



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y GERMINACIÓN DE LAS
ESPECIES DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO;
INFLUENCIA DE ATRIBUTOS FUNCIONALES, FACTORES
ABIÓTICOS Y FILOGENÉTICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JORGE CORTÉS FLORES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA

INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN ENERO, 2017.



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y GERMINACIÓN DE LAS
ESPECIES DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO;
INFLUENCIA DE ATRIBUTOS FUNCIONALES, FACTORES
ABIÓTICOS Y FILOGENÉTICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JORGE CORTÉS FLORES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA

INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN ENERO, 2017.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 14 de noviembre de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, al alumno **CORTES FLORES JORGE**, con número de cuenta **518019452**, con la tesis titulada, "**Fenología reproductiva y germinación de las especies de un bosque tropical caducifolio; influencia de atributos funcionales, factores abióticos y filogenéticos**", bajo la dirección del **Dr. Guillermo Ibarra Manríquez**. Tutor principal.

Presidente: Dr. Antonio González Rodríguez
Vocal: Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders
Secretario: Dra. Ellen Andresen
Suplente: Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño
Suplente: Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de enero de 2017

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

En primer lugar, agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la formación recibida durante el curso de mis estudios de doctorado.

También, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca para llevar a cabo mis estudios de posgrado. De la misma forma, agradezco el apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, como parte del Proyecto IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical en la Depresión del Balsas, Michoacán).

Expreso mi más sincero reconocimiento y gratitud al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por la dirección de mi tesis y por ser parte de mi formación académica al compartir conmigo sus conocimientos y apoyarme en todo momento. Asimismo, agradezco a mi comité Tutor, integrado por la Dra. Ellen Andresen y la Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, por sus observaciones y sugerencias enriquecedoras a mi proyecto de tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

En primera instancia agradezco al Dr. Antonio Gonzáles Rodríguez por su apoyo académico que fue fundamental en el desarrollo de esta investigación. Agradezco también a la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders por sus comentarios y sugerencias en la revisión de este manuscrito, así como al Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño, por sus valiosos comentarios y su apoyo para llevar a buen término este trabajo de tesis.

Expreso mi más sincero agradecimiento A los ejidatarios Misael Rojas Solorio, Isaías Rueda Ortiz, Idelfonso Alvarado Sánchez y Lorenzo Sánchez Sánchez, porque sin ellos no hubiera sido posible recabar toda la información generada en este proyecto.

Agradezco a la M. en C. Guadalupe Cornejo-Tenorio por su apoyo en la identificación taxonómica de las plantas estudiadas en este proyecto. Asimismo, agradezco a la M. en C. María Esther Sánchez-Coronado, por su apoyo en el análisis de los datos de germinación de las semillas. Al MTI. Heberto Ferreira y al Ing. Alberto Valencia por todo el apoyo técnico que me brindaron durante el desarrollo de mi posgrado.

Finalmente quiero dedicar este trabajo a mis padres Miguel Ángel Cortés Romero y Eugenia Flores Cordero y a mis hermanos Mari, Dulce, Miguel y Fátima, como un reconocimiento a su apoyo constante e incondicional.

ÍNDICE

Resumen	i
Abstract	iv
CAPÍTULO I.	
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO II.	
ÁREA DE ESTUDIO	34
CAPÍTULO III.	
FLOWERING PHENOLOGY, GROWTH FORMS AND POLLINATION SYNDROMES IN SPECIES OF A TROPICAL DRY FOREST: INFLUENCE OF PHYLOGENY AND ABIOTIC FACTORS	38
CAPÍTULO IV.	
FRUITING PHENOLOGY IN A TROPICAL DRY FOREST: EFFECTS OF ABIOTIC FACTORS, FUNCTIONAL TRAITS AND PHYLOGENY	76
CAPÍTULO V.	
GERMINATIVE RESPONSE AND SEEDLING FUNCTIONAL TYPES IN A TROPICAL DRY FOREST; RELATIONSHIP OF PHYLOGENY AND LIFE HISTORY TRAITS	105
CAPÍTULO VI.	
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	133

RESUMEN

En el presente estudio se analizó la fenología de las tres fases del ciclo reproductivo de 151 especies de un bosque tropical seco, ubicado en la provincia florística Depresión del Balsas. Particularmente se evaluaron la relación de diferentes atributos biológicos, factores ambientales y la historia evolutiva de las especies con la floración, fructificación y germinación de semillas. En el primer capítulo se presenta una introducción general para proveer un marco teórico de las principales hipótesis que han sido formuladas para explicar los patrones fenológicos en diferentes comunidades vegetales. El capítulo II provee una descripción del área de estudio.

En el capítulo III se analizó la relación de la fenología de la floración con factores abióticos y atributos funcionales de las plantas, tomando en cuenta la filogenia de las especies. En este capítulo se plantearon las siguientes preguntas: (i) ¿Qué relación tiene la forma de crecimiento y el síndrome de polinización con el tiempo y la duración de la floración? y (ii) ¿Cómo se relaciona la precipitación, la duración del día y la temperatura con el tiempo y duración de la floración? Para tomar en cuenta la influencia filogenética, se utilizó un modelo generalizado filogenético de mínimos cuadrados (PGLS por sus siglas en inglés). Se documentó una relación significativa entre la duración y el tiempo de la floración. La forma de crecimiento se relacionó con el tiempo de floración y el síndrome de polinización tuvo una relación más significativa con la duración de esta fenofase. La variación del tiempo de floración en la comunidad se explicó principalmente por variables abióticas analizadas, sin un importante efecto filogenético. En las lianas y los árboles, el tiempo de floración se correlacionó negativa y positivamente con la duración del día, respectivamente.

En el capítulo IV se examinó la relación de la fenología de los frutos con atributos biológicos y factores abióticos, usando nuevamente el modelo PGLS. De manera particular se respondieron las siguientes preguntas: (1) ¿Qué relación muestran el tamaño del fruto y el tiempo de desarrollo de los frutos, con la fenología de fructificación?, (2) ¿Cómo se relacionan la fenología, el tamaño y el tiempo de desarrollo de los frutos, con la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión? y (3) ¿Cómo se relaciona la fenología de fructificación con los factores abióticos a nivel de toda la comunidad, formas de

crecimiento y síndromes de dispersión? La mayor parte de las especies tuvieron frutos maduros durante la estación seca (92 %). Los factores abióticos (longitud del día y precipitación), más que las variables relacionadas con la morfología de los frutos (tamaño y tiempo de desarrollo del fruto), mostraron una mayor relación con el momento del año en el que se presentan los frutos maduros. Sin embargo, la influencia de las cuatro variables dependió de la forma de crecimiento de las plantas y del síndrome de dispersión. La señal filogenética fue baja o nula en la mayor parte de las correlaciones y sólo fue importante cuando se correlacionó el tamaño de los frutos con la forma de crecimiento de las plantas y con el síndrome de dispersión.

En el capítulo V se evaluó la relación de distintos atributos de historia de vida de las especies con su respuesta germinativa (expresada como el tiempo de inicio, la tasa y el porcentaje de germinación) y con los tipos funcionales de plántulas. Considerando la filogenia de las especies se determinó: (i) ¿Qué relaciones se presentan entre el tamaño de las semillas, la forma de crecimiento, el síndrome y la temporalidad de la dispersión? y (ii) ¿Cómo estos atributos se relacionan con la respuesta germinativa y los tipos funcionales de plántulas? La influencia filogenética fue evaluada con un modelo PGLS. En todas las correlaciones del peso de las semillas con otros atributos de historia de vida, se observó una fuerte señal filogenética. La forma de crecimiento, el peso de las semillas y el síndrome de dispersión fueron los atributos que más variación explicaron del tiempo de inicio de la germinación. La tasa de germinación tuvo una asociación importante con la forma de crecimiento y síndrome de dispersión. El tipo funcional de plántula se relacionó con la forma de crecimiento y la temporalidad de la dispersión, y la respuesta de germinación fue diferente dependiendo del tipo funcional de plántula.

Finalmente, en el capítulo VI se llevó a cabo una discusión general en la que se analizó la relación temporal entre las tres fases del ciclo reproductivo de las plantas. En esta sección se integró la información generada en los capítulos tres, cuatro y cinco para visualizar las posibles relaciones entre el tiempo de floración y de fructificación con la respuesta de germinación. En las especies herbáceas y las lianas se observó una relación importante entre la fenología de floración y el tiempo de maduración de los frutos, así como de estas dos fenofases con el tiempo de inicio de la germinación. El enfoque de este análisis

permitió visualizar la importancia de la variación ambiental en la respuesta fenológica de la reproducción de las plantas, no obstante, los comportamientos observados tienen un vínculo importante con distintos atributos funcionales y la historia evolutiva de las especies. Los patrones documentados pueden proporcionar información importante para entender cómo la ocurrencia temporal de los eventos de la reproducción influye en el éxito reproductivo de las plantas y cómo la diferenciación o similitud fenológica entre las especies puede influir en el ensamble de las comunidades.

ABSTRACT

In the present study was analyzed the phenology of the three phases of the reproductive cycle 151 species of a tropical dry forest, which is part of the floristic province of the Balsas Depression. We evaluated the relationship of different biological attributes, environmental factors and the evolutionary history of the species with flowering, fruiting and seed germination. In the first chapter we present a general introduction to provide a theoretical framework of main hypotheses that have been formulated to explain the phenological patterns in different plant communities. A description of the study area was carried out in Chapter II.

In Chapter III we evaluated the relationship of flowering phenology with abiotic factors and functional attributes of plants, taking into account the phylogeny of species. In particular, in this chapter we addressed the following questions: (i) Is there a relationship between growth form and pollination syndrome and flowering time and duration? and (ii) Is there an influence of precipitation, day-length and temperature on the flowering time and duration? To take into account the phylogeny, we implemented a phylogenetic generalized least squares model (PGLS). We found a relationship between flowering duration and time. Growth form was related to flowering time and pollination syndrome had a more significant relationship with flowering duration. Flowering time variation in the community was explained mainly by abiotic variables, without an important phylogenetic effect. In lianas and trees, flowering time was negatively and positively correlated with day-length, respectively.

In the chapter IV we examined the relationships of fruiting phenology with plant functional traits and abiotic factors, using a PGLS models. We aimed at answering the following questions: (1) What are the relationships of fruit size and development time, with fruiting phenology? (2) What are the relationships of phenology, fruit size and development time, with growth form and dispersal syndrome of the species? and (3) What are the relationships of fruiting phenology with abiotic factors, growth form and dispersal syndromes, at the community level? More species had ripe fruits during the dry season (92 %) than during rainy months. Abiotic factors (day length and precipitation) more that variables related to fruit developmental morphology (size and time required for ripening)

have a strong effect on the time of fruit ripening. However, the influence of all four variables depended on plant growth form and seed dispersal syndrome. In most relationships the phylogenetic signal was weak, except for the relationships of fruit size with growth form and dispersal syndromes.

The analysis of seed germination was carried out in Chapter V. First, we determined the germination response of species (expressed as the onset time, rate and percentage of germination) and seedling functional types, using again a PGLS models. Specifically, we answered: (i) What relationships occur between seed size, growth form, and dispersal phenology and dispersal syndrome? and (ii) How these attributes are related to germination response and seedling functional types? An important effect of phylogeny was observed in all correlations between seed size and other life history attributes. The germination onset time was significantly explained by growth form, seed size and dispersal syndrome. The germination rate had a significant association with the growth form and dispersal syndrome. The seedling functional type was related to growth form and dispersal phenology and germination response was different depending on seedling type.

Finally, in Chapter VI we provide a general discussion in which we analyzed the temporal relationship between the three phases of the reproductive cycle of plants. In this section we integrate the information generated in chapters three, four and five to visualize the possible relationships between flowering time and fruiting time with germination response. In the herbaceous and lianas species, an important relation was observed between flowering and fruiting phenology, as well as of these two phenophases with germination onset time. In trees and shrubs no clear relationships were observed between reproductive phenophases. The approach of this analysis allowed us to visualize the importance of the environmental variation in the phenological response of plants, nevertheless; the observed behaviors have an important link with different functional attributes and the evolutionary history of the species. The documented patterns could provide important information to understand how the temporal occurrence of reproduction events influences in reproductive success and how the phenological difference and/or similarity among species can influence in community assembly.

CAPÍTULO I.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Presentación del estudio

El estudio de la temporalidad de los eventos periódicos del ciclo de vida de los organismos se denomina fenología. En el caso de las plantas los eventos fenológicos comprenden la producción de hojas, flores y frutos, así como la germinación de las semillas (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Sakai, 2001). Estos últimos tres eventos o fenofases están interrelacionadas de manera compleja y engloban la fenología reproductiva de una planta (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Fenner, 1998). Los estudios al respecto han destacado que la fenología reproductiva tiene un impacto importante en la adecuación de las plantas, a través de procesos tales como la polinización, el desarrollo de las semillas, la dispersión y el establecimiento de plántulas (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Sakai, 2001).

Los patrones fenológicos pueden ser definidos considerando variables como el inicio, la media, la duración y la sincronía de cualquier fenofase. Asimismo, los patrones temporales del ciclo reproductivo de las plantas han sido analizados a distintos niveles, desde individuos, poblaciones, comunidades e incluso a escala del paisaje (Molau *et al.*, 2005; Pau *et al.*, 2011). Uno de los principales objetivos de los estudios fenológicos es determinar las posibles causas próximas (ecológicas) y últimas (evolutivas) del comportamiento fenológico (Rathcke y Lacey, 1985). En este sentido, es importante distinguir el papel de ambas causas, ya que las primeras son las que determinan el inicio de un evento fenológico, en tanto que las segundas son las que han moldeado y fijado la respuesta fenológica de las especies (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Williams-Linera y Meave, 2002). Por ejemplo, en los bosques de latitudes altas (boreales y templados) se ha aludido a la temperatura y al fotoperiodo como las causas próximas que controlan la fenología (White, 1995; Spano *et al.*, 1999; Kramer *et al.*, 2000), mientras que, en los bosques estacionales dentro de latitudes tropicales, la precipitación es considerada como la principal causa próxima (van Schaik *et al.*, 1993; Batalha y Martins, 2004; Borchert *et al.*, 2004). Por otra parte, la exploración de los factores evolutivos asociados con los ciclos fenológicos se ha centrado en las interacciones de las plantas con vectores de

polinización de flores y dispersión de las diásporas, así como con los depredadores de semillas (Janzen, 1969; Stiles, 1977; Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993).

Algunos autores señalan que la fenología reproductiva puede estar vinculada principalmente con factores ambientales en los ecosistemas con climas estacionales (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Borchert *et al.*, 2004), mientras que en los que no presentan ningún tipo de estacionalidad, su relevancia puede ser menor y por ello los factores bióticos podrían tener una mayor influencia (Morellato *et al.*, 2000; Sakai, 2001; Pau *et al.*, 2010). A pesar de que las aproximaciones fenológicas han detectado las posibles presiones selectivas que moldean el comportamiento fenológico de las especies, queda pendiente por integrar dos factores que podrían modificar o complementar las explicaciones generadas hasta el momento. El primero de éstos son las relaciones filogenéticas de las especies de plantas. Recientemente se indica que distintos caracteres morfológicos de las estructuras reproductivas y su fenología, muestran cierto grado de conservadurismo filogenético. De acuerdo con Ackerly (2009), pueden distinguirse dos ejes del conservadurismo filogenético de un atributo: la señal filogenética y la tasa de evolución. El presente estudio se centrará en la señal filogenética, que es la tendencia de las especies estrechamente relacionadas a parecerse más entre sí en sus características biológicas de lo esperado por azar. Un hecho importante es que, si la fenología muestra señal filogenética, las especies no pueden considerarse estadísticamente independientes, por lo tanto, las correlaciones establecidas para identificar los factores predictores de los atributos fenológicos deben tomar en cuenta sus relaciones filogenéticas (Harvey y Pagel, 1991). Adicionalmente, otro factor que ha sido poco considerado para explicar las respuestas fenológicas, es la posible relación temporal entre distintas fases del ciclo reproductivo (Rathcke y Lacey, 1985; Primack, 1987; van Schaik *et al.*, 1993). Aunque la fenología reproductiva frecuentemente se evalúa considerando fenofases aisladas para determinar las presiones selectivas que actúan sobre cada fase, hay evidencia de que existe un vínculo en la ocurrencia temporal de la floración, los frutos y la germinación de semillas (Rathcke y Lacey, 1985; Primack, 1987; van Schaik *et al.*, 1993).

En las siguientes secciones de esta introducción se describirán las tres fenofases que conforman el ciclo reproductivo de las plantas. En cada sección se hace una revisión de la

literatura acerca de la relación de los factores bióticos (atributos funcionales), abióticos y de la filogenia con la respuesta fenológica de floración, fructificación y germinación de las semillas, principalmente en ecosistemas con estacionalidad ambiental.

2. FENOLOGÍA DE FLORACIÓN

La floración es un evento crucial en la historia de vida de las plantas ya que se relaciona estrechamente con la polinización y la producción de semillas, por lo que tiene un vínculo importante con el éxito reproductivo de las plantas (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Bolmgren y Cowan, 2008; Forrest *et al.*, 2010). Debido a lo anterior, diversos autores han buscado explicar los patrones fenológicos de floración explorando principalmente la influencia de factores ambientales e interacciones bióticas (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Sakai, 2001; Borchert *et al.*, 2004). La relevancia de ambos factores como controladores de la floración difiere en función de las condiciones ambientales de cada sitio. El papel de la variación ambiental es reconocido como el principal mecanismo que controla la fenología de floración en los ecosistemas estacionales (van Schaick *et al.*, 1993; Elzinga *et al.*, 2007). En cambio, en los ecosistemas climáticamente más homogéneos o no estacionales se considera que la regulación de esta fenofase podría tener un componente biótico más importante, de manera que debería existir una coincidencia del tiempo de floración con las condiciones adecuadas para la polinización (especies anemófilas) y con el periodo de actividad de los polinizadores (Janzen, 1967; Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Bawa *et al.*, 2003). Una propuesta contrastante considera que la presión de selección que ejercen los vectores de polinización debe ocurrir sobre otros caracteres florales (*e.g.* coloración, tamaño, patrón de apertura de las flores), más que sobre el tiempo de inicio de la floración (Ollerton y Lack, 1992, 1998).

2.1 *Atributos funcionales*

En la mayor parte de los estudios fenológicos es reconocido que las causas últimas de la floración son de naturaleza biótica y su acción ha sido evaluada principalmente en el contexto de la polinización (Mosquin, 1971; Stiles, 1977; van Schaik *et al.*, 1993; Bolmgren *et al.*, 2003; Lobo *et al.*, 2003; Kremen *et al.*, 2007). Sin embargo, la idea de que

la fenología de la floración es determinada por la abundancia de los polinizadores es controversial (Borchert, 1983; Rathcke y Lacey, 1985; Primack, 1987). En este sentido, surge la siguiente pregunta: ¿es la abundancia estacional de polinizadores una causa o un efecto de la floración? Algunos autores señalan que resulta más factible suponer que la correlación entre el tiempo de floración y la mayor o menor actividad de los polinizadores debido a cambios en su abundancia resultó de la adaptación del ciclo de vida de los polinizadores al patrón temporal de reproducción de las plantas (Borchert, 1983; Rathcke y Lacey, 1985).

Por otra parte, se ha planteado que el papel de los vectores de polinización tiene más relevancia en la sincronía y la duración de la floración, que en el control de su temporalidad (van Schaik *et al.*, 1993; Fenner, 1998), ya sea minimizando o maximizando el traslape de los periodos de floración entre las especies (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Gross *et al.*, 2000; Kremen *et al.*, 2007). Levin y Anderson (1970) sugieren que la coexistencia de las especies vegetales debió promover un desplazamiento fenológico, generando una distribución temporal escalonada de floración. A pesar de que el supuesto de competencia por polinizadores ha dominado gran parte de la literatura fenológica, los estudios no han detectado consistentemente evidencias que sustenten esta hipótesis (Stiles, 1977; Ashton *et al.*, 1988; Lobo *et al.*, 2003; Kremen *et al.*, 2007). Una hipótesis alternativa y relativamente inexplorada, es que en una comunidad las especies exhiban periodos de floración coincidentes, lo que podría incrementar la atracción de polinizadores (Rathcke, 1983, 1988; Gross *et al.*, 2000; Ghazoul, 2006). A pesar de que el concepto de facilitación ha sido muy poco explorado, la producción de flores en un patrón temporal agregado ha sido documentada en algunos grupos de especies polinizadas por himenópteros en bosques tropicales (Wright y Calderón, 1995; Smith *et al.*, 1998; Staggemeier *et al.*, 2010).

La duración del periodo de floración puede estar influida por el vector de polinización (Bolmgren *et al.*, 2003; Bawa *et al.*, 2003). Es reconocido que en las especies con polinización biótica los periodos de floración son más largos que en las polinizadas por viento (Rabinowitz *et al.*, 1981; Bawa *et al.*, 2003; Cortés-Flores *et al.*, 2011). La razón principal es que las primeras dependen del comportamiento de los polinizadores, por lo

tanto, las plantas deben mantener por el mayor tiempo posible este evento para asegurar la fertilización de las flores (Bolmgren *et al.*, 2003). En cambio, en las especies polinizadas abióticamente, la floración ocurre en periodos cortos y sincrónicos, coincidiendo con las condiciones ambientales que permitan la liberación del polen en grandes cantidades (Rathcke y Lacey, 1985; Bolmgren *et al.*, 2003).

Adicionalmente, las estrategias vegetativas y los procesos fisiológicos de las plantas pueden intervenir en la respuesta fenológica de floración (Reich y Borchert, 1984). Particularmente, en los ecosistemas tropicales estacionales durante la temporada seca, cuando los árboles pierden sus hojas, el déficit hídrico del individuo disminuye, lo cual promueve la antesis (*e.g. Cochlospermum vitifolium*, Bixaceae). El patrón de floración inducido por la caída de las hojas, es el primer pico de floración a nivel comunitario que se presenta al inicio de la temporada de secas en estos ecosistemas (Daubenmire, 1972; Frankie *et al.*, 1974). Además, los caracteres morfológicos reproductivos también pueden influir en la fenología de floración. Al respecto Primack (1987) propone que, en sitios estacionales, las especies con frutos grandes requieren de más tiempo para el desarrollo y maduración de sus frutos, por lo que deberían florecer más pronto en la estación de crecimiento que las especies de frutos pequeños. Aunque no ha sido una hipótesis bien explorada, un estudio no encontró evidencia que sustentara este supuesto en especies de la familia Myrtaceae (Smith-Ramírez *et al.*, 1998).

2.2 Factores abióticos

En la búsqueda de patrones fenológicos de floración y sus causas, tres factores abióticos son considerados como las principales señales que disparan el inicio de esta fenofase, la temperatura (Ashton *et al.*, 1988; Schwartz *et al.*, 2006), el fotoperiodo (Rivera *et al.*, 2002; Calle *et al.*, 2010) y la precipitación (Opler *et al.*, 1976; Borchert *et al.*, 2004). Además, los factores ambientales también pueden ser los más importantes en la evolución (*i.e.* causas últimas) de los patrones temporales de floración, principalmente en las regiones con una estación de crecimiento marcada (Borchert *et al.*, 2004; Pau *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2013).

En las regiones donde la estación de crecimiento es corta, el tiempo de floración puede ser crítico para el éxito reproductivo (Inouye, 2008). En consecuencia, la detección precisa de las señales abióticas y la habilidad para responder a éstas deberán permitir a las plantas florecer cuando las condiciones climáticas sean adecuadas para la reproducción (Elzinga *et al.*, 2007). En las regiones templadas del planeta, el tiempo de floración está sincronizado con el fotoperiodo y la temperatura (Miller-Rushing y Primack, 2008; Post e Inouye, 2008; Tooke y Battey, 2010). Por ejemplo, las especies anuales florecen entre la primavera y principios del verano, cuando el fotoperiodo es mayor, lo cual se relaciona con un incremento en la luz que llega al suelo del bosque (Tyler, 2001). En el caso de muchas las especies arbóreas de los bosques templados, el desarrollo de las flores no es continuo, ya que existe un lapso de reposo de las yemas florales y el desarrollo de las flores es reactivado por cambios en la temperatura (Heide y Prestrud, 2005) y en la reducción en la duración del día (Rohde y Bhalerao, 2007). Un patrón interesante recientemente observado en la última década es la variación y cambio en el inicio de la floración de primavera en los ecosistemas templados y boreales, atribuido a las temperaturas más cálidas y al anticipado derretimiento de la nieve, asociadas con el cambio climático global (Cleland *et al.*, 2007).

