o por el alargamiento del fotoperiodo, en las especies del Grupo 4a, como por la disminución de estos dos factores, en las especies de los Grupos 1 y 3. Como sucede con muchas especies deciduas, es probable que en el Grupo 1 los botones florales se produzcan durante la temporada de crecimiento y permanezcan latentes hasta que los árboles se rehidraten con lluvias excepcionales en la estación seca o la caída de las hojas (Singh y Kushwaha, 2005a), pero el tipo de observaciones fenológicas realizadas en este estudio no permite verificar esta posibilidad. En algunas especies la disminución de la duración del día en otoño induce la producción sincrónica de flores durante la estación lluviosa, como las especies del Grupo 2, o al inicio de la estación seca (Rivera *et al.*, 2002). Una respuesta fenológica a los cambios en el fotoperiodo es un comportamiento muy estacional y fuertemente sincrónico, como lo fue en el Grupo 2, debido a la constancia del fotoperiodo entre años, por lo que la disminución del fotoperiodo muy probablemente sea la señal ambiental que induce la floración en este grupo. En cuanto a las especies de los diferentes grupos que florecen al final de la estación seca, es muy probable que dicha floración sea inducida por el incremento en la duración del día (Borchert y Rivera, 2001). Para las especies del Grupo 4b no se encontraron

correlaciones significativas de las variables climáticas y la floración probablemente porque sus eventos fueron poco intensos. De cualquier forma, dada la naturaleza artificial de este grupo, los factores inductores de la floración en estas especies deben ser diferentes. Sin embargo, las floraciones observadas para las especies de éste y los otros grupos y los posibles efectos disparadores de las variables climáticas concuerdan en general con los diferentes tipos de floración reportados en la India por Singh y Kushwaha (2005a).

La fructificación comienza cuando las flores se han fecundado y difícilmente se puede hablar de factores disparadores de la fructificación. Sin embargo, se encontraron correlaciones significativas que sugieren que hay relaciones interesantes entre las variables climáticas y los frutos en sus diferentes estadios. En los ecosistemas tropicales estacionalmente secos los propágulos de las plantas generalmente se dispersan antes de las lluvias; de esta manera, las semillas están listas para germinar en cuanto el recurso hídrico deje de ser limitante (Frankie *et al.*, 1974; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Justiniano y Fredericksen, 2000). La correlación positiva de la producción de frutos inmaduros con la precipitación, significativa en el Grupo 4a, indica que los frutos de estas especies comienzan a madurar en la estación con mayor abundancia de agua, aunque terminen de hacerlo en la estación seca. De manera contrastante, las correlaciones negativas de esta variable climática con la misma fenofase, significativas en los Grupos 1 y 3, indican que en estas especies los frutos inmaduros se produjeron durante la estación seca, sin importar la escasez del recurso hídrico en esa parte del año.

La intensidad de los frutos maduros presentó correlaciones principalmente negativas con las variables climáticas entre los grupos. En los Grupos 4a y 4b los frutos se encuentran listos para su dispersión cuando la temperatura y el fotoperiodo están disminuyendo. En el Grupo 3 parece que el cese de las lluvias se relaciona con la maduración de los frutos, mientras que los frutos de las especies pertenecientes al Grupo 2 probablemente maduren por efecto del acortamiento del fotoperiodo.

### ***Conclusiones generales***

Las especies de la comunidad arbórea del BTC de Nizanda se comportaron fenológicamente como se ha observado en otros ecosistemas tropicales estacionalmente secos. La mayoría de las especies presentaron un patrón foliar caducifolio, con producción de hojas nuevas al final de la estación seca e inicio de la estación lluviosa, y floración y fructificación también durante la

temporada seca. Sin embargo, este estudio también demostró que existe una variación cuantitativa considerable en los eventos fenológicos, tanto en la producción, mantenimiento y senescencia de las hojas, como en la producción de botones florales, flores en antesis, frutos inmaduros y maduros.