En los ecosistemas tropicales la variación en la disponibilidad de agua (Reich y Borchert, 1984; Borchert *et al.*, 2004) y el fotoperiodo (van Schaik *et al.*, 1993; Wright y van Schaik, 1994; Staggemeier y Morellato, 2011) han sido relacionados con la respuesta fenológica de floración. Aunque no existe una marcada estacionalidad climática en los bosques tropicales húmedos, se ha documentado que los cambios en la longitud del día tienen un impacto importante sobre el inicio de la floración (Wright y van Schaik, 1994; Zimmerman *et al.*, 2007; Staggemeier y Morellato, 2011). En los bosques tropicales estacionalmente secos la variación estacional en la disponibilidad de agua influye de manera determinante en la actividad reproductiva y vegetativa de las plantas (Holbrook *et al.*, 1995; Borchert *et al.*, 2004). El papel de la precipitación no sólo está asociado con el inicio de la floración (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1992; Opler *et al.*, 1976), sino que también puede actuar como un factor selectivo en la evolución de la fenología de las plantas de los bosques tropicales secos (Augspurger, 1983; Borchert, 1994; Bullock, 1995). Por ejemplo, Borchert *et al.* (2004) documentaron que la variación estacional en la

precipitación y la disponibilidad de agua en el suelo pueden constituir tanto la causa próxima como la última de la fenología de floración.

A pesar de que la atención se ha centrado en la temperatura, el fotoperiodo y la precipitación como principales variables explicativas de la floración, se debe tener en cuenta que la interacción de las plantas con el ambiente implica la participación de más factores (van Schaik *et al.*, 1993; Pau *et al.*, 2011). En las regiones tropicales, esta fenofase puede ser sensible a los cambios en la insolación solar producida por la cobertura de las nubes (Asner y Alencar, 2010). Asimismo, los factores abióticos también pueden actuar en conjunto. Por ejemplo, el patrón de floración de las especies herbáceas de una comunidad semiárida se ha explicado por la acción sinérgica del inicio de las lluvias y un descenso en la temperatura (Diez *et al.*, 2012).

2.3 Filogenia

Con frecuencia los estudios sobre la fenología de floración se han llevado a cabo en grupos de especies no relacionadas taxonómicamente, atribuyendo la variación observada en los patrones de este evento fenológico principalmente a la estacionalidad ambiental y a las interacciones bióticas (Ingvarsson y Lundberg, 1995; Zimmerman *et al.*, 2007). Sin embargo, recientemente ha habido un incremento en los estudios que evalúan el papel de la historia evolutiva de las especies en las correlaciones establecidas entre la fenología y factores abióticos (Lessard-Therrien *et al.*, 2013; Davies *et al.*, 2013; Mazer *et al.*, 2013). A manera de ejemplo, se ha encontrado que la temporalidad de la floración es más similar entre las especies con mayor relación de parentesco en algunas comunidades tropicales húmedas (Wright y Calderón, 1995; Smith-Ramírez *et al.*, 1998; Staggemeier *et al.*, 2010) y templadas (Pau *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2013). Por su parte, Johnson (1993), en una comunidad mediterránea, y Boulter *et al.* (2006), en un bosque tropical húmedo, encontraron similitud en la duración de la floración en especies pertenecientes a los mismos géneros y familias. Stevenson *et al.* (2008) mencionan que no es clara la influencia de la filogenia en la sincronía de la floración, aunque detectan también patrones similares a nivel de las categorías supraespecíficas mencionadas previamente. Por otra parte, en comunidades donde existe una marcada estacionalidad ambiental, se ha documentado que la temporalidad de la floración no es un atributo conservado filogenéticamente y que se

asocia más a factores ecológicos, particularmente a la variación ambiental local (Silva *et al.*, 2011; Lessard-Therrien *et al.*, 2013; Davies *et al.*, 2013; Cara-Donna y Inouye, 2015). En este sentido, se ha propuesto que el tiempo de floración es un rasgo con alta plasticidad (Davis *et al.*, 2010).

3. FENOLOGÍA DE FRUCTIFICACIÓN

La ocurrencia temporal de la maduración de los frutos tiene un vínculo importante con la dispersión de las diásporas y la germinación de las semillas, por lo tanto, este evento fenológico puede influir en la supervivencia de las plantas (Wang y Smith, 2002). Existen diferentes posturas para explicar las causas de la fenología de fructificación. Algunos autores sugieren que es determinado por factores de naturaleza ambiental, y que la maduración de los frutos está relacionada con las condiciones necesarias para asegurar el desarrollo y la maduración de los frutos (Rathcke y Lacey, 1985; Fenner, 1998). Una línea de investigación adicional está relacionada con la competencia por dispersores, ya que en la medida que más se compartan debe existir una mayor separación de los periodos de fructificación para evitar o minimizar la competencia. Sin embargo, aunque la disponibilidad de dispersores podría seleccionar el tiempo de fructificación, se presenta al respecto la misma disyuntiva descrita previamente con la floración y los polinizadores (Rathcke y Lacey, 1985): ¿qué fue primero, el tiempo fructificación restringido a un periodo particular del año o a la presencia del dispersor? Otra hipótesis sostiene que la época de fructificación debe coincidir entre las especies para favorecer la producción sincrónica de un alto número de frutos, lo que permitiría a las plantas saciar a los depredadores y así disminuir los efectos de su ataque. Cada una de estas propuestas es revisada de manera más amplia en las siguientes secciones.

3.1 *Atributos funcionales*

La dispersión de semillas por animales y su relación con la fenología de los frutos, ha sido una interacción citada de manera recurrente en la búsqueda de las causas últimas de esta fenofase (Fenner, 1998). La producción agregada de frutos entre especies debería favorecer la atracción de posibles dispersores, como se plantea en la hipótesis de facilitación (Rathcke, 1983; Burns, 2002). Algunos estudios han documentado patrones agregados de

fructificación (Wheelwright, 1985; Poulin *et al.*, 1999), principalmente en especies dispersadas por aves en los bosques tropicales a nivel de familia (*e.g.* Lauraceae) o de género (*e.g.* *Psychotria*, Rubiaceae; *Miconia*, Melastomataceae). De la misma manera, en las especies dispersadas por aves de comunidades arbustivas mediterráneas se presenta un pico sincrónico de fructificación al inicio del otoño, el cual coincide con un incremento en las poblaciones de aves (Herrera, 1998). Sin embargo, no está bien documentado si las aves responden numéricamente a este patrón agregado de fructificación o si sus desplazamientos temporales coinciden con éste (van Schaik *et al.*, 1993).

En las plantas que comparten dispersores, la segregación temporal en la producción de frutos puede minimizar la competencia interespecífica (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaick *et al.*, 1993). A pesar de que se ha sugerido que la competencia es una de las principales causas evolutivas que han promovido el desplazamiento temporal de la maduración de los frutos entre especies (Wheelwright, 1985), no existe suficiente evidencia al respecto (Herrera, 2002). De manera alternativa, Staggemeier y Morellato (2011) sugieren que una relación mutualista podría explicar la separación interespecífica de la fenología de fructificación. Estos autores argumentan que la producción de frutos de manera escalonada, documentada en especies de Myrtaceae, podría ser la clave para proveer de frutos durante todo el año a las aves frugívoras y mantener sus servicios de dispersión.

La duración del periodo de fructificación también se ha asociado con el tipo de dispersión (Rathcke y Lacey, 1985). En especies zoócoras, el periodo de tiempo en el que se presentan frutos maduros está relacionada con la tasa de visita de los dispersores, por lo que se espera que el tiempo que los frutos maduros permanecen en las plantas sea más extendido que en las especies dispersadas por factores abióticos (Howe y Smallwood, 1982; Cortés-Flores *et al.*, 2010). Sin embargo, la duración también puede estar relacionada con el estado sucesional y la forma de crecimiento de las especies. Por ejemplo, se considera que los árboles de sucesión temprana tienen periodos de fructificación de mayor duración que los que se encuentran en fases de sucesión tardía (Frankie *et al.*, 1974). Asimismo, los arbustos del sotobosque suelen tener periodos más extendidos de fructificación que los árboles del estrato superior (Frankie *et al.*, 1974; Cortés-Flores, 2010).

El papel de los depredadores de frutos y semillas es otro componente aludido para explicar el comportamiento fenológico de la producción de frutos (van Schaik *et al.*, 1993; Fenner, 1998), si bien es importante distinguir que, en general, la depredación pre-dispersión es considerada como una presión selectiva más fuerte que la que se presenta durante la pos-dispersión. Una de las razones es que los depredadores que atacan las semillas antes de la dispersión son, en su mayoría, insectos que llevan a cabo parte o completan su ciclo de vida cuando todo el recurso está agregado en la copa. Algunos autores indican que la producción sincrónica de frutos entre los individuos de una especie o de diferentes especies, puede disminuir la depredación de frutos y semillas (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Boulay *et al.*, 2007), un comportamiento al que se le ha atribuido un valor adaptativo, que fue seleccionado como una estrategia para saciar a los depredadores (Janzen, 1969). La variación interanual en el comportamiento sincrónico de una alta producción de frutos se denominada *masting* (Janzen, 1969; Silvertown, 1980) y existe evidencia de que esta estrategia reduce el impacto de la depredación en especies de árboles de ecosistemas templados (Sork *et al.*, 1993; Crawley y Long, 1995; Kelly y Sork, 2002; Piovesan y Adams, 2005), así como en distintas especies de los bosques tropicales (Curran y Webb, 2000; Rocha *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2007; Visser *et al.*, 2011).

3.2 Factores abióticos

A diferencia del inicio de la floración, que frecuentemente se vincula con algún factor ambiental, el inicio de la fructificación no se ha relacionado directamente con alguna señal abiótica (Rathcke y Lacey, 1985). Sin embargo, se ha reconocido que el ambiente tiene un papel importante en la fenología de los frutos, determinando principalmente por las condiciones abióticas para su desarrollo y maduración (Fenner, 1998). La frecuencia de especies con frutos carnosos generalmente se relaciona positivamente con la precipitación (Frankie *et al.*, 1974; Chapman *et al.*, 1999; Morellato *et al.*, 2000) y en menor medida con el fotoperiodo (Staggemeier y Morellato, 2011). Por otra parte, en las especies con frutos de consistencia seca, la maduración ocurre principalmente durante la temporada de menor precipitación (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Griz y Machado, 2001; Batalha y Martins, 2004; Du *et al.*, 2009; Cortés-Flores *et al.*, 2013). En los ecosistemas tropicales estacionales, la radiación solar también podría jugar un papel importante en el tiempo de

fructificación. Zimmerman *et al.* (2007) documentaron que los periodos de fructificación son más cortos (2 a 3 meses) en la época de mayor radiación solar, comparados con los de menor radiación (5 a 6 meses) y sugieren que este factor ambiental puede influir en la evolución de la temporalidad de los frutos.

Es reconocido que la fenología de fructificación se relaciona con el tiempo óptimo para la dispersión de las semillas (Rathcke y Lacey, 1985). De acuerdo con esta propuesta, la principal función del fruto es la dispersión de las semillas; por lo tanto, su fenología debe haber sido seleccionada para favorecer la dispersión exitosa de las diásporas (Rathcke y Lacey, 1985; Fenner, 1998). Diversos estudios han detectado patrones coincidentes entre el tiempo de fructificación y el tipo de dispersión (Willson y Traveset, 2000). Un ejemplo es el de las especies que producen frutos anemócoros y autócoros, los cuales tienden a madurar durante la temporada de menor precipitación, ya que requieren de condiciones de baja humedad y altas temperaturas que induzcan la dehiscencia de los frutos (Augspurger y Franson, 1987; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Batalha y Mantovani, 2000, Justiniano y Fredericksen, 2000, Griz y Machado, 2001). Otra posibilidad es que la temporalidad de la fructificación sea el resultado de las presiones selectivas sobre otras fenofases del ciclo reproductivo (Primack, 1987), ya que, por ejemplo, en especies de un bosque tropical estacional se detectó que la maduración de los frutos coincidió con la temporada en la que se presentaron las condiciones ambientales óptimas para la germinación de las semillas (Garwood, 1983).

3.3 *Filogenia*

Existe poca información sobre el papel de las relaciones filogenéticas en la respuesta fenológica de fructificación de las plantas (Smith-Ramírez *et al.*, 1998; Marco y Páez, 2002; Staggemeier y Morellato, 2010). Algunos estudios han documentado que la variación en el tiempo de fructificación puede estar asociada con atributos intrínsecos de las plantas (*e.g.* morfología del fruto, el tipo de dispersión y la forma de crecimiento), los cuales, generalmente, están evolutivamente conservados (Herrera, 1992; Jordano, 1995; Davies *et al.*, 2013). En este sentido, el análisis filogenético de la fenología de fructificación se ha llevado a cabo considerado principalmente la morfología de los frutos (Herrera, 1992; Jordano, 1995; Marco y Páez, 2002). Para el caso particular de los frutos de consistencia

carnosa, se ha observado que este es un atributo conservado filogenéticamente en algunas comunidades de latitudes templadas (Herrera, 1992; Jordano, 1995). Recientemente, Staggemeier y Morellato (2011) encontraron mayor conservadurismo filogenético en los atributos morfológicos de los frutos que en su comportamiento fenológico.

4. GERMINACIÓN

La germinación puede analizarse considerando tres elementos principales: tiempo de inicio (días transcurridos desde la siembra hasta la emergencia de la radícula), tasa (número de semillas por día) y porcentaje, las cuales se denominan en conjunto como la respuesta germinativa de una especie. A nivel comunitario muy pocos estudios han evaluado los patrones fenológicos de este evento, considerado como uno de los más críticos del ciclo de vida de las plantas (Garwood, 1983; Rathcke y Lacey, 1985; Primack, 1987). La respuesta germinativa está relacionada con características fisiológicas de las semillas y otros atributos de historia de vida de las plantas, como el tamaño de las semillas (Baskin y Baskin, 1998; Moles *et al.*, 2005), el síndrome de dispersión (Willson y Traveset, 2000) y la forma de crecimiento (Figueroa, 2003). Las plántulas no sólo deben establecerse durante el periodo óptimo, sino también en el lugar adecuado, por lo que los mecanismos que regulan el tiempo de germinación han sido seleccionados fuertemente para maximizar las posibilidades de un establecimiento exitoso (Harper, 1977; Baskin y Baskin, 1998).

Es importante señalar que el efecto de los factores abióticos en el proceso de germinación deberá diferir con relación a la duración del ciclo de vida de las plantas (Garwood, 1983; Bu *et al.*, 2007; Donohue *et al.*, 2010). En las plantas anuales existe evidencia de que la fenología de germinación es el resultado, ya sea de la selección por un mayor éxito de supervivencia o de recursos invertidos para incrementar la fecundidad (González-Astorga y Núñez-Farfán, 2000; Donohue *et al.*, 2010). Considerando que el ciclo de vida de las plantas perennes no está condicionado a ocurrir en un determinado periodo del año, la fenología de la germinación ha sido seleccionada principalmente en términos de la supervivencia. Sin embargo, cabe la posibilidad de que la selección sea más importante en otras fases del ciclo reproductivo (*e.g.* floración, dispersión de semillas) y por lo tanto, el periodo en el que las semillas son dispersadas no coincida con las

condiciones que maximicen la germinación y el establecimiento de la plántula (Garwood, 1983).

4.1 *Atributos funcionales*

Las interacciones bióticas influyen de manera importante en el patrón de germinación (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Kitajima, 2007). La competencia y la depredación han sido asociadas principalmente con la sincronía y la duración de la germinación (Rathcke y Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993). El primero de estos fenómenos, tanto entre los individuos de una especie como en los pertenecientes a diferentes especies, puede relacionarse con patrones de germinación rápida (Garwood, 1983; Vieira *et al.*, 2008; Bessho y Iwasa, 2012), ya que semillas que germinan en menos tiempo en una cohorte tienen una mayor oportunidad de obtener recursos y espacio con respecto a las que lo hacen posteriormente (Miller *et al.*, 1987; Vieira *et al.*, 2008).

Sin embargo, germinar primero también puede tener un alto riesgo de mortalidad, debido al ataque de depredadores y patógenos (Jones *et al.*, 1997). Ambos grupos de organismos son las principales causas de mortalidad de las plántulas, por lo que también se han relacionado de manera indirecta con la respuesta germinativa (Crawley y Long, 1995; Kitajima, 2007). En ecosistemas no estacionales, la depredación de semillas debería favorecer la germinación rápida inmediatamente después de que las semillas se dispersan (Vallejo-Marín *et al.*, 2006). Este patrón rápido y sincrónico de germinación ha sido interpretado como una estrategia para incrementar las posibilidades de supervivencia, ya que el estado de plántula se considera menos vulnerable a los depredadores y parásitos, que el de semilla (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Estos autores señalan que en los bosques tropicales húmedos las especies arbóreas que tienen semillas con un alto contenido de humedad, tienden a germinar muy rápido después que son dispersadas, lo que disminuye la probabilidad de ser depredadas. Adicionalmente, la germinación sincrónica en una especie o en un conjunto de especies, ha sido interpretada por algunos autores como una manera de incrementar las probabilidades de escapar a la depredación, ya que se producirían más plántulas de las que pueden ser consumidas por los depredadores o afectadas por patógenos (Janzen, 1969, 1971; Crawley y Long, 1995; Curran y Webb, 2000).

Un evento estrechamente relacionado con la fenología de la germinación es el tiempo de dispersión de las semillas, ya que la respuesta germinativa dependerá de las condiciones ambientales que prevalezcan cuando esto ocurra (Howe y Smallwood, 1982; Garwood, 1983; Venable y Brown, 1988; Baskin y Baskin, 1998). En este sentido, existe una relación entre la fenología de la dispersión y la presencia de latencia y su duración. Por ejemplo, para especies de bosques tropicales, Garwood (1983) documentó tres patrones de germinación relacionados con la época de dispersión: i) especies que son dispersadas al inicio de las lluvias y germinan en las primeras semanas (2 a 16 semanas), ii) aquellas que son dispersadas al final de lluvias y presentan una latencia extendida (4 a 8 meses) que deriva en que germinen hasta la temporada de lluvias y iii) las que son dispersadas en secas y tienen una latencia intermedia (4-6 meses), lo que les permite germinar en la época de lluvias.

El tamaño de la semilla (la masa de la semilla) se relaciona con el porcentaje y velocidad de germinación, así como con el crecimiento y supervivencia de las plántulas (Bonfil, 1998; Walters y Reich, 2000; Paz y Martínez-Ramos, 2003). Algunos estudios indican que debido a que las semillas grandes tienen mayores tasas de depredación, deben germinar de manera rápida para evitar la mortalidad (Venable y Brown, 1988; Rees, 1994; Norden *et al.*, 2008). Por el contrario, las semillas pequeñas tienen una mayor persistencia en el suelo y pueden presentar algún mecanismo de latencia (Venable y Brown, 1988; Leishman *et al.*, 2000). En este sentido, se plantea el supuesto de que el tamaño de la semilla se relaciona de manera inversa con la presencia de latencia (Rees, 1996).

Por otra parte, se ha reconocido que el tamaño de la semilla determina la cantidad de reservas inicialmente disponibles para una plántula (Turnbull *et al.*, 2008), así como la morfología inicial de ésta (Garwood, 1996; Kitajima, 1996). Por ejemplo, las semillas grandes frecuentemente producen plántulas de tamaño muy conspicuo y con germinación hipogea, mientras que en las semillas pequeñas se asocian con plántulas de menores tallas y presentan germinación epigea (Bazzaz y Pickett, 1980; Moreira y Moreira, 1996; Bonfil, 1998). La morfología inicial de la plántula es un atributo de amplia relevancia ecológica y de acuerdo con la posición y función de los cotiledones, se pueden identificar diferentes tipos de plántulas (Garwood, 1983; Kitajima, 2007). Por ejemplo, Ibarra-Manríquez *et al.*

(2001) documentaron cinco tipos de plántulas en las especies leñosas de un bosque tropical húmedo. En general, en este tipo de ecosistemas las plántulas con germinación epigea fanerocotilar y cotiledones fotosintéticos son las más frecuentes y se asocian con ciertas estrategias de regeneración (*e.g.* pioneras) y con el tipo de dispersión (Hladik y Miquel, 1990; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2001; Zanne *et al.*, 2004)

4.2 Factores abióticos

A nivel comunitario se ha observado que la germinación de las especies puede responder sincrónicamente a cambios en el ambiente (Rathcke y Lacey, 1985). Por ejemplo, el 75 % de las especies de un bosque tropical estacional germinan al inicio de la temporada de lluvias (Garwood, 1983). El inicio de la germinación de una semilla puede estar relacionado con diversas señales ambientales, incluyendo la disponibilidad de agua en el suelo, la cantidad y calidad de la luz, la temperatura, la cantidad de dióxido de carbono o los minerales del suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Baskin y Baskin, 1998; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Sin embargo, generalmente las semillas no responden a un solo factor ambiental y por ello muchas especies requieren de una combinación de condiciones específicas para iniciar la germinación (Daws *et al.*, 2002; Kos y Poschlod, 2010). Tal es el caso de algunas especies perennes de zonas áridas, en las que sus semillas germinan sólo si se presenta un alto nivel de humedad en combinación con bajas temperaturas (Kos y Poschlod, 2007). En algunas especies de los bosques tropicales, una combinación entre disponibilidad de agua en el suelo y luz, son requeridas para desencadenar la germinación (Rincón y Huante, 1993; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Ray y Brown, 1994). La inhibición de la germinación puede ocurrir desde que la semilla se encuentra en desarrollo en la planta madre y en este caso se le considera como latencia primaria (Hilhorst, 1995) o innata (Harper, 1977). En otros casos, las semillas presentan una latencia inducida, por lo que pierden la capacidad de germinar cuando son dispersadas bajo condiciones ambientales desfavorables (Harper, 1977).

Dado que la latencia evolucionó de manera diferencial entre las especies como una adaptación a su entorno (Hilhorst, 1995; Vleeshouwers *et al.*, 1995; Bewley, 1997; Li y Foley, 1997; Baskin y Baskin, 2004; Fenner y Thompson, 2005), existen diferentes mecanismos de latencia asociados con la diversidad de climas y hábitats en los cuales se

establecen las especies (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). En los bosques templados las semillas dispersadas en el otoño permanecen en el suelo en un estado de latencia y necesitan estar expuestas a las temperaturas de congelamiento que se presentan en el invierno para perder gradualmente su latencia y germinar en el verano (Washitani y Masuda, 1990). Por el contrario, en las especies pioneras de los bosques tropicales húmedos, el cambio en el balance luz roja/rojo lejano, asociado con la apertura del dosel, es la principal señal que rompe la latencia y desencadena la germinación de las semillas (Whitmore, 1983; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), en tanto que en los bosques tropicales estacionalmente secos, las semillas de muchas especies presentan testas impermeables (latencia física), que les permiten permanecer en el suelo durante la temporada seca del año y germinar hasta el periodo de lluvias (Garwood, 1983; Khurana y Singh, 2001; Baskin y Baskin, 2004). Es importante señalar que muchas especies que tienen semillas sin latencia, pueden retrasar su germinación y mantenerse en un estado quiescente; en este tipo de especies, la germinación ocurriría de manera inmediata cuando las condiciones del medio son adecuadas para la germinación (Harper, 1977), una situación que no acontece cuando las semillas presentan latencia inducida.

4.3 *Filogenia*

Numerosos atributos de historia de vida de las plantas están relacionados y no son filogenéticamente independientes (Grime *et al.*, 1981; Wang *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2014). Por ejemplo, el tamaño de la semilla es un atributo filogenéticamente conservado en diferentes comunidades (Leishman *et al.*, 2000) y tiene relación con la forma de crecimiento, la dispersión de las semillas, así como con la emergencia y el establecimiento de las plántulas (Baraloto *et al.*, 2005). Sin embargo, son pocos estudios los que han evaluado la relación de la respuesta de germinación considerando la historia evolutiva de las especies (Xu *et al.*, 2014). Baskin y Baskin (2003) señalan que el tipo de latencia puede presentar variación a nivel de familia o incluso a nivel de géneros (*e.g. Rhus*, Anacardiaceae), sin embargo, puede existir un fuerte componente filogenético asociado al comportamiento de germinación (Baskin y Baskin, 1998; Baskin *et al.*, 2000; 1998; Yang *et al.*, 2012). Wang *et al.* (2009) documentaron que la germinación de 69 especies de zonas áridas es explicada por la filogenia de las especies y el síndrome de dispersión.

Por otra parte, existen evidencias que apoyan que la duración media de la germinación está asociada con el tamaño de la semilla y que es un atributo filogenéticamente conservado en especies de bosques tropicales húmedos (Smith-Ramírez *et al.*, 1998; Norden *et al.* 2008). El inicio de la germinación, controlado por una testa impermeable, también mostró restricciones filogenéticas en algunas especies de clima mediterráneo (Keeley y Bond, 1997). Es importante destacar que la mayor parte de la información sobre las restricciones filogenéticas asociadas con la respuesta de germinación, proviene de correlaciones con otros atributos. Este patrón ha sido explicado, sugiriendo que la germinación, al ser un atributo de respuesta a factores ambientales, puede mostrar cierta labilidad en comparación con otros atributos morfológicos como el tamaño de las semillas (Xu *et al.*, 2011).

5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los bosques tropicales estacionales representan uno de los biomas terrestres más extensos del planeta. Particularmente, los bosques tropicales secos (Holdridge, 1947) cubrían un poco más del 40 % de los ecosistemas tropicales en el mundo (Murphy y Lugo, 1986). Una de las características más notables de este tipo de ecosistemas es su marcada estacionalidad en la disponibilidad de agua y, por lo tanto, la presencia de periodos de sequía, que generalmente comprenden de dos a seis meses. En este sentido, es ampliamente reconocido que la estacionalidad de la precipitación puede jugar un papel determinante en la estructuración de la actividad vegetativa y reproductiva de las plantas (Murphy y Lugo, 1986; Holbrook *et al.*, 1995). Sin embargo, diversos procesos y funciones de este tipo de comunidades permanecen sin ser explorados o se conocen muy poco, en comparación con otro tipo de bosques (Murphy y Lugo, 1986; Quesada *et al.*, 2009).

Los bosques tropicales secos tienen patrones fenológicos estacionales determinados por los regímenes cíclicos de precipitación y la ocurrencia de una marcada estación seca (Borchert *et al.*, 2004). En general, las especies responden principalmente a la precipitación (Frankie *et al.*, 1974; Borchert, 1983; Reich y Borchert, 1984; van Schaik *et al.*, 1993; Griz y Machado, 2001) y en menor grado al fotoperiodo (Borchert *et al.*, 2004). No obstante, existe variación en los patrones fenológicos de las especies, exhibiendo diferentes estrategias fenológicas (van Schaik *et al.*, 1993; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Bullock

et al., 1995; Borchert *et al.*, 2004). Asimismo, se han documentado diferentes estrategias de polinización y dispersión, aunque las más frecuentes para la primera de éstas son la polinización por abejas y por mariposas nocturnas (Frankie *et al.*, 2004), mientras que para la segunda es más preponderante la dispersión por animales y por viento (Griz y Machado, 2001; Batalha y Martins, 2004; Jara-Guerrero *et al.*, 2011). Adicionalmente, aunque la germinación de semillas sí está restringida a la temporada de lluvias (Opler *et al.*, 1976), se han documentado diferentes periodos de germinación a lo largo de ésta (Garwood, 1983; Vieira *et al.*, 2008).

El conocimiento sobre los patrones fenológicos de floración, fructificación y germinación proviene de estudios llevados a cabo principalmente en especies arbóreas. Por lo tanto, se conoce muy poco sobre la fenología de otras formas de crecimiento, particularmente de las hierbas, lianas y epífitas (Sakai, 2001). Las especies con diferente forma de crecimiento difieren en la duración de su ciclo de vida, así como en sus estrategias de adquisición y uso de recursos, de manera que existe una amplia evidencia de su respuesta diferencial en aspectos de supervivencia y reproducción a factores abióticos y bióticos (Sarmiento y Monasterio 1983; Batalha y Martins, 2004). Por ello, las explicaciones sobre la fenología reproductiva generadas para especies arbóreas no necesariamente son aplicables a otras formas de crecimiento.

Por otra parte, es importante destacar que, en la mayor parte de los estudios, las correlaciones establecidas entre los patrones fenológicos con otros atributos biológicos y factores abióticos, no han tomado en cuenta la no independencia filogenética de las especies, lo cual puede derivar en explicaciones erróneas de los patrones observados. Por lo tanto, nuestro estudio lleva a cabo un análisis de la fenología en especies con diferente forma de crecimiento, integrando atributos funcionales, factores abióticos y la filogenia de las especies, en una región de México con bosque tropical seco (Depresión del Balsas), considerada prioritaria para la conservación global (Olson and Dinerstein, 2002). En este contexto en el presente estudio se plantea la siguiente pregunta de investigación: ¿En qué medida los factores bióticos, abióticos y filogenéticos influyen en la temporalidad de la actividad reproductiva en las especies de un bosque tropical seco?

6. OBJETIVO

El presente estudio tuvo como objetivo general determinar la posible influencia de factores bióticos, abióticos y filogenéticos en los patrones temporales de floración, fructificación y germinación de las plantas de un bosque tropical seco de la Provincia Florística Depresión del Balsas, en el estado de Michoacán, México. Para llevar a cabo este objetivo, el efecto de los factores asociados con la fenología fue evaluado en tres estudios. En el Capítulo III, se plantearon las siguientes preguntas: (i) ¿Qué relación tiene la forma de crecimiento y el síndrome de polinización con el tiempo y la duración de la floración, en toda la comunidad y en especies con diferente forma de crecimiento y síndrome de polinización? y (ii) ¿Cómo se relaciona la precipitación, la duración del día y la temperatura con el tiempo y la duración de la floración? En el Capítulo IV se respondieron las siguientes preguntas: (1) ¿Qué relación muestran el tamaño del fruto y el tiempo de desarrollo de los frutos, fenología de los frutos (fecha de maduración de los frutos)?, (2) ¿Cómo se relacionan la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión con la fenología, el tamaño y el tiempo de desarrollo de los frutos? y (3) ¿Qué relación tienen la precipitación, la duración del día y la temperatura con la fenología de fructificación a nivel comunitario, de formas de crecimiento y de síndromes de dispersión? En el capítulo V se determinó: (i) ¿Qué relaciones se presentan entre el tamaño de las semillas, la forma de crecimiento, el síndrome y la temporalidad de la dispersión? y (ii) ¿Cómo estos atributos se relacionan con la respuesta germinativa (inicio, tasa y porcentaje de germinación) y los tipos funcionales de plántulas? Finalmente, en el capítulo VI se hizo una integración de los patrones fenológicos documentados y se determinó: (i) ¿Cuál es la relación de la fenología de floración y de fructificación en la respuesta de germinación de las especies?

Al analizar de manera integral la fenología reproductiva de las plantas, considerando la variación ambiental, funcional y filogenética, se espera generar información importante para entender cómo la ocurrencia temporal de los eventos de la reproducción influye en el éxito reproductivo de las plantas y cómo la diferenciación o similitud fenológica entre las especies puede influir en el ensamble de las comunidades.

LITERATURA CITADA

- Asner, G.P. y A. Alencar. 2010. Drought impacts on the Amazon forest: the remote sensing perspective. *New Phytologist*, 187: 569-578.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15: 257-267.
- Augspurger, C. K. y S. E. Franson. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology*, 68: 27-42.
- Ashton, P.S., T.J. Givnish y S. Appanah. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*, 132: 44-66.
- Baraloto, C., P.M. Forget y D.E. Goldberg. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93: 1156-1166
- Baskin, J.M., C.C., Baskin y X., Li. 2000. Taxonomy, ecology, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*, 15: 139-152.
- Baskin, C.C. y Baskin. J.M. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Lexington, KY: Academic.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 2003. Classification, biogeography, and phylogenetic relationships of seed dormancy. Smith, RD; Dickie, JB; Linnington, SH, 517-544.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14: 1-16.
- Batalha, M.A. y F.B. Martins, 2004. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park. *Australian Journal of Botany*, 52: 149-161.
- Bawa, K.S., H. Kang y M. H. Grayum. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90: 877-887.
- Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative view. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Benard, R.B. y C.A. Toft. 2007. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 168: 1027-33.

- Bessho, K. y Y. Iwasa. 2012. Variability in the evolutionarily stable seasonal timing of germination and maturation of annuals and the mode of competition. *Journal of Theoretical Biology*, 304: 66-80.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 9: 1055-1066.
- Bolmgren, K., O. Eriksson y H.P. Linder. 2003. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, 57: 2001-2011.
- Bolmgren, K. y P.D. Cowan. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 117: 424-429.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85: 79-79.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15: 81-89.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75: 1437-1449.
- 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 forest. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 409-425.
- Boulay, R., F. Carro, R.C. Soriguer y X. Cerdá. 2007. Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 2515-2522.
- Boulter, S. L., R. L. Kitching, y B. G. Howlett. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology*, 94: 369-382.
- Bu, H.Y., X.L. Chen, Y.F. Wang, X.L. Xu, K. Liu y G.Z. Du. 2007. Germination time, other plant traits and phylogeny in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet plateau. *Community Ecology*, 8: 221-227.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.

- Bullock, S.H. 1995. Plant reproduction in Neotropical dry forest. In *Seasonally Dry Tropical Forests*, S., Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Burns, K.C. 2002. Seed dispersal facilitation and geographic consistency in bird–fruit abundance patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 253-259.
- Calle, Z., B.O. Schlumpberger, L. Piedrahita, A. Leftin, S.A. Hammer, A. Tye y R. Borchert. 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees*, 24: 865-877.
- Cara-Donna , P. J., and D. W. Inouye. 2015. Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community *Ecology* 92: 355–361.
- Chapman, C.A., R.W. Wrangham, L.J. Chapman, D.K. Kennard y A.E. Zanne. 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 189-211.
- Cleland, E.E., I. Chuine, A. Menzel, H.A. Mooney y M.D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 357-365.
- Crawley, M.J. y C.R. Long, 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology*, 83: 683-696.
- Cortés-Flores, J. 2010. Fenología Reproductiva y Síndromes de Polinización de la Flora de un bosque templado de Michoacán, México. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 72 pp
- Cortés-Flores, J., G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque neotropical. *Interciencia*, 36: 608-613.
- Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 289: 445-454.
- Curran, L.M. y C.O. Webb. 2000. Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruited Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs*, 70: 129-148.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60: 147-170.
- Davis, C. C., C. G. Willis, R. B. Primack, and A. J. Miller-Rushing. 2010. The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change.

- Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences, 365: 3201-3213.
- Davies, T.J., E.M. Wolkovich, J.B., N. Kraft, N. Salamin, J.M. Allen, T.R. Ault, J.L. Betancourt, K. Bolmgren, E.E. Cleland, B.I. Cook, T.M. Crimmins, S.J. Mazer, G. J. McCabe, S. Pau, J. Regetz, M.D. Schwartz y S.E. Travers. 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, 101:1520-1530.
- Daws, M.I., D.F.R.P. Burslem, L.M. Crabtree, P. Kirkman, C.E. Mullins, J.W. Dalling. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16: 258-267.
- Diez, J.M., I. Ibáñez, A.J. Miller-Rushing, S.J. Mazer, T.M. Crimmins, M.A. Crimmins y D.W. Inouye. 2012. Forecasting phenology: from species variability to community patterns. *Ecology Letters*, 15: 545-553.
- Donohue, K. 2002. Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology* 83:1006-16.
- Donohue, K., R. Rubio de Casas, L. Burghardt, K. Kovach y C. Willis. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 41: 293-319.
- Du, Y., X. Mi, X. Liu, L. Chen, y K. Ma. 2009. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecology and Management*, 258: 1147-1152.
- Elzinga, J.A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A.E. Weis, y G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 432-439.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in plant ecology. Evolution and Systematics*, 1: 78-91.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of the seeds*. Cambridge University Press, 260 p.
- Figuroa, J.A. 2003. Seed germination in a temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology*, 166: 227-240.
- Finch-Savage, W.E. y G. Leubner-Metzger. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523.

- Forrest, J., D.W. Inouye y J.D. Thomson. 2010. Flowering phenology in subalpine meadows: does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecology*, 91: 431-440.
- 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.
- Frankie, G. W., W. A. Haber, S. B. Vinson, K. S. Bawa, P. S. Ronchi y N. Zamora. 2004. Flowering phenology and pollination systems diversity in the seasonal dry forest. In G. W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson [eds.], *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest*, 17-29. University of California Press.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Garwood, N. C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In M.D., Swaine (ed.), *the ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere series, vol. 17. UNESCO, Paris and Parthenon, Paris, France.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, 94: 295-304.
- González-Astorga, J., J., Núñez-Farfán. 2000. Variable demography in relation to germination time in *Tagetes micantha* Cav. (Asteraceae). *Plant Ecology*, 151: 253-259.
- Grime, J.P., G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman y S.R. Band. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology*, 69: 1017-1059.
- Griz, L.M.S. y 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.
- Gross, C.L., D.A. Mackay y M.A. Whalen. 2000. Aggregated flowering phenologies among three sympatric legumes: the degree of non-randomness and the effect of overlap on fruit set. *Plant Ecology*, 148: 13-21.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. London, Academic Press.
- Heide, O.M. y A.K. Prestrud. 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiology*, 25: 109-114.

- Herrera, C. M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, 73:1832-1842.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*, 185-208.
- Hladik, A. y S. Miquel. 1990. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In K. S. Bawa and M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*, 261-282. *Man and the Biosphere series*, vol. 7. UNESCO, Paris and Parthenon, Paris, France.
- Hilhorst, H.W.M. 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Search Science*, 5: 61-73.
- Holbrook, N.M., J.L. Whitbeck y H.A. Mooney. 1995. Drought responses of Neotropical dry forest trees. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Howe, P.H. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-28.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of World plant formations from simple climatic data. *Science*, 105: 367-368.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotropica*, 23: 242-254.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, y K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88: 1801-1812.
- Inouye, D.W. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89: 353-362.
- Ingvarsson, P.K. y S. Lundberg. 1995. Pollinator functional response and plant population dynamics: pollinators as a limiting resource. *Evolutionary Ecology*, 9: 421-428.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.

- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27.
- Jara-Guerrero, A., M. De la Cruz y M. Méndez. 2011. Seed dispersal spectrum of woody species in south Ecuadorian dry forests: environmental correlates and the effect of considering species abundance. *Biotropica*, 43: 722-730.
- Jones, R.H., B.P Allen y R.R. Sharitz. 1997. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages? A test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany*, 84: 1714-1718.
- Johnson, S. D. 1993. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *Journal of Ecology*, 81: 567-572.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist*, 145, 163-191.
- Justiniano, M.J. y T.S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32: 276-281.
- Keeley, J.E. y W.J. Bond. 1997. Convergent seed germination in South African fynbos and Californian chaparral. *Plant Ecology*, 133: 153-167.
- Kelly, D. y V.L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447.
- Khurana, E. y J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, 28: 39-52.
- Kitajima, K. y D. Tilman. 1996. Seed banks and seedling establishment in an experimental nitrogen gradient. *Oikos*, 76: 381-391.
- Kitajima, K. 2007. Seed and seedling ecology. In: F. Pugnaire y F. Valladares (eds.) *Handbook of Functional Plant Ecology*, 2nd Ed. Marcel Dekker, NY.
- Kos, M. y P. Poschlod. 2007. Seeds use temperature cues to ensure germination under nurse-plant shade in xeric Kalahari savannah. *Annals of Botany*, 99: 667-675.
- Kos, M y P. Poschlod. 2010. Why wait? Trait and habitat correlates of variation in germination speed among Kalahari annuals. *Oecologia*, 162: 549-559.
- Kramer, K., I. Leinonen y D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and

- Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, 44: 67-75.
- Kremen, C., N.M. Williams, M.A. Aizen, B. Gemmill-Herren, G. LeBuhn, R. Minckley y T.H. Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314.
- Leishman, M.R., I. Wright, A. Moles, M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In M. Fenner [ed.], *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 31-57. CAB International, Wallingford, UK.
- Lessard-Therrien, M., T.J. Davies y K. Bolmgren. 2013. A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic. *International Journal of Biometeorology*, 58: 455-62.
- Levin, D.A. y W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*, 104: 455-467.
- Li, B.L. y M.E. Foley. 1997. Genetic and molecular control of seed dormancy. *Trends in Plant Science*, 2: 384-389.
- Lieberman, D. y M., Li. 1992. Seedling recruitment patterns in tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation. Science*, 3: 375-382.
- Lobo, J.A., M. Quesada, K. E. Stoner, E.J Fuchs, Y Herrerías-Diego, J. Rojas y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90: 1054-1063.
- Marco, D.E. y S.A. Páez. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 52: 1-16.
- Mazer, S., S.E. Travers, B.I. Cook, T.J. Davies, K. Bolmgren, N.J.B. Kraft, N. Salamin y D.W. Inouye. 2013. Flowering date of taxonomic families predicts phenological sensitivity to temperature: implications for forecasting the effects of climate change on unstudied taxa. *American Journal of Botany*, 100: 1381-97.
- Miller, T.E. 1987. Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia*, 72: 272-278.
- Miller-Rushing, A.J. y R.B. Primack. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology*, 89: 332-341.
- Moles, A.T., D.D. Ackerly, C.O. Webb, J.C. Tweddle, J.B. Dickie y M. Westoby. 2005. A brief history of seed size. *Science*, 307: 576-580.

- Molau, U., U. Nordenhäll y B. Eriksen. 2005. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany*, 92: 422-431.
- Moreira, F.M.S. y F.W. Moreira. 1996. Características da germinação de sementes de 64 espécies de leguminosas florestais nativas da Amazônia em condições de viveiro. *Acta Amazônica*, 26: 3-15.
- Morellato, L.P.C., D.C. Talora, A. Takahasi, C.C. Bencke, E.C. Romera y V.B. Zipparro. 2000. Phenology of Atlantic rainforest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32: 811-823.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos*, 22: 398-402.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.
- Norden, N., M.I. Daws, C. Antoine, M.A. Gonzalez, N.C. Garwood y J. Chave. 2008. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23: 203-210.
- Ollerton, J. y A.J. Lack. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology & Evolution*, 7: 274-276.
- Ollerton, J. y A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 139: 35-47.
- 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*, 231-236.
- Opler, P. A., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 68: 167-188.
- Paz, H. y M. Martínez-Ramos. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 84: 439-450.
- Pau, S., E.M. Wolkovich, B.I. Cook, T.J. Davies, N.J.B. Kraft, K. Bolmgren, J.L. Betancourt y E.E. Cleland. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, 17: 3633-3643.

- Piovesan, G. y J. M. Adams. 2005. The evolutionary ecology of masting: does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests? *Ecological Research*, 20: 739-743.
- Post, E.S. y D.W. Inouye. 2008. Phenology: Response, driver, and integrator. *Ecology* 89: 319-320.
- Poulin, B., S.J. Wright, G. Lefebvre y O. Calderon. 1999. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 213-227.
- Primack, R. B. 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 409-430.
- Quesada, M., G.A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Anorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G.W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L.P.C. Morellato, J.S. Powers, F. S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago, G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas. *Forest Ecology and Management*, 258: 1014-1024.
- Rabinowitz, D., J.K. Rapp, V.L. Sork, B. Rathcke, G.A. Reese y J.C. Weaver. 1981. Phenological properties of wind-and insect-pollinated prairie plants. *Ecology*, 62: 49-56.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. *Pollination Biology*, 305-329.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179-214.
- Rathcke B. 1988. Flowering phenologies in a shrub community competition and constrains. *Journal of Ecology*, 76 975-994.
- Ray, G. J. y B. J. Brown. 1994. Seed ecology of woody species in a Caribbean dry forest. *Restoration Ecology*, 2: 156-163.
- Rees, M. 1994. Delayed Germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The American Naturalist*, 144: 43-64.
- Rees, M. 1996. Evolutionary Ecology of Seed Dormancy and Seed Size. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 351: 1299-1308.

- Reich, P.B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 72: 61-74.
- Rincón, E. y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function*, 7: 202-207.
- Rivera, G., S. Elliott, L.S. Caldas, G. Nicolossi, V.T. 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.
- Rocha, O.J., B. Vílchez y A.L. Araya. 2006. A mast fruiting episode of *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae) in the Osa Peninsula, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54: 1151-1155.
- Rohde, A. y R.P. Bhalerao. 2007. Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science*, 12: 217-223.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forest. *Population Ecology*, 43:77-86
- Schwartz, M.D., R. Ahas y A. Aasa. 2006. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 12: 343-351.
- Silva, I. A., D. M. da Silva, G. H. de Carvalho, and M. A. Batalha. 2011. Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of Forest Science*, 68: 1207-1215.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 235-250.
- Smith-Ramírez, C., J. J. Armesto y J. Figueroa. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest Myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology*, 136: 119-131.
- Sork, V.L., J. Bramble y O. Sexton. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, 74: 528-541.
- Spano, D., C. Cesaraccio, P. Duce y R.L. Snyder. 1999. Phenological stages of natural species and their use as climate indicators. *International Journal of Biometeorology*, 42: 124-133.
- Staggemeier, V. G., J. A. F., Diniz-Filho y L. P. C., Morellato. 2010. The shared influence of phenology and ecology on the reproductive patterns of Myrtaceae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*, 98: 1409-1421.

- Staggemeier, V.G. y L.P.C. Morellato. 2011. Reproductive phenology of coastal plain Atlantic forest vegetation: comparisons from seashore to foothills. *International Journal of Biometeorology*, 55: 843-854.
- Stevenson, P.R., M.C. Castellanos, A.I. Cortés y A. Link. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia, *Biotropica*, 40: 559-567.
- Stiles, F.G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1170-1178.
- Sun, I., Y.Y. Chen, S.P. Hubbell, S.J. Wright y N.S. Noor. 2007. Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. *Journal of Ecology*, 95: 818-827.
- Tooke, F. y N.H. Battey. 2010. Temperate flowering phenology. *Journal of Experimental Botany*, 61: 2853-2862.
- Turnbull, L.A., C. Paul-Victor, B. Schmid y D.W. Purves. 2008. Growth rates, seed size, and physiology: do small-seeded species really grow faster? *Ecology*, 89: 1352-1363.
- Tyler, G. 2001. Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. *Annals of Botany*, 87: 623-630.
- Vallejo-Marín, M., C.A. Domínguez y R. Dirzo. 2006. Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of Neotropical rain forest species. *American Journal of Botany* 93:369-376
- van Schaik, P. C., W. J. Terborgh y J. S. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 69-87.
- Venable, D.L. y J. S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131: 360-84.
- Vieira, D. L. M., V. de L. Vinícius, A. S. Cássio. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology Management* 256: 471-481.
- Visser, M.D., E. Jongejans, M. van Breugel, P.A. Zuidema, Y.Y. Chen, A. Rahman Kassim, y H. de Kroon. 2011. Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a

- demographic cost–benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*, 99: 1033-1044.
- Vleeshouwers, L.M., H.J. Bouwmeester y C.M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83: 1031-1037.
- Walters, M.B. y P. Reich. 2000. Seed size nitrogen supply and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 81:1887-1901.
- Wang, J.H., C.C. Baskin, X.L. Cui y G.Z. Du. 2009. Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semi-arid zone species from northwest China. *Evolutionary ecology*, 23: 827-846.
- Wang, B.C., y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 379-386.
- Washitani, I. y M. Masuda. 1990. A Comparative study of the germination characteristics of seeds from moist tall grassland. *Functional Ecology*, 4: 543-557.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156: 145-155.
- Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*, 44: 465-477.
- White, L.M., 1995. Predicting flowering of 130 plants at eight locations with temperature and day length. *Journal of Range Management* 48, 108-114.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts*, 44: 767-79
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. En: Gauriguata M.R. y Kattan G.H. Eds. *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*, pp. 407-431, Costa Rica.
- Willson, M. y A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal, in: Fernner, M. (Ed.), *The ecology of regeneration in plant communities*, second ed. CAB International, UK, pp. 85-110.
- Wright, S.J. y C. van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, 143: 192-199.
- Wright, S.J. y O. Calderon. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, 83: 937-948.

- Xu, J., W. Li, C. Zhang, W. Liu y G. Du. 2014. Variation in seed germination of 134 common species on the Eastern Tibetan plateau: phylogenetic, life history and environmental correlates. *Plos one*, 9: e98601.
- Yang, X., J.M. Baskin, C.C. Baskin y Z. Huang. 2012. More than just a coating: ecological importance, taxonomic occurrence and phylogenetic relationships of seed coat mucilage. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 434-442.
- Zanne, A. E., C. A., Chapman y K. Kitajima. 2004. Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. *American Journal of Botany*, 92: 972-978.
- Zimmerman, J.K., S.J. Wright, O. Calderón, M.A. Pagan y S. Paton. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 231-251.