Los diferentes resultados de este estudio, sobre todo los análisis de ordenación, mostraron que esta variación de los caracteres cuantitativos de las diferentes fenofases (intensidad, sincronía, duración y estacionalidad) es esencialmente continua. Sin embargo, también revelaron ciertas discontinuidades o particularidades que hicieron posible el reconocimiento de tendencias o estrategias fenológicas foliares y reproductivas discretas. Esto significa que fue posible distinguir grupos funcionales fenológicos; si bien no se puede negar que éstos tienen distintos grados de artificialidad, también es cierto que poseen un gran valor práctico. La variación en la fenología foliar permitió agrupar a las especies como caducifolias (con períodos deciduos largos, o cortos con producción breve o extensa de hojas nuevas) o de fenología atípica (semiperennifolias y de fenología inversa). Los grupos formados a partir de la fenología reproductiva, menos naturales y por lo tanto más cuestionables que los grupos foliares, segregan a las especies en cinco conjuntos; uno de ellos está conformado por especies que florecen en la estación lluviosa; tres más con floración en secas (uno con producción amplia de botones florales previa a la antesis y otro con producción amplia de frutos inmaduros); y otro más que engloba a todas las especies que presentaron eventos reproductivos poco intensos pero que responden ante diferentes estímulos ambientales para reproducirse.

Por último, los grupos identificados presentaron correlaciones generalmente bajas, positivas o negativas, de las variables climáticas con la intensidad de las fenofases. Esta variedad de respuestas refleja la diversidad, complejidad e integración de diferentes señales ambientales que los árboles de la comunidad emplean para regular su actividad foliar y reproductiva, y señala la necesidad imperiosa de dedicar más esfuerzos de investigación a entender la naturaleza y los mecanismos de estas señales.



## LITERATURA CITADA

- Batschelet, E. 1981. En *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, Nueva York, EUA.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert, R. y G. Rivera. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21: 213 – 221.
- Borchert, R., S. A. Meyer, R. S. Felger y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409-425.
- Bulhão, C. F. y P. S. Figueiredo. 2002. Fenología de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botanica* 25: 361-369.
- Bullock, S. H. 2002. La fenología de plantas en Chamela. En F. Noguera (Ed.). *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 491-498, México, D.F., México.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Chabot, B. F. y D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chain-Guadarrama, A. 2005. Síndromes de dispersión en el mosaico vegetacional de la región de Nizanda (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México, 67 p.
- Chávez, M. O. y G. Avalos. 2006. Is the inverse leafing phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Teophrastaceae) a strategy to escape herbivory? *Revista de Biología Tropical* 54: 951-963.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia* 32: 445-452.

- de Bie, S., P. Ketner, M. Paasse y C. Geerling. 1998. Woody plant phenology in the west Africa savanna. *Journal of Biogeography* 25: 883-900.
- Díaz, S. y M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree* 14: 11-16.
- Fernández-Eguiarte, A., R. Romero-Centeno, J. Zavala-Hidalgo, I. Trejo-Vázquez y C. Conde-Álvarez. 2012. Atlas Climático y de Cambio Climático del Estado de Oaxaca, México, Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México. Disponible en línea en:  
<http://atlasclimatico.unam.mx/oaxaca>
- Fleming, T. H. y B. L. Partridge. 1984. On the analysis of phenological overlap. *Oecologia* 62: 344-350.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881 - 919.
- Freitas, L. y K. Bolmgren. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany* 31: 721-724.
- Gurevitch, J., S. Scheiner y G. Fox. 2002. *The Ecology of Plants*, Sinauer, Sunderland, EUA.
- Janzen, D. H. 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from understory of deciduous forest. *Biotropica* 2: 112-119.
- Justiniano, M. J. y T. S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Kupers, S. J. 2013. The effect of climate variability on secondary succession of a tropical dry forest in Nizanda, Southern Mexico. Internship Project Report. Wageningen University, Wageningen, Holanda, 19 p.