CAPÍTULO II

ÁREA DE ESTUDIO

Localización

El trabajo de campo fue llevado a cabo en Churumuco, Michoacán, México (18°38'-18°44' N y 101°38'-101°41' O; 300 m s.n.m.). Este municipio limita al norte con La Huacana, al noroeste con Turicato, al sur con el Estado de Guerrero, al suroeste con Huetamo y al oeste con Arteaga. Esta región pertenece a la provincia florística Depresión del Balsas que es una de las provincias florísticas con mayor diversidad y endemismo de México (Rodríguez-Jiménez *et al.*, 2005).

Geología

Este sitio presenta una topografía compleja con un gradiente de altitud de entre 490 y 1,200 m s.n.m. Su relieve lo constituyen las estribaciones meridionales del sistema volcánico transversal, la depresión del Balsas y la sierra de Churumuco. En la zona se encuentran los cerros: Cochitiro, Tzicuindio, Curipan, Piedras Blancas y el Pelón. Los suelos en el sitio de estudio datan de los periodos mesozoico, cretácico inferior y superior y predominan los de tipo Luvisol, Regosol y Feozem (Durán y Sevilla, 2004).

Hidrografía y clima

La hidrografía de esta área la constituyen los ríos, Balsas, Poturo, Palma, Huaro, Salitre, Angamio y la presa de Infiernillo. De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (2004), el clima del área de estudio es seco cálido con régimen de lluvias de verano, isotermal e intertropical (BS0(h')w(w)(i)g). La precipitación total anual es de 564 mm con una marcada estacionalidad (83 % de la lluvia ocurre entre junio y septiembre) que da lugar a una larga temporada seca. La temperatura media anual es de 29.4°C y oscila a lo largo del año entre 23 y 36°C (Fig. 1).

Vegetación

La vegetación está constituida principalmente por bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). Las especies arbóreas, en su mayoría, son deciduas durante la estación seca del año

y entre las más frecuentes se encuentran *Acacia picachensis*, *Bursera sarukhanii*, *Bursera infernidialis*, *Caesalpinia eriostachys*, *Gossypium lobatum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Heteroflorum sclerocarpum* y *Lonchocarpus huetamoensis*. Otros componentes estructurales importantes en este bosque son los arbustos (e.g. *Lantana hirta*, *Pouzolzia guatemalana*, *Randia thurberi*, *Zapoteca formosa*) y las lianas (e.g. *Combretum fruticosum*, *Galactia acapulcensis*, *Ipomoea robinsonii*, *I. suaveolens*). Finalmente, durante la temporada de lluvias se observa la presencia de un alto número de especies herbáceas (e.g. *Euphorbia gramínea*, *Salvia uruapana*, *Tagetes erecta*, *Viguiera michoacana*, *Zinnia flavicoma*).

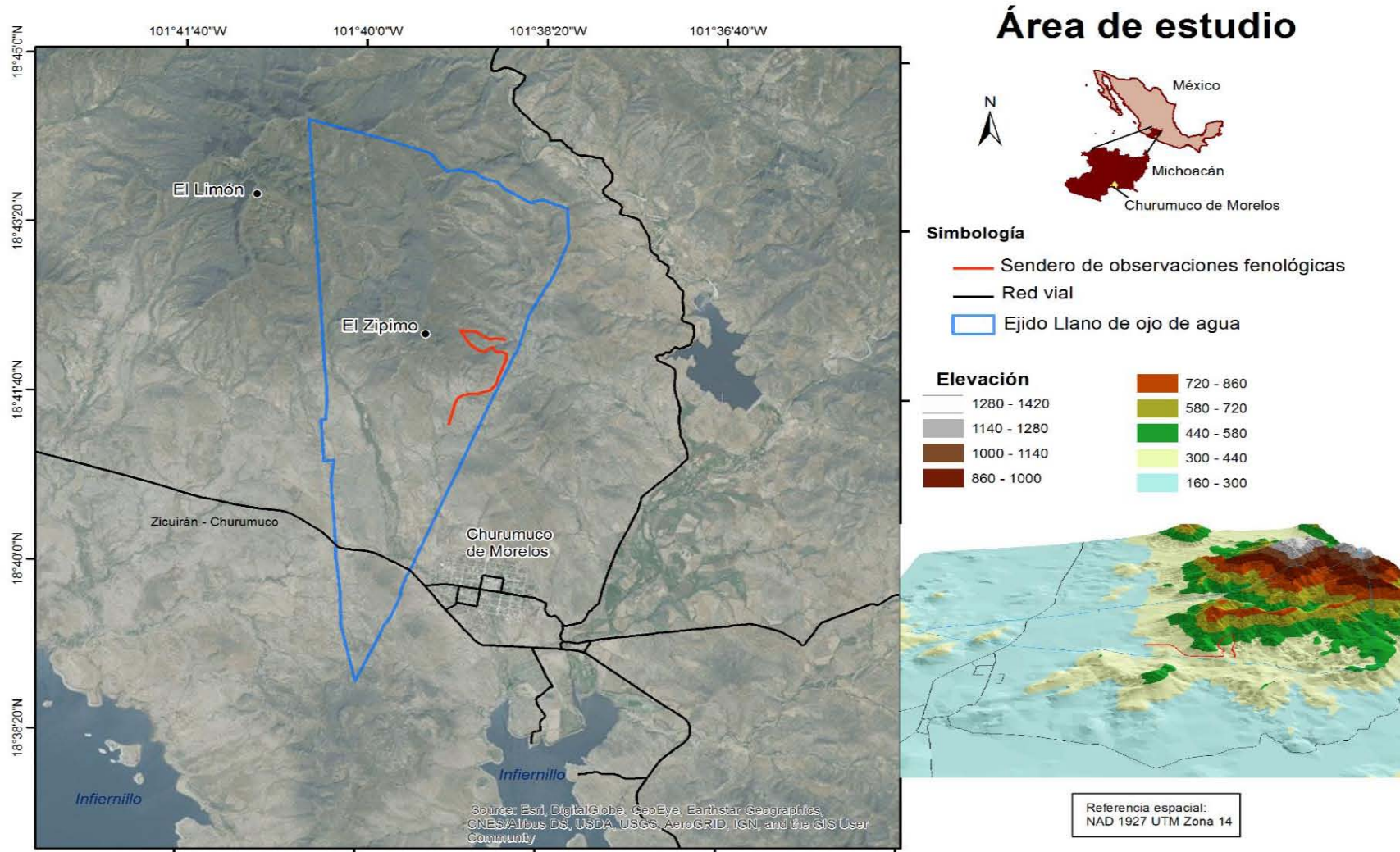


Fig. 1. Mapa del área de estudio, se muestra el sendero de observación fenológica (línea roja) y el polígono del ejido Llano de ojo de agua (línea azul), ubicado en Churumuco, Michoacán México.

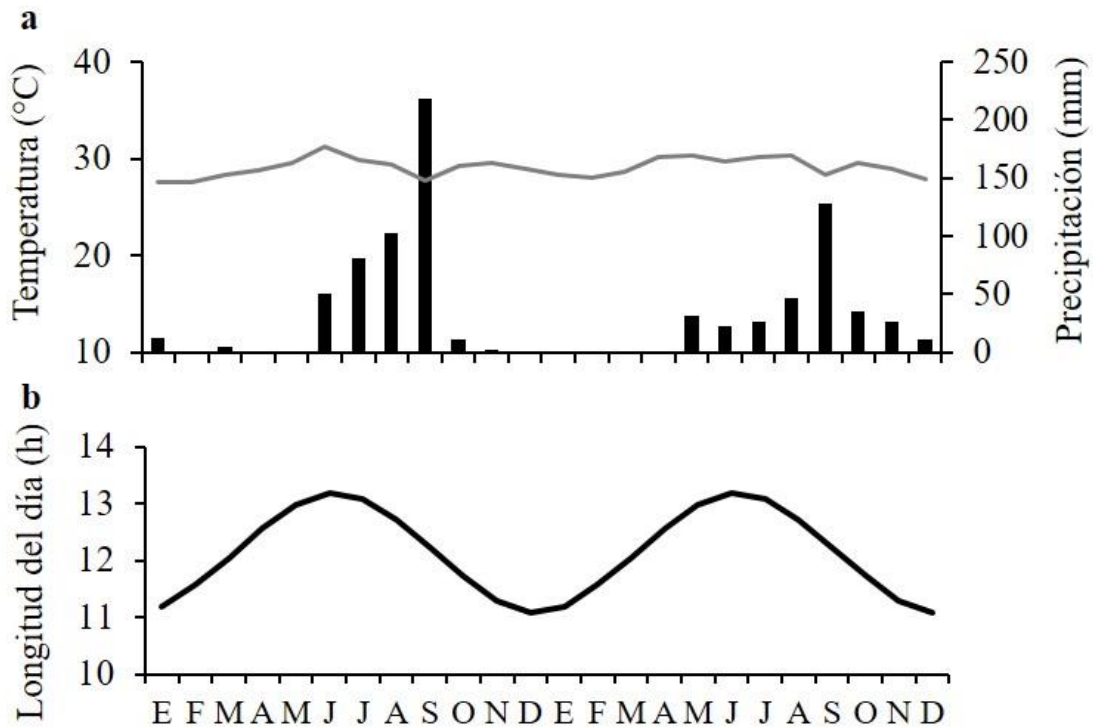


Fig. 2. (a) Datos mensuales de precipitación y temperatura durante dos años (2013-2014), obtenidos de la estación meteorológica de Infiernillo, Michoacán, México. (b) Longitud del día en el área estudio (latitud 19°).

Literatura citada

- Durán, C. V. y P. F. Sevilla. 2004. Atlas Geográfico del Estado de Michoacán. Secretaría de educación en el Estado de Michoacán y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edit. EDDISA, México, 308 p.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 252 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rodríguez-Jiménez, C., R. Fernández-Nava, M. L. Arreguín-Sánchez y A. Rodríguez-Jiménez. 2005. Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20: 73-99.

CAPÍTULO III.

**FLOWERING PHENOLOGY, GROWTH FORMS AND POLLINATION
SYNDROMES IN A TROPICAL DRY FOREST SPECIES: INFLUENCE OF
PHYLOGENY AND ABIOTIC FACTORS**

Cortés-Flores Jorge, Hernández-Esquivel Karen Beatriz, González-Rodríguez Antonio and
Ibarra-Manríquez Guillermo¹. 2017. *American Journal of Botany*

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional
Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701. Col. Ex Hacienda de San José
de La Huerta, C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

Acknowledgments

The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for the formation received during the course of the doctoral studies. This study is part of the doctoral research of the first author and constitutes a requisite to obtain the Ph. D. degree. J. Cortés-Flores also thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship for graduate studies. This research was supported by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) of UNAM, as a part of the Project IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán). We acknowledge the valuable comments of the two reviewers, which help us to improve our manuscript. Finally, thank Ma. Guadalupe Cornejo-Tenorio for her help with the identification of the plant specimens, and to Atzimba López Maldonado, Alberto Valencia García and Heberto Ferreira Medina for their technical assistance.

PREMISE OF THE STUDY: Analyses of the influence of temporal variation in abiotic factors on flowering phenology of tropical dry forest species have not considered the possible response of species with different growth form and pollination syndrome, while controlling for phylogenetic relationships among species. Here, we investigated the relationship between flowering phenology, abiotic factors, and plant functional attributes, while controlling for phylogenetic relationship among species, in a dry forest community in Mexico.

METHODS: We characterized flowering phenology (time and duration) and pollination syndrome of 55 tree species, 49 herbs, 24 shrubs, 15 lianas and 11 vines. We tested the influence of pollination syndrome, growth form, and abiotic factors on flowering phenology using phylogenetic generalized least squares.

KEY RESULTS: We found a relationship between flowering duration and time. Growth form was related to flowering time, and pollination syndrome had a more significant relationship with flowering duration. Flowering time variation in the community was explained mainly by abiotic variables, without an important phylogenetic effect. Flowering time in lianas and trees was negatively and positively correlated with day-length, respectively.

CONCLUSIONS: Functional attributes, environmental cues and phylogeny interact with each other to shape the diversity of flowering patterns. Phenological differentiation among species groups revealed multiples strategies associated with growth form and pollination syndrome that can be important for understanding species coexistence in this highly diverse plant community.

Key words: Balsas River Basin; flowering duration; flowering time; phylogenetic signal.

The temporal distribution of flowering has an important influence on plant reproductive success (Munguía-Rosas et al., 2011). Therefore, strong selection favoring synchronization of flowering phenology with abiotic and biotic conditions that promote pollination and favor seed development can be expected (Elzinga et al., 2007; Kudo et al., 2008).

Flowering phenology at the community level is a spectrum of different plant responses arising from both exogenous (biotic and abiotic) and intrinsic (i.e. genetic and phylogenetic constraints) factors (Rathcke and Lacey, 1985; van Schaik et al., 1993). For example, flowering response to abiotic factors such as water availability, temperature, and day-length (Borchert et al., 2004; Imaizumi and Kay, 2006; Springate and Kover, 2014) is determined by physiological processes associated with hormone balance, water content in plant tissues or the amount of nonstructural carbohydrates (Wilczek et al., 2010).

In seasonally dry tropical forests water is a temporally limited resource, and this seasonal variation is one of the most important abiotic factors influencing plant phenology (van Schaik et al., 1993; Bullock, 1995). Despite the high cost of producing flowers during the dry season, various plant groups flower outside the rainy season and instead respond to other factors such as day-length (Borchert et al., 2004) and solar radiation (Zimmerman et al., 2007). Consequently, in these ecosystems it is possible to observe different flowering phenology patterns, which can be related to plant strategies to store water in stems and/or roots or to access water sources deep in the soil (Bullock, 1995, Borchert et al., 2004). One way to document the different phenological behaviors in a community is to compare species with contrasting strategies of resource acquisition as is the case for species that differ in growth form (Sarmiento and Monasterio, 1983; Frankie et al., 2004; Marques et al. 2004). However, so far, most of the existing information on flowering phenology in seasonally dry tropical forests is based on woody plants, mainly trees (Bullock and Solis-Magallanes, 1990; Singh and Kushwaha, 2006).

Pollination vector is another factor influenced by flowering time, constituting one of the most important interactions for plant reproductive success (van Schaik et al., 1993; Bolmgren et al., 2003; Elzinga et al., 2007). This mutualism may influence the evolution of flowering time through competition for pollinators, which can cause selection for asynchronous flowering (Mosquin, 1971; Bell et al., 2005), or facilitation where pollinator

service is improved by synchronous flowering (Rathcke and Lacey, 1985; van Schaik et al., 1993). Pollination systems have an important link with flowering period, because they determine the time available for pollination, which is important for both plant and pollinator. However, flowering duration has been examined less than flowering time and few studies have considered time and duration as additional traits for recognizing of pollination syndromes. For example, in seasonally dry tropical forests species pollinated by bees produce flowers during the dry season, while plants pollinated by moths flower during the rainy season (Janzen, 2004; Frankie et al., 2004), and the duration of flowering will be longer in species flowering during the humid season.

To understand the response of species to local abiotic conditions in seasonally dry forests, it is important to consider both growth form and pollination syndrome. However, another important factor influencing flowering phenology is the evolutionary history of species (Davis et al., 2010). Previous studies have shown a phylogenetic signal in flowering patterns (Bolmgren and Cowan, 2008; Staggemeier et al., 2010; Davies et al., 2013; Lessard-Therrien et al., 2013; Du et al., 2015). However, in seasonally dry tropical forests, this subject has been scarcely explored, but see Silva et al. (2011).

This study was undertaken in a seasonally dry tropical forest in the floristic province of the Balsas River Basin, one of the most important in Mexico for its high diversity and proportion of endemism, making it a priority conservation region at a global scale (Olson and Dinerstein, 2002). One notable aspect of this tropical dry forest is the low annual precipitation (around 600 mm) and the long dry season (eight-nine months). Although water availability is a limited resource in this type of forest at the worldwide scale, it is interesting to note that only a small fraction of tree species blooms (10–37 %) during the rainy season (Kushwaha et al., 2011). This pattern suggests a diversity of strategies. Therefore, documenting the different flowering responses considering plant traits as well as environmental factors (e.g. precipitation or day-length) will be important for understanding the strategies of different species to survive and coexist in these resource-limited environments. Here, we considered two traits that are potentially related with flowering phenology, growth form and pollination syndrome, while simultaneously accounting for the influence of phylogenetic relationships among species. First, we described the flowering

phenology of species in a tropical dry forest according to their growth form and pollination syndrome, and second we addressed the following questions: (1) Is there a relationship of growth form and pollination syndrome with flowering time and duration? and (2) Is there an influence of precipitation, day-length and temperature on the flowering time and duration?

MATERIALS AND METHODS

Study site—The study site is located in Churumuco, Michoacán, Mexico (18°38'-18°44' N and 101°38'-101°41' O), which is part of the floristic province of the Balsas Depression. This site has a complex topography with altitude varying from 490 to 1,200 m a.s.l. Climate is dry and warm with a summer rain regime. Temperature oscillates between 23 and 36°C, with a mean annual temperature of 29.4°C. Total annual precipitation is 564 mm with most rainfall concentrated between July and September (Appendix 1). In this forest, trees are deciduous during the dry season and are on average 6.3 m in height. The most frequent tree species are *Acacia picachensis*, *Amphipterygium adstringens*, *Apoplanesia paniculata*, *Backebergia militaris*, *Bursera sarukhanii*, *B. infernidialis*, *Caesalpinia eriostachys*, *Gossypium lobatum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Heteroflorum sclerocarpum*, *Lonchocarpus huetamoensis*, *Opuntia bensonii*, *Randia thurberi* and *Stenocereus quevedonis*.

Flowering phenology records—For 154 plant species (55 trees, 49 herbs, 24 shrubs, 15 lianas and 11 vines) a monthly record of the presence of flower buds and flowers in anthesis (i.e. those in which reproductive structures such as stamens and/or pistils were visible) was undertaken during two years (January 2013 to December 2014). In the case of woody plants (trees, shrubs and lianas) we followed 5-20 permanently labeled individuals per species along a 6 km long and 15 m wide trail, which is found between 500 and 650 m a.s.l. Due to the clonal growth of several of the herbaceous species (herbs and vines), their flowering phenology was recorded in ten different points along the trail.

Pollination syndromes—From field observations, flower morphology and specialized literature, we distinguished 10 pollination syndromes: bats, beetles, birds, diurnal butterflies, flies, large bees, moths, small bees, small insects and wind (Endress, 1994). Bee

pollination syndrome was divided into two categories (large and small), according to Frankie et al. (2004). Pollination by bees larger than 1.2 cm in length (e.g. *Apis mellifera*, euglossines and xylocopas) was associated with large flowers, with bright colors and frequently with a bilateral symmetry, while pollination by bees less than 1.2 cm in length (anthophorids, halictids, meliponines and megachilids) was associated with small flowers, creamy colors, radial symmetry, and grouped in inflorescences. The small insect syndrome included species with flowers < 1 cm in diameter with green or pale yellow colors, and potentially pollinated by different insect groups such as bees, wasps, flies and/or beetles (Bawa et al., 1985).

Phenological data analyses—The temporal distribution of flower buds and flowers in anthesis for species grouped according to growth form and pollination syndrome was examined using circular statistics. For this, we calculated the mean angle ($\bar{\alpha}$), indicating the date in which the flowering of a species occurs. To calculate $\bar{\alpha}$, months were converted into angles (e. g. January corresponds to 0°, February to 30° and December to 330°; Morellato et al., (2010) and statistical significance of $\bar{\alpha}$ was determined using Rayleigh's test (z). A nonsignificant value of $\bar{\alpha}$ indicates that flowers are found throughout the year. In addition, we determined the vector r , which indicates the concentration of data around the mean angle as a *proxi* for synchrony. This vector is an inverse measure of circular variance and varies between 0 (when the event is uniformly distributed throughout the year) to 1 when the event is concentrated in a specific time period. Flowering duration indicates the number of months in which one species was observed in anthesis, which was determined by averaging the number of months of flowering for each individual in every species.

For subsequent analysis, flowering dates (anthesis) were transformed from a circular to a linear scale, following the method of Staggemeier et al. (2010). From flowering $\bar{\alpha}$, we constructed a matrix of phenological similitude using Euclidean distances. Through an eigenfunction analysis we obtained the ordination vectors derived from this matrix using the *eigen* function in R. The eigenvalues of the first eigenvector was associated with 74 % of phenological variation; therefore, it was used as the phenological vector. To evaluate the equivalence between the phenological vector and the original data from $\bar{\alpha}$, a second similitude matrix was constructed from the phenological vector. The correlation between

the two matrices was determined with a Mantel test using the ‘ade4’ (Dray and Dufor, 2007) package in R. The association between the two matrices was 73 % ($P < 0.001$); therefore, the phenological vector was considered an accurate representation of flowering time.

Phylogenetic reconstruction—First, the frequency of pollination syndromes and their association with growth forms were compared using a log-linear model (Crawley, 2012). To consider the effect of phylogenetic relationships on the phenological patterns of the species, we constructed a phylogenetic tree for the 154 species, using the Phylomatic software (Webb et al., 2008), based on an Angiosperm supertree (APG III, 2009). Using the ‘bladj’ algorithm in Phylocom, node age and branch length in millions of years were assigned to the phylogeny. Divergence times were based on estimations for the major clades of angiosperms from Bell et al. (2010). The ‘bladj’ algorithm fixes the root node and other nodes based on the ages provided and, evenly places nodes that lack information in between those with known ages to produce a pseudo-chronogram (Webb et al., 2008). The resulting phylogenetic tree is shown in Appendix 2. The reconstruction method often leaves many polytomies at the genus level unresolved, but phylogenetic information is still scarce for species at the study region. However, this method has been used in different studies (e. g. Silva et al. 2011; Davies et al. 2013; Du et al. 2015) and is an important tool in the absence of more detailed phylogenetic information.

Influence of growth form and pollination syndrome on flowering time and duration—To account for the effect of shared evolutionary history, we used a phylogenetic generalized least squares model (PGLS) with the λ parameter estimated using maximum likelihood as a measure of phylogenetic signal. This analysis was performed with the ‘caper’ package (Orme et al. 2012) in R (Appendix S1, see the online Supplementary data tab with this article). Specifically, using the PGLS model we determined the correlation between flowering time and duration. Also, to visualize differences in flowering duration associated with flowering time, we compared flowering duration in the four seasons of the year. Finally, we evaluated the relationship between flowering time, duration (response variables) and growth form and pollination syndrome (predictor variables). Due to the low

number of vine species and their phenological similarity with the herbaceous species, we grouped both growth forms for this and subsequent analysis.

Influence of environmental factors on flowering time and duration —Monthly precipitation and temperature data were obtained from the nearest meteorological station to the study site (Appendix 1). Day-length data were obtained from the Applications Department of the U.S. Naval Observatory (<http://www.usno.navy.mil>). The effect of the abiotic environment on the phenological response of the species was evaluated in two ways. First, following Staggemeier et al. (2010), we represented the environmental gradient occupied by the species during their flowering stage. Environmental eigenvectors were calculated constructing two matrices; first species were placed in columns and the 24 months of observation in rows. Each cell was filled with the number of flowering individuals per species. The second matrix was constructed with environmental variables in columns and months in rows, and cells were filled with total monthly data of precipitation and mean monthly day-length and temperature. From these two matrices, we ran a canonical correspondence analysis with the ‘vegan’ package in R (Appendix S2, see the online Supplementary data tab with this article). The first two ordination axes were significant (cca1 $F = 4.40$, $P = 0.001$; cca2 $F = 3.64$, $P = 0.001$) and, therefore, used as predictor environmental variables. Then a PGLS was used to evaluate the influence of environmental vectors on flowering time (phenological vector) and duration, while taking the phylogeny into account.

For the second analysis, we explored the influence of day-length, rainfall and temperature on the temporal distribution of flowering species at the whole-community level and for groups of species according to their growth form and pollination syndrome without considering phylogenetic effects. In this analysis, a generalized linear mixed model was used, with flowering time as predicted by rainfall and day-length (fixed factors) and month (random factor). Because temperature was highly correlated with day-length ($r = 0.69$), for the analysis only the last variable was used since it explained a higher amount of variation. To evaluate the models, both the marginal and the conditional R^2 were calculated. The first one describes the proportion of variance explained by the fixed factors alone, while the second describes the proportion of variance explained by both the fixed and random factors.

The choice of fixed and random effects was done considering the AIC (Akaike information criterion) value of alternative models. Final models were analyzed using the restricted maximum likelihood estimator (REML), with the ‘lme 4’ package in R.

RESULTS

Flowering time and pollination syndromes—All analyzed species in this tropical dry forest showed seasonal production of flower buds and flowers. At the community level, a significant concentration of flower buds and flowers in anthesis was observed during the rainy season in September (Fig. 1, Table 1). When species were grouped according to growth form, the \bar{a} of flowering was significant, indicating seasonal behaviors. This phenophase occurred during March (dry season) in tree species, in comparison to herbs (September), vines (September) and lianas (October). Shrubs showed a uniform pattern throughout the year (Table 1).

According to the log-linear model, at the community level there was a significant difference in the frequency of the different pollination syndromes ($\chi^2_6 = 98.65, P < 0.001$). The species with flower attributes related to pollination by large bees represented 46 % of the total, and adding the species pollinated by small bees, this percentage increased to 57 % (Fig. 2). Other frequent syndromes were pollination by small insects (14 %) and moths (9 %). Also, there was a significant association between pollination syndrome and growth form ($\chi^2_{17} = 67.4, P < 0.001$). However, in all growth forms other than lianas, pollination by bees was the most frequent syndrome. On the other hand, two pollination syndromes were found in a single growth form (Fig. 2); pollination by flies (in lianas) and bats (in trees).

Because of the high phenological similarity between the small-bee and the large-bee syndrome, in the Fig. 1 we pooled both as “pollination by bees”. The flowering occurred uniformly throughout the year in species pollinated by birds and small insects (Fig. 1, Table 3). However, for most pollination syndromes, flowering was significantly concentrated in the rainy season (August and September), with the exception of species pollinated by bats, which had flowers during the dry season (February and March, Table 3).

Influence of growth form and pollination syndrome on flowering time and duration—

Flowering duration of all species in the community was on average 1.74 months, ranging from 1 to 5 months (Table 2). A significant relationship between flowering duration and time was observed ($R^2 = 0.14$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.20$). Flowering duration differed among the four seasons of the year ($F_{3, 147} = 8.94$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.30$). Species that produced flowers during the winter had longer flowering periods than species that flowered in the other seasons ($P < 0.001$, in all cases).

Growth form was significantly related to flowering time ($F_{3, 147} = 10.52$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.30$). Specifically, flowering time in herbs occurred later than tree, shrubs ($P < 0.01$, in all cases), without differences in woody growth forms. We did not find a relationship between pollination syndrome and flowering time ($F_{6, 144} = 1.44$, $P = 0.19$, $\lambda = 0.16$).

Flowering duration differs according to the growth form ($F_{3, 147} = 4.11$, $P < 0.01$, $\lambda = 0.53$). Only tree species was significant related to more extended flowering periods ($P = 0.001$). Pollination syndrome was also significantly related to flowering duration ($F_{6, 144} = 6.55$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.00$). Flowering was longer in bat-pollinated species, in comparison to other pollination syndromes ($P < 0.01$), without differences in the other syndromes ($P > 0.05$, in all cases). In general, flowering duration increased from butterfly-pollinated species to small insect-pollinated, bee-pollinated and finally bat-pollinated species (Table 2).

Influence of environmental factors on flowering time and duration —At the community level, the effects of environmental vectors on the flowering time were significant ($R^2 = 0.79$, $\lambda = 0.01$, $P < 0.001$). In contrast, flowering duration was less related to environmental variation and showed a higher value of the phylogenetic signal ($R^2 = 0.15$, $\lambda = 0.34$, $P < 0.001$).

The role of environmental factors differed according to growth form (Table 4). Flowering time in tree species was negatively related to rainfall and positively related with day-length. In shrubs, no significant relationships were detected between the phenology of reproductive structures and environmental factors. In lianas, flowering was negatively correlated with day-length and varied throughout the months. In herbaceous species,

monthly variation had a highly significant effect on flowering phenology (Table 4). In contrast, when flowering of species were grouped by pollination syndrome, no significant effect of abiotic factors was identified. However, in all cases, the models including both fixed and random effects explained the highest proportion of variation in flowering phenology associated with pollination syndrome (Appendix 3).

DISCUSSION

Flowering phenology and pollination syndromes—At the community level, flowering was concentrated at the end of the rainy season, which is different from what has been documented in other seasonally dry tropical forests, where the flowering peak occurs at the beginning of the humid season (Bullock and Solis-Magallanes, 1990; Silva et al., 2011; Carvalho and Sartori, 2015). The flowering pattern observed in this community is congruent with the view that most plant species in seasonally dry tropical forests use water and available resources to maximize their vegetative growth during the dry season. In woody species, this behavior has also been interpreted as a competitive strategy, given the light limitation for the expansion of leaves and shoots during the rainy season (Janzen, 1967).

Entomophilous pollination, particularly by bees, is the most frequent syndrome observed in seasonally dry tropical forests, both in woody and herbaceous species, and there is a low frequency of anemophilous species (Bullock, 1995; Frankie et al., 2004; Quirino and Machado, 2014; Hilje et al., 2015). We also found this pattern in our results; despite the association between pollination syndrome and growth form, 86% of the species showed entomophilous pollination, and only 4% of the species were wind-pollinated. Also, pollination by bats and moths was more frequent in woody species (trees, shrubs and lianas), as has also been reported in previous studies (Frankie et al., 2004; Quirino and Machado, 2014).

Influence of growth form and pollination syndrome on flowering time and duration—

Even though the values of the phylogenetic signal were not high for most of the correlations, the evolutionary history of the species had an influence at different levels when we associated flowering phenology with other biological attributes. As in other

studies, we found a relationship between flowering time and duration (Bawa et al., 2003; CaraDonna and Inouye, 2015). However, in this community flowering had a longer duration in species that produce reproductive structures during the dry season (particularly during the winter) and not in species that flower during the rainy season (Bullock, 1995). Janzen (1967) suggested that species that maximize their vegetative growth during the rainy season can also store more resources and have more extended flowering periods.

We found an important relationship between growth form and flowering time. This observation is consistent with previous findings in other seasonal communities (Batalha and Martins, 2004; Stevenson et al., 2008). In our study, the phenology of herbaceous species (vines and herbs) was tightly linked with the humid season. This pattern may be related to the shallow root systems of many herbaceous species, which allow them to respond rapidly to changes in water availability (Sarmiento and Monasterio, 1983).

In general, in this forest it is possible to observe woody species (lianas, shrubs and trees) bearing flowers throughout the whole year. However, it is worth noting that the flowering peaks occurred at different times in these growth forms. As in other seasonally dry tropical forests, lianas showed a flowering peak at the beginning of the dry season (Morellato and Leitao-Filho, 1996). The phenological behavior of trees was consistent with the hypothesis suggested by Janzen (1967) that tree species in dry tropical forests should flower in the dry season because the wet season is the major period for vegetative growth for these species. Flowering phenology in shrubs was not seasonal and contrasted with shrubby species in other seasonally dry tropical forests, in which flowering is related to the wet season, indicating that many of those species respond to the first rains displaying their flowers (Opler et al., 1980; Frankie et al., 2004; de Vasconcelos et al., 2010). Woody species are capable of producing flowers during the driest time of the year, due to morphological adaptations such as water storing stems (e.g. *Bursera* spp., *Dieterlea fusiformis*, *Jatropha* spp.) or deep roots to access aquifers (e.g. *Caesalpinia* spp., *Combretum farinosum*, *Randia thurberi*).

Contrary to what has been reported for others tropical dry forest sites (Bullock, 1995; van Schaik et al., 1993; Frankie et al., 2004; Elzinga et al., 2007), flowering time was not related to pollination syndrome at the community level. This result arises from the

inclusion of different growth forms into the same pollination syndrome. Therefore, when controlling for the effect of growth form we found different phenological patterns associated with pollination syndromes (Appendix 4). Flowering during the dry season in tree species pollinated by bees, and a tendency to flower in the wet season for moth-pollinated liana species, were observations that were similar to previous records in other tropical dry forests (Janzen, 2004; Frankie et al., 2004). The staggered pattern of flowering in distinct pollination syndromes within woody species can be interpreted as a form of diffuse facilitation, since constant flower production can favor the maintenance of a community of pollinators throughout the year (Feinsinger, 1987).

Flowering duration differed among growth forms and phylogeny had an important effect on this correlation. Our results contrast with the tendency of a more extended flowering in understory species (Frankie et al. 2004; Rathcke and Lacey, 1985). We found an increase in flowering duration from herbs to trees and to lianas. This pattern results from the short flowering period of many herbaceous species, which depend on the immediate availability of water, while canopy species can maintain longer flowering periods due to their capacity to store water or to access underground sources of water (Seghieri et al. 1995).

Pollination syndrome had an effect on flowering duration. Particularly, we found that bat pollinated species had extended flowering compared to species with bee and insect syndromes. This pattern is similar to what has been found in woody species in other tropical dry forests (Heithaus et al., 1975; Bullock, 1995; Frankie et al., 2004). An extended duration of flowering may be advantageous for disseminating the risk of unpredictable peaks of visits from pollinators (Primack, 1985). Gentry (1974) stated that species with extended flowering durations commonly produce a few flowers a day over long periods (steady-state flowering). This pattern is consistent with our observations for bat pollinated species and has been documented in other tropical dry forests (Lobo et al., 2003; Quesada et al., 2003). In relation to the short flowering duration, we also documented highly synchronous flowering in herbs and vines. Simultaneous flowering in different species has been interpreted as a strategy to attract pollinators (van Schaik et al., 1993). In this case, it is possible that synchronous flowering facilitates the detection of flowers by pollinators.

During the rainy season, the high canopy cover and elevated foliage density can limit the visibility of flowers in the understory strata, and simultaneous flowering can attract pollinators such as bees and birds, which are known to respond to showy flower displays (Gentry, 1974).

Influence of environmental factors on flowering time and duration—The effect of phylogeny was not important in the correlation between flowering time and environmental factors. As in other communities where strong environmental seasonality occurs (e.g. alpine, cerrado, meadow communities), flowering time is explained mainly by environmental variation (Silva et al., 2011; Lessard-Therrien et al., 2013). Specifically, it has been proposed that flowering time is a plastic trait that responds to various environmental cues (Davis et al., 2010). Flowering duration was related to environmental variation to a lesser extent and, in this correlation, we found a stronger effect of phylogeny. This result might be explained by considering that flowering duration is affected by a suite of abiotic and biotic factors such as life history traits, pollination type, and seed development strategy (Primack 1985; Cara-Donna and Inouye, 2015).

Among tree species, 63 % bloomed in the months previous to the rainy season, coinciding with an increase in day-length (Table 4). Increased day-length can break the dormancy of flower buds and thus induce flowering episodes at the height of the dry season (Borchert and Rivera, 2001). This abiotic factor is an important trigger of flowering time in species that have the capacity to store water, especially in their trunks (e.g. Burseraceae, Cactaceae, Euphorbiaceae). The shrubs did not show a significant relation between flowering and rainfall. This result can be related to the staggered flowering behavior documented in the shrub species studied. Like other woody growth forms, shrubs can access subterranean water sources thanks to the length of their root systems (Sarmiento and Monasterio, 1983), and this characteristic confers some independence between water availability and reproductive activity (Bullock, 1995, Borchert et al., 2004; Seghieri et al., 2012). The flowering of lianas responded to declining of day-length. In these species flowering occurs after the cessation of shoot growth when day-length starts to decline (autumn flowering) (Borchert et al. 2004). This result is in contrast with previous findings

in other tropical dry forests, in which flowering of lianas reaches its maximum at the end of the dry season (Putz and Windsor, 1987, Morellato and Leitao-Filho, 1996).

In other seasonal communities, the phenology of herbaceous species is tightly linked with temporal variation in precipitation (Bullock, 1995; Batalha and Martins, 2004; Joshi and Janarthanam, 2004). In our study site, three flowering behaviors in herbaceous species occurred during the rainy season. A group of perennial, fast-growing species (5), with water storing roots, presented flowers at the beginning of the rainy season (e.g. Amaryllidaceae, Nyctaginaceae). A second group of perennial herbs (25 spp.) that grew during the first months of rain produced flowers in the middle and towards the end of this season (e.g. Acanthaceae, Fabaceae, Nyctaginaceae). Finally, a third group composed of annual and perennial species (27) that germinate after the first rains, grow and produce flowers at the end of the rainy season and at the beginning of the dry season (e.g. Asteraceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Poaceae).

Our results reveal a complex relationship between strategies of resource use and growth forms, and the environmental signals related to a particular set of floral traits (e.g. tree species and bat syndrome). For instance, species with floral traits associated with moths are mainly lianas and respond to an increase in precipitation and a decrease in day-length, but their flowering also coincides with an increase in moth abundance in the tropical dry forest (Frankie et al., 2004). Species with bat syndrome are arboreal species (mainly Bombacaceae and Cactaceae) that respond to day-length increase during the dry season, but also this phenological behavior matches the presence of their pollinators. The coincident occurrence of flowering in bird, small bee and wind syndromes during the humid season is highly related to the phenology of herbaceous species. This pattern reveals a strong pressure linked with availability of water. Thus, seasonal variation in rainfall apparently may be not only the proximate, but also the ultimate cause of flowering in these species groups.

The phylogenetic influence was more relevant in the correlations of biotic attributes with flowering duration and the abiotic factors were more important in the flowering time variation. Taking into account the phylogenetic non-independence of species, our results demonstrated that flowering time is linked with strategies of resource use associated with

growth forms. Likewise, an important relationship was found between pollination syndromes and flowering duration. Therefore, functional attributes, environment variables and phylogenetic relationships interact with each other to shape the diversity of flowering patterns. However, our study represents a short period of time, and it is uncertain whether our results would differ in a longer time series. Consequently, long-term studies are necessary to include other phases of the reproductive cycle such as fruiting and seed germination, analyzed from the functional and phylogenetic perspectives.

LITERATURE CITED

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- BATALHA, M.A., AND F. B. MARTINS. 2004. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park. *Australian Journal of Botany* 52: 149–161.
- BAWA, K. S., S. H. BOLOCK, D. H. PERRY, R. E. COVILLE, AND M. H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346–356.
- BAWA, K. S., H. KANG, AND M. H. GRAYUM. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 877–887.
- BELL, J. M., J. D. KARRON, AND MITCHELL, R. J. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* 86: 762–771.
- BELL, C. D., D. E. SOLTIS, AND SOLTIS, P. S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American journal of botany* 97: 1296–1303.
- BOLMGREN, K., O. ERIKSSON, AND H.P. LINDER. 2003. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution* 57: 2001–2011.

- BOLMGREN, K., AND P. D. COWAN. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117: 424–429.
- BORCHERT, R., AND 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, AND L. PORTER-BOLLAND. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409–425.
- BULLOCK, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In S. H., Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina [eds.], 277–303. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.
- BULLOCK, S. AND A. SOLIS-MAGALLANES. 1990. Phenology of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22: 22–35.
- CARA-DONNA, P. J., AND D. W. INOUE. 2015. Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community *Ecology* 92: 355–361.
- CARVALHO, F. S., AND A. L. B. SARTORI. 2015. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. *Journal of Vegetation Science* 26: 302–311.
- CRAWLEY, M. J. 2012. *The R book*. John Wiley & Sons.
- DAVIS, C. C., C. G. WILLIS, R. B. PRIMACK, AND A. J. MILLER-RUSHING. 2010. The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences* 365: 3201–3213.
- DAVIES, T.J., E. M. WOLKOVICH, J. B., N. KRAFT, N. SALAMIN, J. M. ALLEN, T. R. AULT, J. L. BETANCOURT, K. BOLMGREN, E. E. CLELAND, B. I. COOK, T. M. CRIMMINS, S. J. MAZER, G. J. MCCABE, S. PAU, J. REGETZ, M. D. SCHWARTZ, AND S. E. TRAVERS. 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology* 101: 1520–1530.

- DE VASCONCELOS, S. F., F. S. DE ARAÚJO, AND A. V. LOPES. 2010. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. *Biodiversity and Conservation* 19: 2263–2289.
- DRAY, S. AND A. B. DUFOUR. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20.
- DU, Y., L. MAO, S. A. QUEENBOROUGH, R. P. FRECKLETON, B. CHEN, AND K. MA. 2015. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecology and Biogeography* 24: 928–938
- ELZINGA, J. A., A. ATLAN, A. BIÈRE, L. GIGORD, A. E. WEIS, AND G. BERNASCONI. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 432–439.
- ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FEINSINGER, P. 1987. Effects of plants species on each other's pollination: is community structure influenced? *TREE* 2: 123–126.
- FRANKIE, G. W., W. A. HABER, S. B. VINSON, K. S. BAWA, P. S. RONCHI, AND N. ZAMORA. 2004. Flowering phenology and pollination systems diversity in the seasonal dry forest. In G. W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson [eds.], *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest*, 17–29. University of California Press.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 881–919.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING, AND P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841–854.
- HILJE, B., J. CALVO-ALVARADO, C. JIMÉNEZ-RODRÍGUEZ, AND A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA. 2015. Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Tropical Conservation Science* 8: 76–94.

- IMAIZUMI, T., AND S. A. KAY. 2006. Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence. *Trends in plant science* 11: 550–558.
- JANZEN, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620–637
- JANZEN, D. H. 2004. Ecology of dry-forest wildland insects in the area de conservación Guanacaste. In G. W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson [eds.], *Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest*, 17–29. University of California Press.
- JOSHI, V. C., AND M. K. JANARTHANAM. 2004. The diversity of life-form type, habitat, preference and phenology of the endemics in the Goa region of the Western Ghats, India. *Journal of Biogeography* 31: 1227–1237.
- KUDO, G. T., Y. IDA, AND T. TANI. 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology* 89: 321–331.
- KUSHWAHA, C. P., S. K. TRIPATHI., B. D. TRIPATHI AND K. P SINGH. 2011. Patterns of tree phenological diversity in dry tropics. *Acta Ecologica Sinica* 31: 179–185.
- LESSARD-THERRIEN, M., T. J. DAVIES AND K. BOLMGREN. 2013. A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic. *International Journal of Biometeorology* 58: 455–462.
- LOBO, J. A., M. QUESADA, K. E. STONER, E. J. FUCHS, Y. HERRERÍAS-DIEGO, J. ROJAS, G. SABORIO. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90: 1054–1063.
- MARQUES, M. C., J. J. ROPER, AND A. P. B., SALVALAGGIO. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203–213.
- MORELLATO, L. P. C., AND H. F. LEITAO-FILHO. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28:180–191

- MORELLATO, L. P. C., L. F. ALBERTI, AND I. L. HUDSON. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case of studies approach. *In* I. L. Hudson, and M. R. Keatley [eds.] *Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis*, 339–359. Springer Dordrecht Heidelberg, New York.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22: 398–402.
- MUNGUÍA-ROSAS, M. A., J. OLLERTON, V. PARRA-TABLA, AND J. A. DE NOVA. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* 14: 511–521.
- OLSON, D., AND E. DINERSTEIN. 2002. The global 2000: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199–224.
- OPLER, P.A., G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167–88.
- ORME, C. D. L., R. P. FRECKLETON, G. H. THOMAS, T. PETZOLDT, S. A. FRITZ, AND N. J. B. ISAAC. 2012. CAPER: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 145–151.
- PRIMACK, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15–37.
- PUTZ, F. E., AND D. M. WINDSOR. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19: 334–341.
- QUESADA, M., K. E. STONER, V. ROSAS-GUERRERO, C. PALACIOS-GUEVARA, AND J. A. LOBO. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400–406.
- QUIRINO, Z. G. M., AND I. C. MACHADO. 2014. Pollination syndromes in a Caatinga plant community in northeastern Brazil: seasonal availability of floral resources in different plant growth habits. *Brazilian Journal of Biology* 74: 62–71.

- RATHCKE, B., AND E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179–214.
- SARMIENTO, G., AND M. MONASTERIO. 1983. Life-forms and phenology. In F. Bourliere [ed.], *Ecosystems of the World. Tropical savannas*, 79–108. Elsevier, Amsterdam.
- SEGHIERI, J., C. FLORET, AND R. PONTANIER. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 237–254.
- SEGHIERI, J., J. CARREAU, N. BOULAIN, P. DE ROSNAY, M. ARJOUNIN, AND F. TIMOUK. 2012. Is water availability really the main environmental factor controlling the phenology of woody vegetation in the central Sahel? *Plant Ecology* 213: 861–870.
- SILVA, I. A., D. M. DA SILVA, G. H. DE CARVALHO, AND M. A. BATALHA. 2011. Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of Forest Science* 68: 1207–1215.
- SINGH, K. P., AND C. P. KUSHWAHA. 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* 97: 265–276.
- SPRINGATE, D. A., AND P. X. KOVER. 2014. Plant responses to elevated temperatures: a field study on phenological sensitivity and fitness responses to simulated climate warming. *Global Change Biology* 20: 456–465.
- STAGGEMEIER, V. G., J. A. F. DINIZ-FILHO, AND L. P. C. MORELLATO. 2010. The shared influence of phenology and ecology on the reproductive patterns of Myrtaceae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* 98: 1409–1421.
- STEVENSON, P. R., M. C. CASTELLANOS, A. I. CORTÉS, AND A. LINK. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica* 40: 559–567.
- VAN SCHAIK, C. P., J. W. TERBORGH, AND S. J. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353–377.

- WILCZEK, A. M., L. T. BURGHARDT, A. R. COBB, M. D. COOPER, S. M. WELCH, AND J. SCHMITT. 2010. Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences* 365: 3129–3147.
- WEBB, C.O., D.D. ACKERLY, AND S.W. KEMBEL. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098–2100.
- ZIMMERMAN, J. K., S. J. WRIGHT, O. C. M. APONTE PAGAN, AND S. PATON. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231–251.

Table 1. Results of the circular statistics analyses to characterize the phenology of flower buds and flowers in anthesis in species with different growth forms in a seasonally dry tropical forest.

Level	Flowering	Mean Angle	Mean Vector (r)	Rayleigh Test (z)
Community (154)	Flower bud	Sep 4 (239.85°)	0.2	12.54**
		Sep 27 (262.59°)	0.25	19.59**
	Flower	Sep 27 (262.81°)	0.22	16.81**
		Sep 28 (263.07°)	0.27	27.49**
Trees (55)	Flower bud	Mar 21 (76.64°)	0.33	13.60**
		Mar 10 (65.81°)	0.24	7.66**
	Flower	Mar 26 (81.04°)	0.28	11.31**
		Mar 28 (83.91°)	0.24	8.375**
Shrubs (24)	Flower bud	169.10°	0.04	0.083
		209.08°	0.18	1.579
	Flower	241.23°	0.13	0.81
		235.68°	0.16	1.73
Lianas (15)	Flower bud	Sep 9 (244.98°)	0.41	4.72**
		Sep 25 (260.1°)	0.26	2.87**
	Flower	Oct 7 (272.13°)	0.45	9**
		Oct 12 (277.72°)	0.45	8.70**
Vines (11)	Flower bud	Sep 15 (250.42°)	0.93	17.3**
		Sep 16 (251.77°)	0.95	16.35**
	Flower	Oct 2 (267.08°)	0.93	18.45**
		Oct 13 (278.69°)	0.87	43.95**
Herbs (49)	Flower bud	Sep 22 (257.03°)	0.89	48.70**
		Sep 22 (257°)	0.90	44.51**
	Flower	Oct 1 (265.5°)	0.87	54.38**

Sep 26 (261.32°) 0.94 18.83**

Note: Data from the first and second year are shown in the first and second line, respectively. The significance level of z corresponds to: $*P \leq 0.05$; $**P \leq 0.001$. The number of species analyzed for each category is shown in parenthesis in the first column.

Table 2. Duration of flowering for all species (whole community level), and groups of species categorized by growth form and pollination syndrome. Different letters indicate significant differences of Tukey post-hoc tests among groups. Number of species in each category is shown in parenthesis.

Level	Duration (months)	Coefficient of variation
Community (154)	1.74 ±0.90	0.42
Growth form		
Trees (55)	1.87±0.77 ^b	0.39
Shrubs (24)	1.67±0.74 ^{ab}	0.48
Lianas (15)	2.05±0.90 ^{ab}	0.45
Vines (11)	1.57±0.53 ^a	0.27
Herbs (49)	1.58±0.44 ^a	0.16
Pollination syndrome		
Bat (6)	3.25±0.51 ^b	0.15
Bird (9)	2.06±1.08 ^a	0.5
Large bee (71)	1.70±0.96 ^a	0.44
Moth (14)	1.65±1.24 ^a	0.52
Small bee (14)	1.49±0.59 ^a	0.32
Small insects (29)	1.61±0.65 ^a	0.31
Wind (7)	1.85±0.54 ^a	0.38

Table 3. Results of the circular statistics analyses to characterize flowering phenology in species with different pollination syndromes in a seasonally dry tropical forest.