- Kushwaha, C. P. y G. S. Singh. 2005. Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 21: 47-56.
- Kushwaha, C. P., S. K. Tripathi, G. S. Singh y K. P. Singh. 2010. Diversity of deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Annals of Forest Science* 67: 1-8.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, F. Bongers y L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386-398.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.
- Lieberman, D. y M. Lieberman. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Lopezaraiza-Mikel, M., M. Quesada, M. Álvarez-Añorve, L. Ávila-Cabadilla, S. Martín-Rodríguez, J. Calvo-Alvarado, M. M. Espíritu-Santo, G. W. Fernandes, A. Sánchez-Azofeifa, M. J. Aguilar-Aguilar, F. Balvino-Olvera, D. Brandão, J. M. Contreras-Sánchez, J. Correa-Santos, J. Cristobal-Perez, P. Fernandez, B. Hilje, C. Jacobi, F. Fonseca-Pezzini, F. Rosas, V. Rosas-Guerrero, G. Sánchez-Montoya, R. Sáyago y A. Vázquez-Ramírez. 2014. Phenological patterns of tropical dry forests along latitudinal and successional gradients in the neotropics. En: A. Sanchez-Azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes y M. Quesada (Eds.) *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. CRC Press, pp. 101-128, Boca Raton, EUA.
- Luna-Nieves, A. L. 2011. Identificación, selección y aprovechamiento de árboles semilleros en áreas de conservación comunitaria en el municipio de Churumuco, Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México, 102 p.

- Markesteyn, L. y L. Poorter. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97: 311-325.
- Maza-Villalobos, S., C. Lemus-Herrera y M. Martínez-Ramos. 2011. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27: 35-49.
- Mena-Gallardo, A. 2009. Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México, 55 p.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds.) *Seasonally dry tropical forests*, p. 1-8, Cambridge University Press, Nueva York, EUA.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-68.
- Newstrom, L., G. Frankie y H. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Olivares, E. y E. Medina. 1992. Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* 3: 383-392.
- Opler, P. A., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56: 19-88.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave, J. L. Villaseñor, A. Gallardo-Cruz y E. E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143-161.

- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico. *Acta Botanica Mexicana* 100: 149-193.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Rivera, G. y R. Borchert. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* 21: 201-212.
- Rivera, G., S. Elliott, L. S. Caldas, G. Nicolossi, V. T. R. Coradin y R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16: 445-456.
- Saldaña-Acosta, A., J. A. Meave, H. Paz, L. R. Sánchez-Velázquez, J. L. Villaseñor y M. Martínez-Ramos. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* 34: 111-121.
- Seghieri, J. y M. Simier. 2002. Variations in phenology of a residual invasive shrub species in Sahelian fallow savannas, south-west Niger. *Journal of Tropical Ecology* 18: 897-912.
- Singh, K. y C. Kushwaha. 2005a. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science* 89: 964-975.
- Singh, K. y C. Kushwaha. 2005b. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* 97: 265-276.
- Sobral, L. M. e I. C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.
- Tesfaye, G., D. Teketay, M. Fetene y E. Beck. 2011. Phenology of seven indigenous tree species in a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Tropical Ecology* 52: 229-241.
- van den Elzen, E. 2010. Functional ecology of dry secondary succession. Internship Project Report. Wageningen University, Wageningen, Holanda, 49 p.
- van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114.

- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh y 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.
- van Tongeren, O. F. R. 1995. Cluster analysis. En Jongman, R. H. G., C. J. F ter Braak y O. F. R. van Tongeren (Eds.) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, pp. 174-212, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Violle, C., M. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata M. R., Kattan G. H. (Eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, pp. 407-431, Editorial Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.
- Wright, S. J. y O. Calderón. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.
- Yadav, R. K. y A. S. Yadav. 2008. Phenology of selected woody species in a tropical dry deciduous forest in Rajasthan, India. *Tropical Ecology* 49: 25-34.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EUA.

## APÉNDICE I

Frecuencia de los eventos de foliación (en sus diferentes estadios de desarrollo), floración y fructificación de 32 especies arbóreas del BTC de Nizanda, Oaxaca. En la primera fila de cada especie se muestra la distribución en el año de la producción de las fenofases vegetativas foliares promedio (sólo se muestra la que presentó mayor intensidad). En la segunda y tercera filas se muestran los eventos de floración y fructificación, respectivamente, con sus diferentes estadios de desarrollo (combinados para todos los individuos). Las líneas punteadas delimitan la estación lluviosa, de finales de mayo a principios de octubre.