Pollination syndrome	Mean Angle	Mean Vector (r)	Rayleigh Test (z)
Bat (6)	Mar 13 (68.41°)	0.36	4.08**
	Feb 26 (51.2°)	0.34	3.25**
Bird (9)	218.26°	0.07	0.12
	318.06°	0.21	1.01
Butterfly (4)	Sep 10 (245.1°)	0.80	4.51**
	Sep 20 (255°)	0.75	3.97**
Large bee (71)	Sep 23 (258.79°)	0.27	13.22**
	Sep 28 (263.14°)	0.38	28.74**
Moth (14)	Sep 27 (262.81°)	0.51	9.66**
	Sep 10 (245.03°)	0.53	10.52**
Small bee (14)	Aug 14 (219.97°)	0.62	5.93**
	Sep 11(246.1°)	0.69	11.51**
Small insects (29)	263.08°	0.09	0.61
	253.11°	0.08	0.47
Wind (7)	Sep 10 (255°)	0.59	4.59**
	Sep 6 (241.54°)	0.35	1.76

Note: Data from the first and second year are shown in the first and second line, respectively. The significance level of z corresponds to: * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.001$. Number of species in each category is shown in parenthesis.

Table 4. Results of the generalized linear mixed effects models to evaluate the relationship between flowering time and abiotic factors in species with different growth form of a seasonal tropical dry forest in Mexico. Abbreviations: AIC (Akaike information criterion), R^2m (marginal R^2), R^2c (conditional), SE (standard error) and σ^2 (residual variance of random effect). Coefficients significance: * $P \leq 0.05$, $P \leq **0.001$.

Variables	Coefficients	SE	z	AIC	R^2m	R^2c	σ^2
Community							
<i>Fixed effects</i>				175.9	0.05	0.83	
Rainfall	0.04	0.18	-0.81				
Day-length	-0.14	0.00	0.67				
		1					
<i>Random effects</i>							
Month							0.18
Trees							
<i>Fixed effects</i>				135	0.62	0.68	
Rainfall	-0.42	0.12	-3.3**				
Day-length	0.27	0.1	2.6**				
<i>Random effects</i>							
Month							0.13
Shrubs							
<i>Fixed effects</i>				105.9	0.01	0.22	
Rainfall	0.057	0.11	0.48				
Day-length	0.032	0.17	0.19				
<i>Random effects</i>							
Month							0.05
Lianas							
<i>Fixed effects</i>				100.5	0.31	0.64	
Rainfall	0.24	0.15	1.56				
Day-length	-0.73	0.3	-2.38**				
<i>Random effects</i>							

Month						0.30
Herbs						
<i>Fixed effects</i>				94.1	0.009	0.87
Rainfall	0.063	0.11	0.55			
Day-length	0.44	1.58	0.27			
<i>Random effects</i>						
Month						4.44

Appendix 3. Results of the generalized linear mixed effects models to evaluate the relationship between flowering phenology and abiotic factors in species with different pollination syndrome of a seasonal tropical dry forest in Mexico. Abbreviations: AIC (Akaike information criterion), R^2m (marginal R^2), R^2c (conditional), SE (standard error), and σ^2 (residual variance of random effect). Coefficients significance: * $P \leq 0.05$, $P \leq **0.001$.

Variables	Coefficients	SE	z	AIC	R^2m	R^2c	σ^2
Bat							
<i>Fixed effects</i>				82.5	0.23	0.32	
Rainfall	-0.007	0.004	-1.41				
Day-length	-0.04	0.23	0.19				
<i>Random effects</i>							
Month							0.05
Bird							
<i>Fixed effects</i>				84.6	0.04	0.31	
Rainfall	0.12	0.17	0.73				
Day-length	-0.21	0.29	-0.73				
<i>Random effects</i>							
Month							0.18
Moth							
<i>Fixed effects</i>				102	0.15	0.48	
Rainfall	0.28	0.16	1.75				
Day-length	-0.23	0.19	-1.15				
<i>Random effects</i>							
Month							0.22
Large bee							
<i>Fixed effects</i>				150.4	0.09	0.75	
Rainfall	0.01	0.10	0.17				
Day-length	-0.24	0.21	-1.13				
<i>Random effects</i>							

Variables	Coefficients	SE	z	AIC	R²m	R²c	σ²
Month							0.23
Small bee							
<i>Fixed effects</i>				81.3	0.06	0.73	
Rainfall	0.25	0.206	1.21				
Day-length	0.4	0.79	0.5				
<i>Random effects</i>							
Month							2.44
Small insects				120.8	0.01	0.49	
<i>Fixed effects</i>							
Rainfall	0.06	0.12	0.50				
Day-length	-0.07	0.20	0.34				
<i>Random effects</i>							
Month							0.16
Wind				70.2	0.09	0.32	
<i>Fixed effects</i>							
Rainfall	0.33	0.18	1.76				
Day-length	-0.19	0.37	-0.51				
<i>Random effects</i>							
Month							0.24

Appendix 4. Results of the circular statistics analyses to characterize flowering phenology in species with different pollination syndromes within growth forms in a seasonally dry tropical forest.

Growth form/ Pollination syndrome	Mean Angle	Mean Vector (r)	Rayleigh Test (Z)
<i>Trees</i>			
Bat	Mar 13 (68.41°)	0.36	3.08**
	51.20°	0.34	2.25
Bee	Mar 01 (56.20°)	0.30	11.67**
	Feb 23 (48.95°)	0.23	7.13**
Bird	May 20 (135°)	0.83	3.69**
	May 05 (120°)	0.91	3.48**
Small insects	139.62°	0.18	1.02
	Apr 29 (114.67°)	0.33	3.63**
Moth	251.09°	0.38	1.44
	233.79°	0.42	1.94
Wind	30°	0.25	0.25
	69.89°	0.58	1.69
<i>Shrubs</i>			
Bee	175.20°	0.18	0.80
	196.28°	0.30	2.54
Small insects	352.58°	0.48	2.73
	Dec 05 (335.66°)	0.47	3.12*
Moth	255°	0.41	1.4
	Aug 27 (232.91°)	0.57	2.93*
<i>Woody vines</i>			
Bee	Oct 05 (270°)	0.82	6.19**
	Sep 22 (257°)	0.75	5.14**
Bird	30°	0.52	2.48
	Jan 22 (17.37°)	0.56	3.55**

Capítulo III. Fenología de la floración

Small insects	246.20°	0.51	2.37
	262.33°	0.48	1.90
Moth	Nov 03 (299.28°)	0.54	3.23**
	Oct 17 (282.62°)	0.62	3.90**
Wind	255°	0.96	1.86
	270°	1	1
<i>Herbaceous vines</i>			
Bee	Oct 02 (268.39°)	0.93	16.67**
	Sep 27 (262.03°)	0.94	16.99**
Bird	Sep 27 (262.63°)	0.97	3.79**
	Sep 29 (264.89°)	0.93	5.26**
<i>Herbs</i>			
Bee	Sep 22 (257.08°)	0.88	42.66**
	Oct 01 (265.84°)	0.87	52.58**
Bird	265°	0.94	1.44
	285°	0.96	1.86
Butterfly	Sep 11 (246.20°)	0.77	3.56**
	273°	0.66	2.23
Small insects	Sep 13 (248.10°)	0.91	7.19**
	Sep 16 (251.09°)	0.87	8.99**
Moth	Sep 08 (243.76°)	0.95	7.24**
	Sep 12 (247.91°)	0.89	5.65**
Wind	Sep 20 (255°)	0.96	5.59**
	Sep 13 (248.79°)	0.93	6.11**

Note: Data from the first and second year are shown in the first and second line, respectively. The significance level of z corresponds to: * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.001$.

Fig. 1. Flowering phenology at the community level and for species groups with different growth form and pollination syndrome during two years (2013-2014), in a seasonally dry tropical forest.

Fig. 2. Frequency of species for each pollination syndrome at the community level and for the different growth forms in a seasonally dry tropical forest.

Appendix 1. (A) Climatic diagrams constructed with monthly precipitation and temperature data of the last 20 years and (B) with data from the two years of the study period. Data were obtained from the meteorological station at Infiernillo, Michoacán, Mexico.

Appendix 2. Phylogenetic tree constructed with Phylocom for species of a tropical dry forest of Mexico.

Appendix S 1. Phylogenetic generalized least squares model (PGLS) script.

Appendix S 2. Canonical correspondence analysis script.

Fig. 1

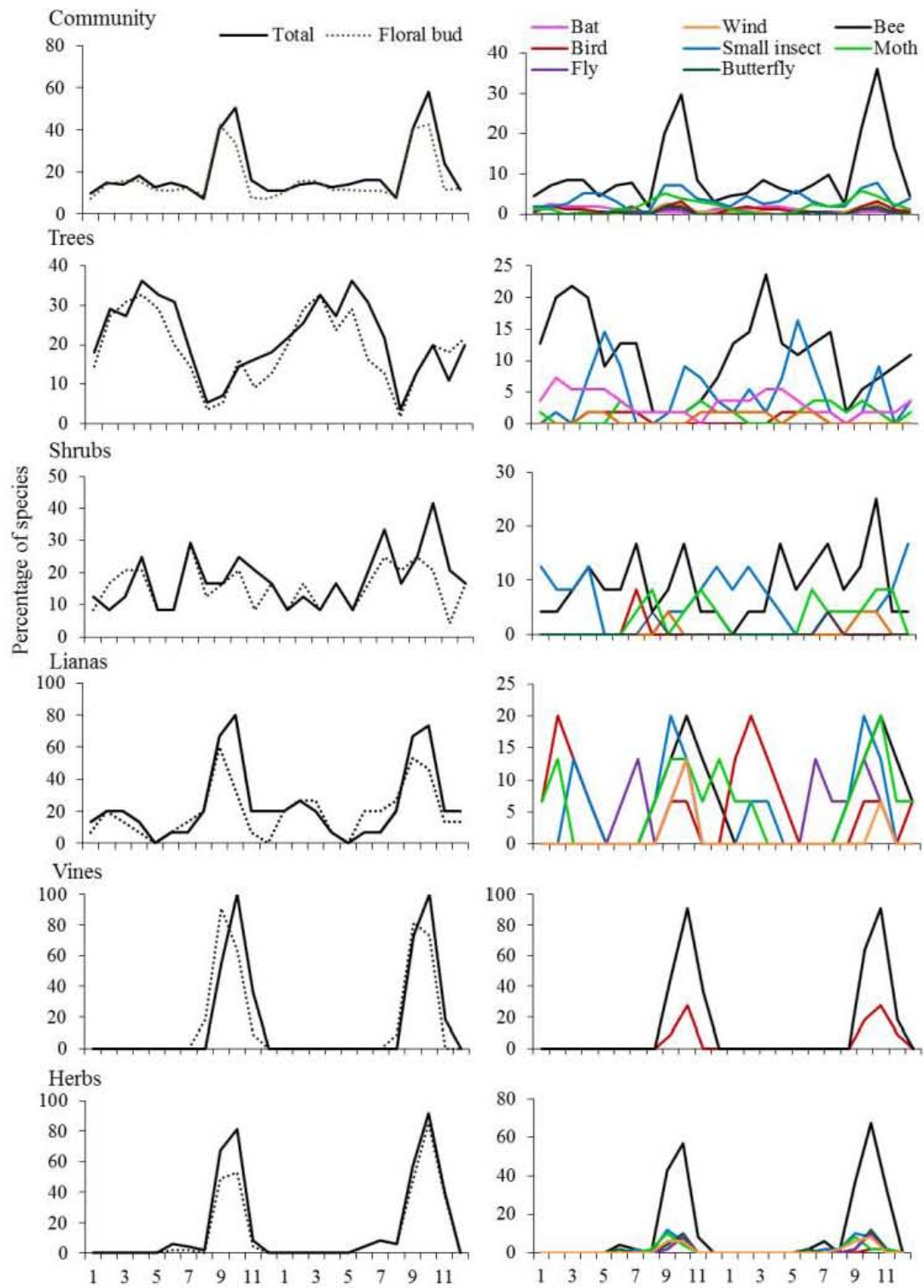
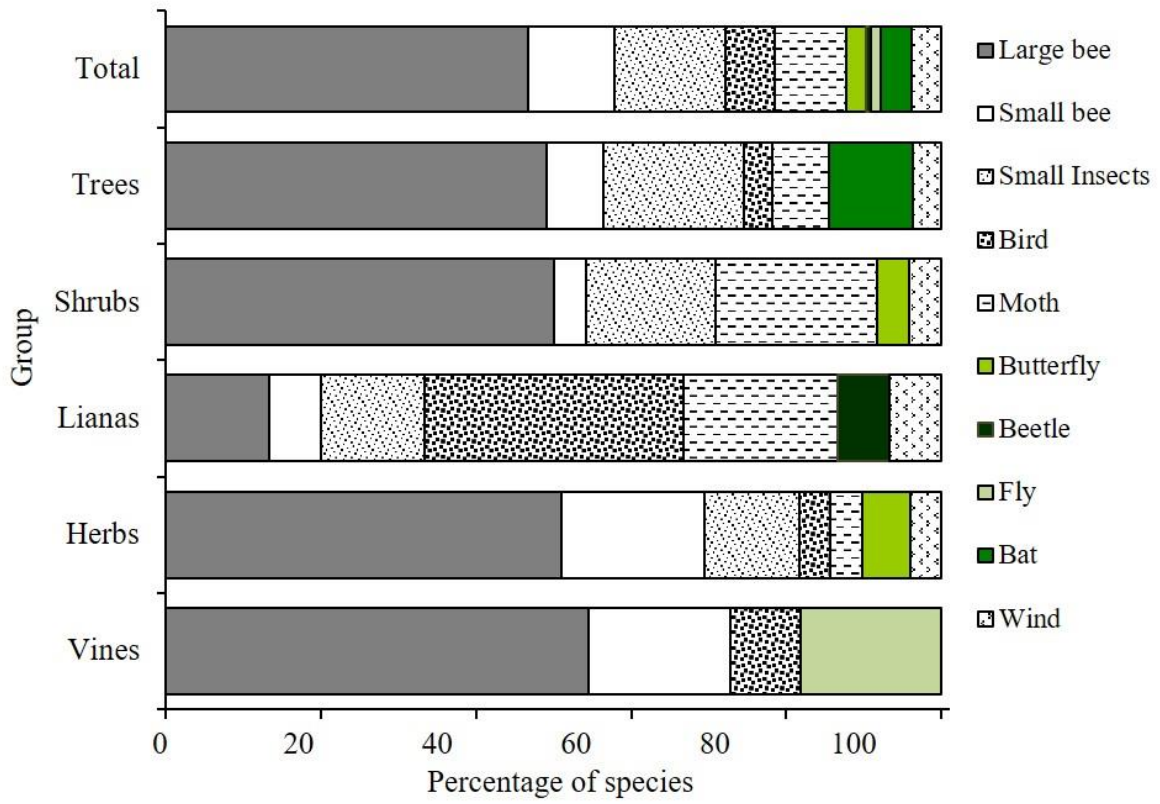
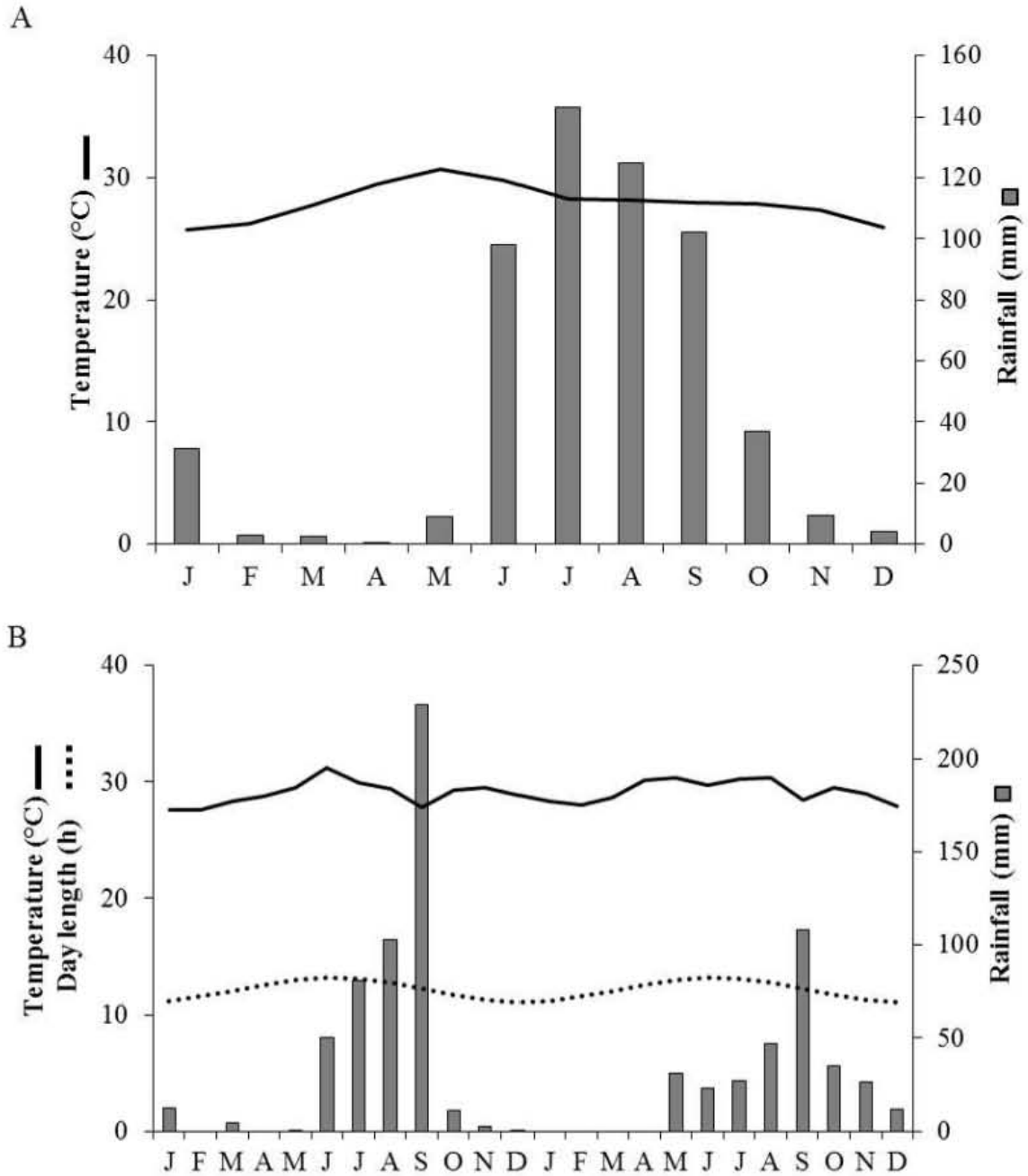


Fig. 2



Appendix 1.



CAPÍTULO IV

**FRUITING PHENOLOGY IN A TROPICAL DRY FOREST: EFFECTS OF ABIOTIC FACTORS,
FUNCTIONAL TRAITS AND PHYLOGENY**

Jorge Cortés-Flores, Guadalupe Cornejo-Tenorio, Lina Adonay Urrea-Galeano, Ellen
Andresen, Antonio González-Rodríguez and Guillermo Ibarra-Manríquez*

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional
Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701.
Col. Ex Hacienda de San José de La Huerta, Morelia, Michoacán, C. P. 58190, México.

Abstract

• **Background and Aims** Environmental variation has a relevant role on the temporal patterns of fruiting in tropical dry forests. However, the influence of abiotic factors could relate with different reproductive and life history attribute, but very little is known about the factors related to the date of fruit ripening of plants, especially for non-arboreal species. We report, for the first time, the influence of both plant functional attributes and abiotic climatic factors, taking into count the species phylogeny, on the date of fruit ripening of the plant species in a Neotropical dry forest community.

• **Methods** We recorded during 24 months the fruiting phenology (date of ripening fruit) for 55 tree species, 49 herbs, 24 shrubs, 15 lianas and 8 vines in a Mexican dry forest. We evaluate the relationships between the mean angle of fruit ripening, abiotic factors (precipitation, temperature, day-length) and functional attributes (growth form, dispersal syndrome, size and time for fruit development) using a phylogenetic least squares model (PGLS).

• **Key Results** More species had ripe fruits during the dry season (92 %) than during rainy months. Abiotic factors (day length and precipitation) more than variables related to fruit developmental morphology (size and time required for ripening) have a strong effect on the time of fruit ripening. However, the influence of all four variables depended on plant growth form and seed dispersal syndrome. In most relationships the phylogenetic signal was weak, except for the relationships of fruit size with time of fruit ripening and dispersal syndromes.

• **Conclusions** The results support that temporal patterns of fruiting are explained mainly by abiotic factors. However, we found diverse phenological responses of fruiting reflecting different reproductive strategies associated with the growth forms and seed dispersal syndromes.

Key words: dispersal syndrome, fruiting phenology, fruit size, fruit development time, growth form, phylogenetic signal.

INTRODUCTION

Fruiting phenology has been linked with different biotic and abiotic factors that individually or together can act as causes for the timing of fruit development and ripening (Rathcke and Lacey, 1985; Fenner, 1998). In the case of seasonal ecosystems, it has been suggested that environmental variation has a relevant role on the temporal patterns of fruiting, in such a way that fruit ripening may reflect selection for the optimal time of the year for sexual reproduction and dispersal of diaspores (Janzen, 1967; van Schaik *et al.*, 1993; Griz and Machado, 2001; Zimmerman *et al.*, 2007). As a consequence, a temporal correspondence between fruiting and the environmental conditions that have a positive influence on fruit development and/or seed dispersal is expected (Bullock, 1995; Howe and Smallwood, 1982; Boulay *et al.*, 2007).

In ecosystems with a marked seasonality in water availability it has been suggested that species with fleshy fruits should show a mature fruit peak during the wet season (Griz and Machado, 2001; Batalha and Martins, 2004; Jara-Guerrero *et al.*, 2011) also coinciding with higher abundance of dispersal vectors (frugivorous animals; Smythe, 1970; Herrera, 2002). In the case of species with dry fruits, associated to other dispersal syndromes (autochory, anemochory, epizoochory) the fruiting peak should coincide with the drier and warmer season, when abiotic conditions promote dehydration and dehiscence of the diaspores (Batalha and Martins, 2004). In the particular case of anemochorous species, the fruiting peak should also coincide with a period of higher wind intensity (Janzen, 1967; Justiniano and Fredericksen, 2000).

An explanation of fruiting phenology that has been little evaluated is the consideration of fruit size and the temporal continuity between phenophases (Primack, 1987). According with this idea, fruit size influences the time needed for fruit ripening; therefore, the expected time between flowering and fruit ripening should decrease with smaller fruit sizes. It is important to mention that the relationship between fruit size and date of fruit ripening can differ in relation with other functional traits, such as dispersal syndrome (Moles and Westoby, 2006), and growth form (Sarmiento and Monasterio, 1983). However, the relationship between date of fruit ripening and fruit size and their association with other plant functional attributes has not been explored in seasonal tropical communities. Also, most fruiting phenology patterns so far described in seasonally dry

tropical forests are based solely on arboreal species (but see Frankie *et al.*, 1974; Wikander, 2004; Batalha and Montovani, 2000; Batalha and Martins, 2004). Finally, it is crucial to consider the species' phylogeny when analyzing the relationships between phenology and other functional traits (Primack, 1987). Due to shared evolutionary history, species do not constitute independent data points for the analysis of correlations among attributes (Felsenstein, 1985; Davis *et al.*, 2010). Therefore, the incorporation in phenological studies of methods that take into account phylogenetic relationships makes it possible to more clearly ascertain the different strategies of fruiting phenology present in a plant community. The main goal of this study was to evaluate the relationships between the fruiting phenology (defined as the date of fruit ripening) of plant species in a seasonally dry tropical forest, and abiotic factors (day-length, precipitation, temperature) and functional attributes (dispersal syndrome, growth form, size and time for fruit development), while taking into account the phylogenetic relationships among species. Afterwards, we aimed to answer the following questions: (1) What are the relationships of dispersal syndrome and growth form with fruiting phenology, fruit size and development time? (2) What are the relationships of fruit size and development time, with fruiting phenology? and (3) What are the relationships of fruiting phenology with abiotic factors, in groups of species with different growth form and dispersal syndromes, at the whole community level?

MATERIALS AND METHODS

Study site

Fieldwork was carried out in Churumuco, Michoacán, México (18°38'-18°44' N and 101°38'-101°41' W; 300 m a. s. l.). This region belongs to the Balsas Depression floristic province, characterized by very high levels of diversity and endemism (Rzedowski, 1978; Rodríguez-Jiménez *et al.*, 2005). Mean annual precipitation is 564 mm with a marked seasonality (83 % of the precipitation occurs between June and September), giving rise to a long dry season. Mean annual temperature is 29.4°C, oscillating throughout the year between 23 and 36°C (Fig. 1). Vegetation is mainly seasonally dry tropical forest, with most arboreal species being deciduous during the dry season. The most common species are *Acacia picachensis*, *Bursera sarukhanii*, *Bursera infernidialis*, *Caesalpinia eriostachys*, *Gossypium lobatum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Heteroflorum sclerocarpum* and

Lonchocarpus huetamoensis. Other important structural components in this forest are shrubs (e.g. *Lantana hirta*, *Pouzolzia guatemalana*, *Randia thurberi*, *Zapoteca formosa*) and lianas (e.g. *Combretum fruticosum*, *Galactia acapulcensis*, *Ipomoea robinsonii*, *I. suaveolens*). Finally, during the rainy season it is possible to observe a high number of herbaceous species (e.g. *Euphorbia graminea*, *Salvia uruapana*, *Tagetes erecta*, *Viguiera michoacana*, *Zinnia flavicomma*).

Fruiting phenology and dispersal syndromes

During two years (from January 2013 to December 2014) we conducted monthly surveys to record the presence of mature fruits in all plant species present along a 6 km long and 15 m wide transect. Fruits were considered as mature when changes in color or consistency were observed or when dehiscence occurred. Species were categorized according to growth form as trees (55 species), herbs (49), shrubs (24), lianas (15) and vines (8). In the case of woody species (trees, shrubs and lianas), we marked 5 to 20 individuals (female individuals in case of dioecious species) along the transect. For herbaceous species (herbs and vines), the phenological records were made by locating individuals with mature fruits in 10 different sites along the transect (100-500 m of separation between consecutive sites).

We used circular statistics to calculate the mean angle ($\bar{\alpha}$) of fruiting phenology (date of fruit ripening). For this purpose, months were transformed into angles (January = 30°, February = 60°, etc.). Considering the number of species with mature fruits during each month, we calculated $\bar{\alpha}$ at the whole community level and also according to growth form and dispersal syndrome. Also, $\bar{\alpha}$ was determined for each species, taking into consideration the monthly frequency of fruiting individuals. At the intraspecific level we calculated the r vector to measure the concentration of data around $\bar{\alpha}$. We then used Rayleigh's test to determine if fruiting phenology had an aggregated, uniform or random pattern (Zar, 2010). We calculated $\bar{\alpha}$ for anthesis in the same way that fruiting and flowering data were obtained from Cortés-Flores *et al.* (2017).

Dispersal syndromes were determined based on the morphology of the diaspores and field observations. Following van der Pijl (1982), species were classified into one of the following dispersal syndromes: active autochory (ballistic dispersal), passive autochory (dispersal by gravity), pterochory (dispersal by wind of winged diaspores), pogonochory

(dispersal by wind of plumed diaspores), endozoochory (dispersal through fruit ingestion by vertebrates) and epizoochory (dispersal by adhesion of diaspores to external parts of animals).

Fruit size, development time and abiotic factors

Fruit length (L) and maximal diameter (DM) were measured for 10 fruits per species each. As a measure of fruit size, we calculated fruit area ($L \times DM$; mm²). We transformed \bar{a} of anthesis and mature fruits into Julian days, and then we estimated fruit development times by counting the number of days between values of \bar{a} of flowering and fruiting of each species.

Monthly precipitation and temperature data were obtained from the Infiernillo meteorological station located 50 km from the study area (Fig. 1). Day-length data were obtained from the Astronomical Applications Department of the U.S. Naval Observatory website (<http://www.usno.navy.mil>).

Phylogenetic relationships

A phylogenetic tree was constructed for the 151 registered plant species at the study site, using the Phylomatic module in the PHYLOCOM program (Webb *et al.*, 2009). This software generates a phylogenetic hypothesis for a given set of species base on the angiosperm phylogeny supertree (APG III, 2009). Branch length was estimated with the ‘bladj’ function in PHYLOCOM, using the dating for the major angiosperm clades proposed by Bell *et al.* (2010). The resulting tree shows resolution at the family level; however, it was not possible to resolve the existing polytomies due to the scarcity of systematic studies for species at the study area. We carried the subsequent analysis with polytomies unresolved, because the implemented phylogenetic generalized least squares model for traits correlations are fairly robust to unresolved topologies (Martins and Housworth, 2002; Stone, 2011).

Data analyses

Relationship of fruiting phenology with fruit size and development time

Considering that date of fruit ripening is expressed as angles are circularly distributed, these were linearized according to Staggemeier *et al.* (2010). For this transformation, a matrix of phenological similarity was constructed on the basis of \bar{a} of fruiting. From this matrix, the ordination vectors of the species were calculated through an eigenvector analysis. We only considered the values of the first ordination vector (phenological vector), because it explained 74 % of the phenological variation. To be certain that these values were consistent with the original values of \bar{a} we constructed a similarity matrix with eigenvectors. The correlation between the two matrices was determined with a Mantel test using the ‘ade4’ package (Dray and Defour, 2007) in R (R Core Team, 2015). Since the correlation between the two matrices was 90 % ($P < 0.001$) the phenological vector was considered an adequate representation of the date of fruit ripening of each species.

The relationship between date of fruit ripening (phenological vector) and fruit size and development time was evaluated using a phylogenetic least squares model (PGLS) using the ‘caper’ package (Orme *et al.*, 2012) in R. The PGLS method takes into account the phylogenetic non-independence of the data points, incorporating into the model a matrix of phylogenetic covariance between species and measuring phylogenetic signal with a maximum likelihood estimation of Pagel’s λ parameter. When $\lambda = 0$ it indicates phylogenetic independence and, when $\lambda = 1$, there is Brownian phylogenetic dependence (Freckleton *et al.*, 2002). To assess differences in fruit size and development time associated with phenology, we grouped the species according to \bar{a} of fruiting in any of seasons of study area, following to Borchert *et al.* (2004). We recognized species of summer (rainy season, from June 21 to September 20), autumn (onset dry season, from September 21 to December 20), winter (intermediate dry season, from December 21 to March 20) and spring (late dry season, from March 21 to June 20). We compared fruit size and development time between the four recognized periods of the year with analyses of variance. We implemented post hoc Tukey test for evaluate differences between groups. Due to the variation of several orders of magnitude in fruit size (area), we used the logarithm of this value.

Relationship of fruiting phenology and fruits attributes with growth form and dispersal syndrome

Using PGLS models we analyzed the effect of growth form and dispersal syndrome on fruiting phenology, fruit size, and development time. Considering the low number of vine species and their similarity with herbs in terms of phenology and fruit characteristics, both growth forms were grouped as herbaceous species for analyses. The same procedure was performed with active and passive autochorous species, which were grouped as autochorous, and with pogonochorous and pterochorous species, which were grouped as anemochorous.

Relationship of fruiting phenology with abiotic factors

At the community level, a PGLS model was used to evaluate whether date of fruit ripening was related to environmental variation. With precipitation, day-length and temperature data, the environmental variation experienced by the species during their fruiting period was represented following Staggemeier *et al.* (2010). The environmental eigenvectors were calculated by constructing two matrices. In the first matrix species were columns and the 24 months of observation were rows. Each cell was filled with the number of individuals with mature fruits. The second matrix was constructed with environmental variables as columns and months as rows. With these two matrices a canonical correspondence analysis was performed using the ‘vegan’ package (Oksanen *et al.*, 2016) in R. The two first ordination axes were significant (cca1; $F = 5.64$, $P < 0.001$ and cca2; $F = 3.38$, $P < 0.01$) and were therefore used as environmental eigenvectors.

The relationships between fruiting phenology and environmental factors for different groups of species (according to their growth form and dispersal syndrome), were analyzed through a generalized linear mixed model was used, with fruiting time as predicted by rainfall and day-length (fixed factors) and month (random factor). Since temperature was highly correlated with day-length ($r = 0.69$), in the analysis we used only the second variable since it explained a higher proportion of the total variance in phenology. The models were analyzed using the restricted maximum likelihood estimator (REML), with the ‘lme 4’ package in R.

RESULTS

Dispersal syndromes, growth forms and fruiting phenology

At the community level the frequencies of dispersal syndromes differed significantly ($\chi^2 = 118.7$; $df = 3$; $P < 0.001$). There was a high proportion of autochorous species (57 %), most of them showing passive autochory (48 %). Dispersal by animals was the second most frequent syndrome (28 %), in particular endozoochory (22 %). The anemochorous syndrome was the least frequent, observed in only 15 % of the species (Fig. 2).

There was an association between dispersal syndrome and growth form ($\chi^2 = 47.04$; $df = 11$; $P < 0.001$). Autochorous species were mostly herbaceous plants (herbs and vines). In woody species, particularly trees, passive autochory and endozoochory were frequent syndromes. Finally, epizoochory was not observed in canopy-reaching woody species (trees and lianas; Fig. 2).

The great majority of species (92 %) had ripe fruits during the dry season, in particular at the beginning of this period (63 %). Twelve and 17 % of the species showed fruits during the mid and late dry season, respectively, and only 8% of the species showed fruits during the rainy season. At the community level, the fruiting peak (\bar{a}) corresponded with the month of November (Table 1 and Fig. 3a). Herbs and vines showed a similar phenological pattern, with a fruiting peak in October. In the case of shrubs, the presence of mature fruits was more frequent in November, while in lianas and trees fruiting was concentrated in December and January, respectively.

In relation to dispersal syndromes, all wind-dispersed species showed mature fruits during the dry season (pterochorous species in December and pogonochorous species in February). In autochorous species the presence of mature fruits concentrated in November, and in October for epizoochorous species. In contrast, in endozoochorous species a uniform distribution of species with mature fruits throughout the year was observed (Table 1 and Fig. 3).

Relationship of fruiting phenology and fruits attributes with growth form and dispersal syndrome

Growth form showed a significant relationship with fruit size, with a high value of phylogenetic signal ($F_{3, 147} = 15.71$; $P < 0.001$; $\lambda = 1$), and also with fruit development time, ($F_{3, 147} = 8.9$; $P < 0.001$; $\lambda = 0.46$). Herbaceous species were related with smaller fruits (97.94 mm²) and shorter development time (34.17 days) in comparison with lianas (560.65 mm² and 67.03 days), shrubs (266.09 and 87.80) and trees (1663.45 and 125.44; Fig. 4).

Dispersal syndrome also showed a relationship with fruit size, with a high value of phylogenetic signal ($F_{2, 148} = 5.08$; $P = 0.002$; $\lambda = 1$). Autochorous and epizoochorous species were rated with smaller diaspores (414.83 mm² and 50.32, respectively) in comparison to anemochorous (1589.53) and endozoochorous species (1663.45; Fig. 4). Dispersal syndrome was not related with fruit development time ($F_{2, 148} = 1.65$; $P = 0.1$; $\lambda = 0.57$).

Growth form was significantly related with fruiting phenology ($F_{3, 147} = 15.93$; $P < 0.001$; $\lambda = 0.00$). The average time for the presence of mature fruits in herbaceous species differed 109 days compared with the fruiting in tree species, 82 days compared with lianas, and 80 days with shrubs. Fruiting phenology in trees differs 27 and 25 days compared with shrubs and lianas, respectively (Fig. 4).

Dispersal syndrome was also related with fruiting phenology ($F_{2, 148} = 6.39$; $P < 0.001$; $\lambda = 0.06$). The mean date of presence of mature fruits in autochorous and epizoochorous species differed 74.41 and 116.86 days compared with wind-dispersed species. Endozoochorous species differs 69.28 y 111.72 days compared with autochorous and epizoochorous, respectively, and the latter two differ between them 42 days. The date of fruit ripening differs 5.3 days between endozoochorous and anemochorous species (Fig. 4).

Relationship of fruiting phenology with fruit size and development time

We found that fruit development time was positively correlated with fruit size ($\beta = 0.21$; $t = 2.31$; $P = 0.02$; $\lambda = 0.58$). Fruiting phenology showed a relationship with fruit size and development time ($r^2 = 0.19$; $P < 0.001$; $\lambda = 0.00$). We found differences in fruit size ($F_{3, 147} = 10.33$; $P < 0.001$), and in fruit development time ($F_{3, 147} = 6.43$; $P < 0.001$) among species with mature fruits in different season. Specifically, on average, fruit size was smaller (406.46 mm²) and development time shorter (61.73 days) in species with mature fruits at the beginning of the dry season, in comparison with species that fruit during the mid (1842.83 mm² and 113 days) and late dry season (1330.22 mm² and 123.46 days; $P < 0.001$). Differences among the other periods of the year were not significant.

Relationship of fruiting phenology with abiotic factors

At the community level, abiotic factors (environmental eigenvectors) related significantly with fruiting phenology ($r^2 = 0.71$; $P < 0.001$; $\lambda = 0.00$). At the level of growth forms, we found that the number of tree species with mature fruits was negatively correlated with precipitation. In lianas and shrubs, the number of species with mature fruits showed a negative relationship with day-length. (Table 2). When grouping species according to dispersal syndrome, we found that fruiting phenology was negatively related to precipitation and day-length in wind-dispersed species. In autochorous species, the presence of mature fruits was negatively related to day-length. Finally, no abiotic variable showed a significant relationship with phenology of endozoochorous species (Table 2). In all cases (growth forms and dispersal syndromes), the influence of temporal aspect of environmental variables lack of any significance (Table 2).

DISCUSSION

Dispersal syndromes, growth forms and fruiting phenology

In tropical ecosystems a higher proportion of anemochorous species has been predicted in drier and more seasonal sites (Tabarelli *et al.*, 2003; Vieira and Scariot, 2006). However, notwithstanding the low annual precipitation (564 mm) and the marked seasonality (only four months of rain) in our study site, anemochorous dispersal was the least frequent. In turn, autochory, and particularly passive autochory, was the most frequent syndrome, followed by endozoochory. In general, as previously found in other seasonally dry tropical forests (< 1000 mm of annual precipitation and > 6 months of dry season; Bullock, 1995; Griz and Machado, 2001), dry diaspores were largely predominant (79 %).

Also, as previously found in these types of forests (Wikander, 1984; Griz and Machado, 2001; Batalha and Martins, 2004), most herbaceous species (vines and herbs) showed autochorous fruits. Epizoochory was only found in herbaceous and some shrub species, congruently with expectation that this dispersal mechanism is more frequent in the lower strata of the forests (Sorensen, 1986). Endozoochorous dispersal in trees and the dominance of autochorous and endozoochorous diaspores in shrubs is also consistent with previous studies (Justiniano and Fredericksen, 2000; Griz and Machado, 2001; Jara-Guerrero *et al.*, 2011). In contrast, most liana species showed barochorous diaspores and not anemochorous dispersal as has been suggested previously (Wikander, 1984; Griz and Machado, 2001).

At the community level, most species showed mature fruits at the beginning of the dry period of the year. For all growth forms and dispersal syndromes, except endozoochorous species, seasonal fruiting patterns were observed. The uniform temporal distribution of fruiting in endozoochorous species differs from that documented in other tropical forests (Griz and Machado, 2001; Jara-Guerrero *et al.*, 2011). However, this pattern is congruent with the hypothesis suggesting that in tropical forests fleshy fruits are produced throughout the year (De Lampe *et al.*, 1992; Fenner, 1998). This pattern can be related to the capacity of tree species for storing water and nutrients in the stems or roots (e.g. *Bursera* spp., *Spondias purpurea*) or reaching underground water sources (e.g. *Crossopetalum managuatillo*, *Phithecellobium oblongum*).

Relationship of fruiting phenology with fruit size and development time

Consistently with Primack (1987), we found a positive relationship between the size and the development time of fruits. However, this relationship showed a strong phylogenetic signal. Phylogenetic conservatism in the relationship between fruit size and development time was also found in species of the Myrtaceae in a tropical rain forest (Staggemeier *et al.*, 2010). This result has been explained by arguing that morphological attributes, in general, have more phylogenetic restrictions in comparison to ecological attributes (e.g. phenological behavior).

We found that fruit size and development time are associated with date of the fruiting peak. Species with large fruit sizes and long development times had a maturing peak at the mid of the dry season, while species with small fruits and short development periods, showed mature fruits at the beginning of the dry season. This temporal differentiation was closely related with the phenological behavior of woody and herbaceous species, respectively.

Relationship of fruiting phenology and fruits attributes with growth form and dispersal syndrome

Growth form was related to fruit size, but with a strong phylogenetic effect. Fruit size increased from herbs to shrubs, lianas and trees. This relationship is similar to previous results, particularly from temperate ecosystems (Primack, 1987; Jurado *et al.*, 1991;

Leishman *et al.*, 2000). Moles *et al.* (2005) mention that diaspore size has evolved in correlation with growth form. This coincides with the hypothesis of Eriksson *et al.* (2000), who propose that changes in diaspore size are governed by evolutionary divergence in growth form.

The time required for fruit development was shorter in herbs; however, lianas, and not trees, were the growth form that showed the longest development times. Few studies have evaluated fruit development time in relation to phenology, and such studies have only included trees. For this growth form, Zimmerman *et al.* (2007) proposed that fruit development time should be shorter during the period of high solar radiation (March-June, in the study area), in comparison with the period of high cloudiness (July-September). However, in tree species at our study site, fruit development time did not differ significantly between these two seasons ($t = 1.41$, d. f. = 24.72, $P = 0.17$). Dispersal syndrome was significantly related with fruit size, with a strong phylogenetic signal in this relationship. Even though growth form is considered the main attribute influencing fruit size evolution (Moles *et al.*, 2005), another hypothesis suggests that fruit size, growth form and dispersal syndrome have evolved as sets of coadapted traits as a response to environmental variation (Eriksson, 2008).

Relationship of fruiting phenology with abiotic factors

Environmental variation had a strong influence on fruiting time, without a relevant association to the phylogeny of plant species. This result is similar to other studies that have suggested that phenological variation is mostly explained by environmental factors, particularly in highly seasonal communities (Staggemeier *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011). Fruit ripening in herbaceous, shrub and liana species coincided with the time of the year with shorter days (beginning of the dry season). Seventy percent of the species that showed mature fruits at the beginning of the dry season flower during the rainy season and more than 90 % of these are pollinated by insects (Cortés-Flores *et al.*, unpublished data). Therefore, a temporal coincidence between flowering time and the presence/abundance of different insect groups could indicate the occurrence of a selective pressure on flowering, so that it happens during the season of highest insect abundance. As a consequence of the timing of flowering, fruit maturing occurs at the beginning of the dry season, even though it

is the most difficult period for seed germination in terms of water availability, since 7 or 8 months must elapse until the next rainy season.

Consistently with other studies in tropical dry forests (Griz and Machado, 2001; Jara-Guerrero *et al.*, 2011), fruiting of woody and wind-dispersed species was negatively correlated with precipitation (Table 2). It is interesting to note the temporal coincidence of anemochorous species with the dry period of the year, when gusts of wind are more intense and most plants lack leaves, which in turn may favor the efficiency of dispersal through this vector, as suggested by Janzen (1967).

Fruit ripening of autochorous species at the beginning of the dry season has also been interpreted as a possible strategy to maximize the dispersal of this type of diaspores (Bullock, 1995; Batalha and Martins, 2004). However, it should be considered that this time of the year is not favorable for seed germination. A different pattern was shown by some endozoochorous species (36 %), which were dispersed at the end of the dry season. In this sense, it would be interesting to evaluate in future studies, the mechanisms shown by seeds of the different species to survive and germinate in relation to their fruiting phenology.

In the species of this tropical dry forest, the temporal occurrence of fruit ripening has a close relationship with the variation in environmental factors. However, these relationships were influenced to a great extent by growth form and the dispersal syndrome of the plant species. Fruit characteristics were weakly associated with phenology, but with a strong influence of phylogenetic relationships, particularly in regards to fruit size. Therefore, considering the variation of ecological strategies associated with the growth form and dispersal syndromes, as well as the evolutionary history of the species, is a strategy that allows for a more comprehensive understanding of the phenological behavior of plant species in a community.

Acknowledgements

The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for the formation received during the course of the doctoral studies. This study is part of the doctoral research of the first author and constitutes a requisite to obtain the Ph. D. degree. J. Cortés-Flores also thanks the Consejo Nacional de

Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship for graduate studies. This research was supported by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) of UNAM, as a part of the Project IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán).

LITERATURE CITED

- Batalha MA, Martins FRB. 2004.** Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52:149–161. doi: 10.1071/BT03098.
- Batalha MA, Mantovani W. 2000.** Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 129–145. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0034-71082000000100016>.
- Bell CD, Soltis DE, Soltis PS. 2010.** The age and diversification of the angiosperms revisited. *American journal of botany* 97: 1296–1303. doi: 10.3732/ajb.0900346.
- Boulay R, Carro F, Soriguer RC, Cerdá X. 2007.** Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274: 2515-2522. doi:10.1098/rspb.2007.0594.
- Bullock SH, Solís-Magallanes JA. 1990.** Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35. doi: 10.2307/2388716.
- Bullock SH. 1995.** Plant reproduction in neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 277–303.
- Crawley MJ. 2012.** *The R book*. Chichester, England: Wiley and Sons.
- Cervantes, M, Ceccon E. y C. Bonfil. 2014. Germination of stored seeds of four tree species from the tropical dry forest of Morelos, México. *Botanical Sciences* 92(2): 281-287.
- Davis CC, Willis CG, Primack RB, Miller-Rushing AJ. 2010.** The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3201–3213. doi: 10.1098/rstb.2010.0130.

De Lampe MG, Bergeron Y, McNeil R, Leduc A. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semiarid vegetation of north-eastern Venezuela. *Biotropica* 24: 64–76. doi: 10.2307/2388474.

Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20. doi: 10.18637/jss.v022.i04

Eriksson O, Friis EM, Löfgren P. 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary. *The American Naturalist* 156: 47–58. doi: 10.1086/303367.

Eriksson O. 2008. Evolution of seed size and biotic seed dispersal in angiosperms: paleoecological and neocological evidence. *International Journal of Plant Sciences* 169: 863–870. doi: 10.1086/589888.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1–15. doi: 10.1086/284325.

Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78–91. doi: 10.1078/1433-8319-00053.

Frankie GW, Baker HG, Opler PA. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology* 62: 881–919. doi: 10.2307/2258961.

Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712–726. doi: 10.1086/343873.

Griz LMS, Machado ICS. 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. doi: 10.1017/S0266467401001201.

Herrera CM, Pellmyr O. 2002. *Plant–Animal Interactions. An Evolutionary Approach.* Oxford: Blackwell Publishing.

Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematics 13: 201–228. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221.

Janzen DH. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620–637. doi: 10.2307/2406621.

Jara-Guerrero A, De la Cruz M, Méndez M. 2011. Seed dispersal spectrum of woody species in south Ecuadorian dry forests: environmental correlates and the effect of considering species abundance. Biotropica 43: 722–730. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00754.x.

Jurado E, Westoby M, Nelson D. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of central Australian plants. The Journal of Ecology 79: 811–828. doi: 10.2307/2260669.

Justiniano MJ, Fredericksen TS. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. Biotropica 32: 276–281. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x

Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M, ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Cabi, 31–57.

Moles AT, Ackerly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Pitman, AJ, Westoby M. 2005. Factors that shape seed mass evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102: 10540–10544. doi: 10.1073/pnas.0501473102.

Moles AT, Westoby M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. Oikos 113: 91–105. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x.

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Roeland K, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Orme CDL, Freckleton RP, Thomas GH, Petzold T, Fritz SA. 2011.** Caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. [WWW document] URL <http://R-Forge.R-project.org/projects/caper/>. [accessed 21 June 2016].
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004.** APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290. doi: 10.1093/bioinformatics/btg412.
- Primack RB. 1987.** Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual review of ecology and systematics* 18: 409–430. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.002205.
- R Core Team. 2016.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rathcke B, Lacey EP. 1985.** Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual review of ecology and systematics* 16: 179–214. doi: 10.1146/annurev.es.16.110185.001143.
- Rodríguez-Jiménez C, Fernández-Nava R, Arreguín-Sánchez ML, Rodríguez-Jiménez A. 2005.** Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica* 20: 73–99.
- Rzedowski, J. 1978.** Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Sarmiento G, Monasterio M. 1983.** Life forms and phenology. In: Bourliere F, ed. *Tropical savannas*. Amsterdam: Elsevier, 79–104.
- Silva IA, da Silva DM., de Carvalho GH, Batalha MA. 2011.** Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of forest science* 68: 1207–1215. doi: 10.1007/s13595-011-0071-5.
- Smythe N. 1970.** Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25–35. doi: 10.1086/282638
- Sorensen AE. 1986.** Seed dispersal by adhesion. *Annual review of ecology and systematics* 17: 443–463. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.002303

Staggemeier VG, Diniz-Filho JAF, Morellato LPC. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* 98: 1409–1421. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01717.x.

Tabarelli M, Vicente A, Barbosa DCA. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 53: 197–210. doi: 10.1006/jare.2002.1038.

van der Pijl L. 1972. Principles of Dispersal in Higher Plants. Nueva York: Springer Verlag.

van Schaik CP, Terborgh JW, and Wright JS. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual review of ecology and systematics* 24: 353–377. doi: 10.1146/annurev.es.24.110193.002033.

Vieira DL, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11–20. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x

Webb C, Ackerly D, Kembel S. 2009. Phylocom. Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. [WWW document] URL <http://phylodiversity.net/phylocom/>. [accessed 21 June 2016].

Wikander T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16: 276–283. doi: 10.2307/2387936.

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice-Hall.

Zimmerman J K, Wright SJ, Calderón O, Pagan MA, Paton S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231–251. doi: 10.1017/S0266467406003890.

Figure legends

Fig. 1. (a) Monthly precipitation and temperature data for two years (2013-2014), obtained from the meteorological station of Infiernillo, Michoacán, México. (b) Day-length at the study area (latitude 19°).

Fig. 2. Relative frequencies of species showing different dispersal syndromes, for the whole community (total) and according to growth forms (trees, shrubs, lianas, vines, herbs).

Fig. 3. Fruiting phenology and dispersal syndrome at the whole community level (a) and in groups of species with different growth forms (b, trees; c, shrubs; d, lianas; e, vines and f, herbs) in a tropical dry forest in México.

Fig. 4. Box plots of fruiting phenology (a and b), fruit size (c and d) and development time of fruits (e and f) in species groups with different growth form and dispersal syndrome (Aut = autochory, Ane = anemochory, End = endozoochory and Epi = epizoochory).

Table 1. Results of the circular statistics analyses to categorize the fruiting phenology for the whole community and for groups of species according to growth form and dispersal syndrome, in a seasonally dry tropical forest.

Group	Mean Angle (Month)	Mean Vector (r)	Circular SD	Rayleigh Test (z)
Community	321.78° (Nov)	0.53	64.22°	56.66**
	311.11° (Nov)	0.42	75.42°	66.28**
Trees	28.93° (Jan)	0.23	97.15°	8.06**
	11.99° (Jan)	0.27	91.68°	11.89**
Shrubs	326.84° (Nov)	0.52	64.9°	15.8**
	305.68° (Nov)	0.39	78.47°	9.34**
Lianas	346.58° (Dec)	0.46	70.92°	7.56**
	328.06° (Nov)	0.43	73.88°	6.44**
Vines	294.65° (Oct)	0.93	21.14°	20.07**
	308.60° (Nov)	0.93	21.29°	19.16**
Herbs	287.81° (Oct)	0.90	26.14°	80.39**
	267.16° (Oct)	0.90	26.11°	84.49**
Active autochory	324.43° (Nov)	0.62	55.92°	11.95**
	310.59° (Nov)	0.65	52.28°	14.35**
Passive autochory	300.30° (Nov)	0.62	55.33°	65.32**
	289.40° (Oct)	0.58	59.46°	58.56**
Endozoochory	255.79°	0.03	142.88°	0.14
	299.61°	0.01	130.38°	0.4
Epizoochory	294.89° (Oct)	0.93	20.71°	15.79**
	281.53° (Oct)	0.94	19.57°	16.01**
Pogonochory	40.89° (Feb)	0.52	65.55°	5.13*
	56.20° (Feb)	0.48	68.74°	4.50*
Pterochory	355.57° (Dec)	0.51	66.44°	11.46**
	344.54°	0.46	71.34°	11.45**

Note: Data for the first and second year are shown in the first and second row, respectively.

Significance level of z corresponds to: * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.001$.

Table 2. Results of the generalized linear mixed effects models to evaluate the relationship between flowering phenology and abiotic factors in species with different pollination syndrome of a seasonal tropical dry forest in Mexico. Abbreviations: AIC (Akaike information criterion), SE (standard error) and σ^2 (residual variance of random effect). Coefficients significance: * $P \leq 0.05$, $P \leq **0.001$.

Variables	Coefficients	SE	z	AIC	σ^2
Trees				147.7	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-0.33	0.14	-2.34*		
Day-length	-0.33	0.20	-2.64		
<i>Random effects</i>					
Month					0.18
Shrubs				109.1	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-0.13	0.18	-0.74		
Day-length	-0.77	0.25	-3.07**		
<i>Random effects</i>					
Month					0.22
Lianas				89.2	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-0.28	0.26	-1.05		
Day-length	-1.07	0.37	-2.86**		
<i>Random effects</i>					
Month					0.34
Herbs				94.1	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	0.10	0.24	0.43		
Day-length	-2.08	1.17	-1.77		
<i>Random effects</i>					
Month					6.3
Anemochory				104.4	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-1.02	0.27	-3.85**		
Day-length	-0.52	0.13	-3.87**		

Variables	Coefficients	SE	z	AIC	σ^2
<i>Random effects</i>					
Month					0
Autochory				147.7	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-0.19	0.14	1.31		
Day-length	-1.19	0.36	-3.30**		
<i>Random effects</i>					
Month					0.69
Endozochory				129	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	-0.07	0.16	-0.43		
Day-length	0.02	0.29	0.07		
<i>Random effects</i>					
Month					0.44
Epizochory				49.7	
<i>Fixed effects</i>					
Rainfall	0.10	0.69	0.14		
Day-length	-4.74	3.10	-1.53		
<i>Random effects</i>					
Month					7.6

Fig. 1

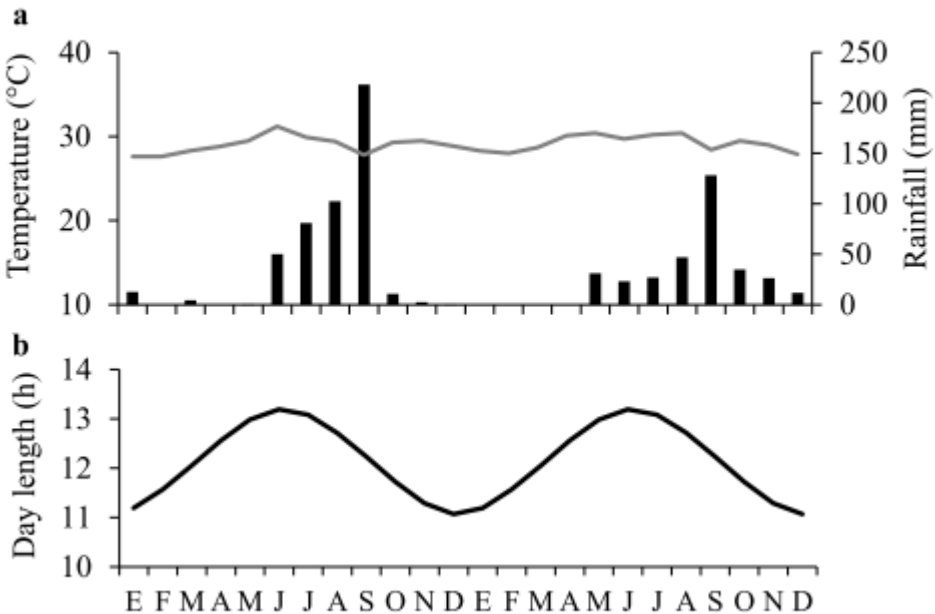


Fig. 2

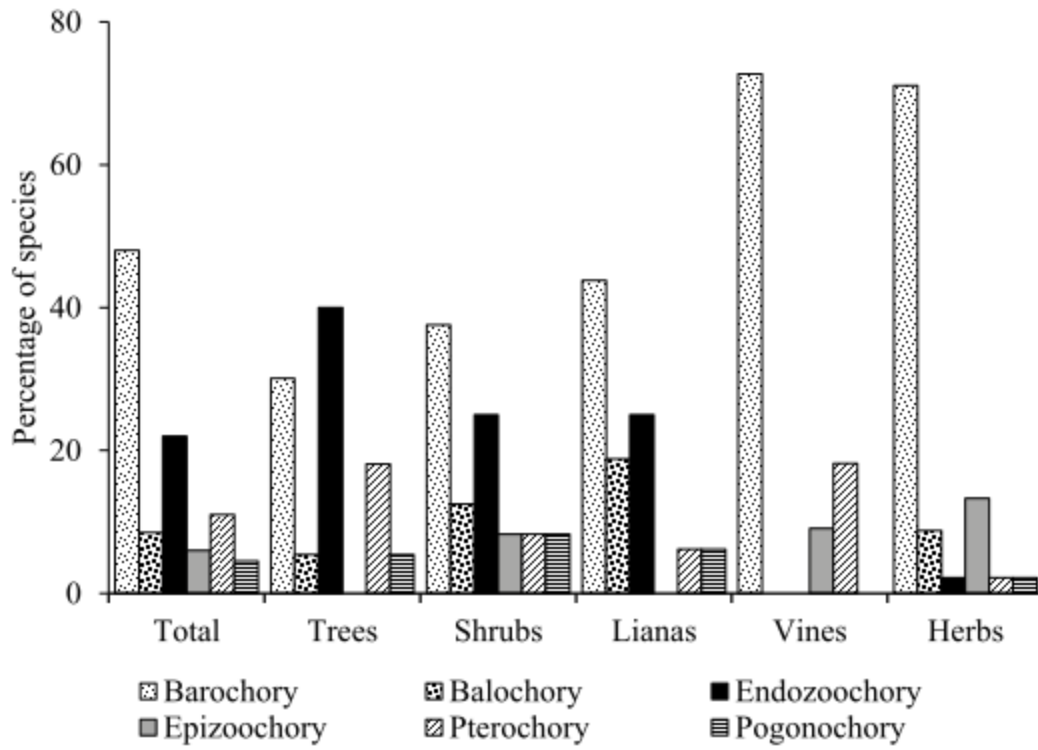


Fig. 3

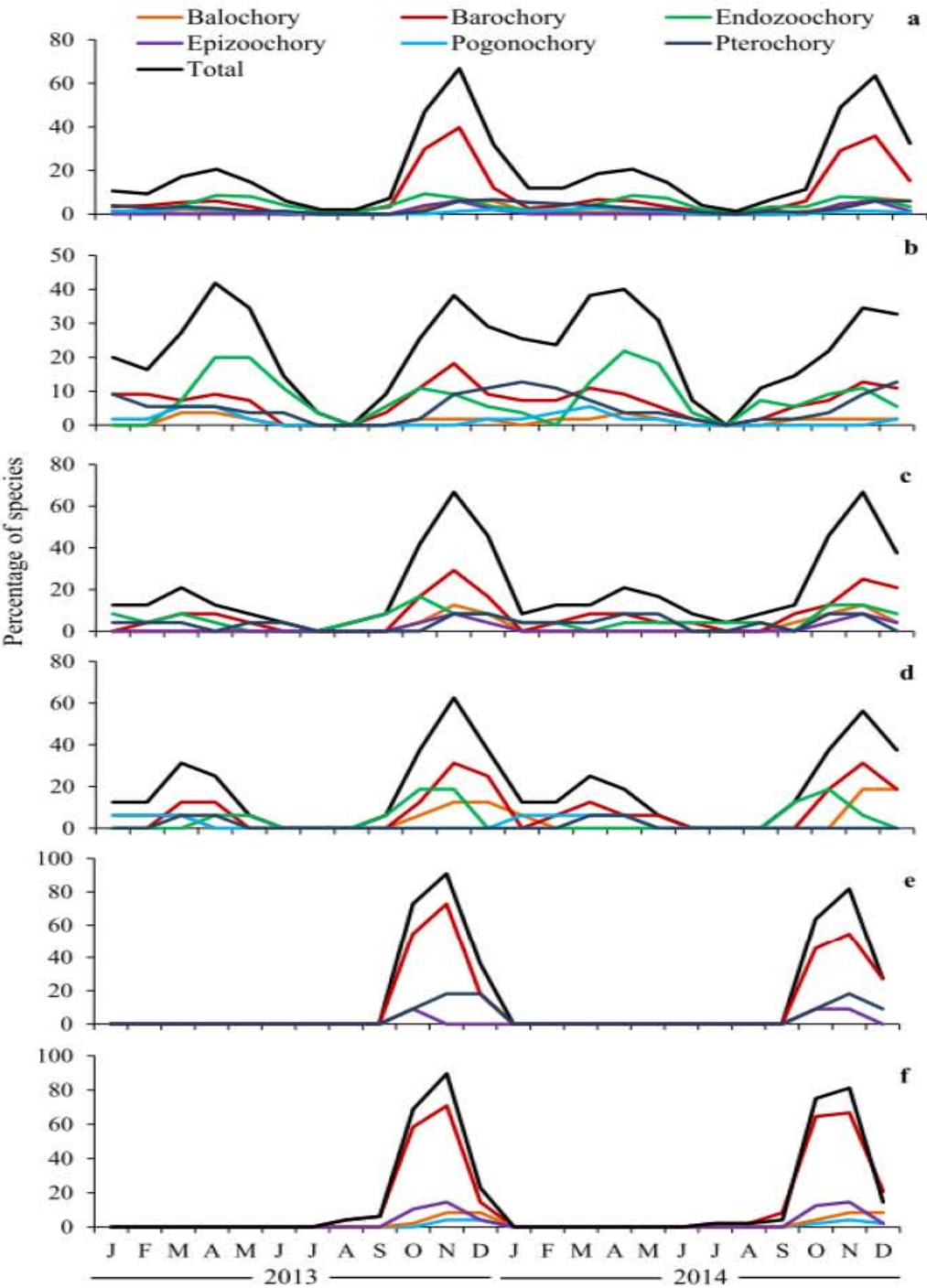
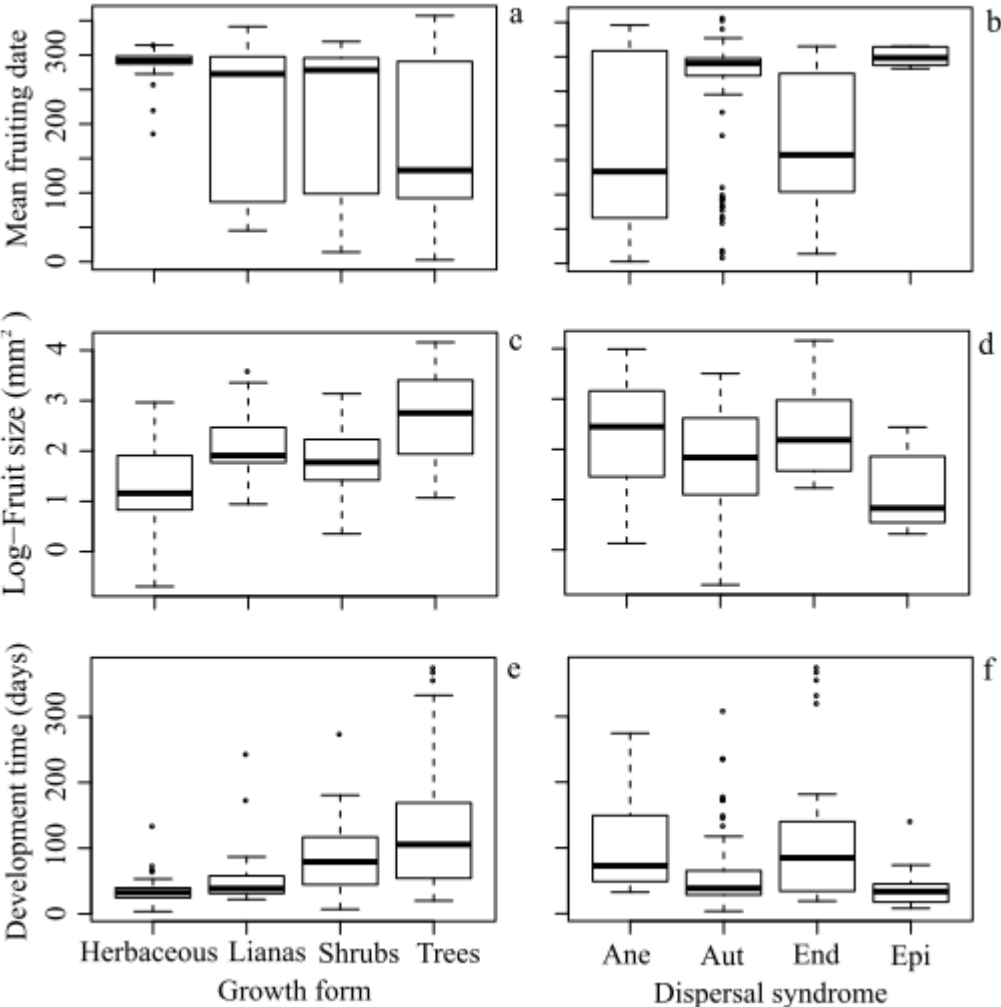


Fig. 4



CAPÍTULO V

RESPUESTA DE GERMINACIÓN Y TIPOS FUNCIONALES DE PLÁNTULAS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO: RELACIÓN DE LA FILOGENIA Y ATRIBUTOS FUNCIONALES

Jorge Cortés-Flores¹, Guadalupe Cornejo-Tenorio¹, Esther Sánchez-Coronado², Alma Orozco-Segovia² and Guillermo Ibarra-Manríquez^{1*}

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701. Col. Ex Hacienda de San José de La Huerta, Morelia, Michoacán, C. P. 58190, México

²Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510, México.

RESUMEN

1. En los bosques tropicales secos la germinación de semillas y el establecimiento de las plántulas están limitados por la estacionalidad en la disponibilidad de agua a lo largo del año. Por lo tanto, para maximizar la germinación y el establecimiento de las plántulas, se espera que diferentes atributos de la historia de vida de las plantas interactúen para favorecer la velocidad de germinación, la apropiación rápida de los recursos y la tasa de crecimiento de las plántulas. Sin embargo, es escasa la información sobre la variación de la respuesta germinativa en las especies de los bosques tropicales secos.
2. Se evaluó la relación de distintos atributos de historia de vida (forma de crecimiento, síndrome de dispersión, temporalidad de la dispersión y el tamaño de la semilla) con la respuesta germinativa (expresada como el tiempo de inicio, la tasa y el porcentaje de germinación) y con los tipos funcionales de plántulas de 110 especies de un bosque tropical seco. Las correlaciones del inicio y la tasa de la germinación con los atributos de historia de vida fueron evaluadas con modelos filogenéticos generalizados de mínimos cuadrados. La relación del porcentaje de germinación y los tipos funcionales de plántulas con los atributos de historia de vida se analizó mediante un modelo de regresión logística filogenética.
3. En todas las correlaciones del peso de las semillas con otros atributos de historia de vida, se observó una fuerte señal filogenética. La forma de crecimiento, el peso de las semillas y el síndrome de dispersión fueron los atributos que más variación explicaron del tiempo de inicio de la germinación. La tasa de germinación tuvo una asociación importante con la forma de crecimiento y síndrome de dispersión. El tipo funcional de plántula se relacionó con la forma de crecimiento y la temporalidad de la dispersión, y la respuesta de germinación fue diferente dependiendo del tipo funcional de plántula.
4. *Síntesis.* Se concluye que la respuesta de germinación y los tipos funcionales de plántulas dependen en gran medida de la forma de crecimiento y asociados con esta, se documentó un conjunto de atributos funcionales evolutivamente conservados, que podrían influir en el establecimiento y la supervivencia de las especies.

Introducción

El periodo comprendido entre la germinación y el establecimiento de una plántula es uno de los momentos más vulnerables en el ciclo de vida de una planta (Kitajima & Fenner 2000; Kennedy *et al.* 2004). Los requerimientos asociados con factores ambientales específicos en estas etapas tempranas del ciclo de vida pueden desempeñar un papel importante en la determinación de los patrones de distribución de especies (Lamont *et al.* 1989; Mustart & Cowling 1993) y pueden actuar de forma impredecible, tanto en una escala temporal (Sales *et al.* 2013) como espacial (Comins *et al.* 1980). Por lo tanto, el éxito de establecimiento de las plántulas depende, en gran parte, de una apropiación rápida de los recursos favorables temporales, lo cual se relaciona con la velocidad de germinación y la tasa de crecimiento de las plántulas (Guttermann 1993), así como con las interacciones bióticas positivas y negativas en la comunidad (Kitajima 2007).

Los patrones de germinación documentados en comunidades templadas y áridas, han permitido visualizar que tienen relación con diferentes atributos funcionales de las plantas (Grime *et al.* 1981; Wang *et al.* 2009). Por ejemplo, hay evidencia de que el tamaño de la semilla se puede relacionar positiva (Moles & Westoby 2004) o negativamente (Wang *et al.* 2009) con la respuesta germinativa de las especies. Además, las semillas de mayor tamaño también han sido asociadas con plántulas más grandes, que pueden tener mayor supervivencia en comparación con las que provienen de semillas pequeñas durante su fase de establecimiento (Milberg & Lamont 1997; Bonfil, 1998; Zanne *et al.* 2005).

En comunidades que presentan una marcada estacionalidad en la precipitación, la temporalidad de la dispersión puede permitir que las semillas escapen temporalmente de condiciones desfavorables para la germinación o el establecimiento de las plántulas. Por lo tanto, se espera que las semillas de las especies que se dispersan al final de las lluvias e inicio de las secas, muestren algún tipo de latencia o bajos porcentajes de germinación (Venable & Lawlor 1983). La respuesta germinativa también ha sido relacionada con el síndrome de dispersión, particularmente muchas de las semillas de especies dispersadas por animales, presentan testas duras que requieren de escarificación mecánica o química para germinar, mientras que, las dispersadas por viento, en general, carecen de latencia física y germinan prontamente (Baskin & Baskin 2001).

No obstante, a pesar de que la germinación de las semillas ha sido ampliamente evaluada con relación a diferentes atributos de la historia de vida de las plantas, la mayor parte de los estudios han analizado su efecto de estos, de manera aislada. Esta estrategia de análisis podría conducir a explicaciones erróneas de los patrones de germinación en las comunidades, ya que se ha documentado que numerosos atributos de historia de vida de las plantas están relacionados y no son filogenéticamente independientes (Grime *et al.* 1981; Wang *et al.* 2009; Xu *et al.* 2014). Por ejemplo, el tamaño de la semilla es un atributo filogenéticamente conservado en diferentes comunidades (Leishman *et al.* 2000) y tiene relación con la dispersión de las semillas y la forma de crecimiento, así como con la emergencia y el establecimiento de las plántulas (Baraloto *et al.* 2005a).

Un número muy reducido de estudios ha evaluado la variación de la germinación entre especies, considerando la filogenia y diferentes atributos de historia de vida de las especies que habitan en comunidades alpinas, áridas y templadas (Grime *et al.* 1981; Wang *et al.* 2009; Xu *et al.* 2014). Sin embargo, aún falta determinar si este conjunto de atributos se relaciona con las estrategias de establecimiento de las plántulas. La transición de la dependencia de las reservas de semillas a la dependencia de recursos externos, puede ser inferida a partir de las características de los cotiledones (Santos & Buckeridge 2004). Por ejemplo, las plántulas con cotiledones fotosintéticos, comenzarán a depender de la disponibilidad de luz antes que aquéllas que tienen cotiledones de reserva. Por lo tanto, determinar los diferentes tipos funcionales de plántulas, a partir de la posición, exposición y función de los cotiledones (Garwood 1996) y examinar qué relación tienen con diferentes atributos de historia de vida, puede proveer información sobre las estrategias de establecimiento de las plántulas en las comunidades.

En los bosques tropicales secos es escasa la información sobre la variación de la respuesta germinativa de las especies. Al respecto, se han estudiado principalmente los patrones de germinación de especies arbóreas (Vieira *et al.* 2008; Braz & de Mattos 2010) y existe un vacío de información para otras formas de crecimiento. En este tipo de ecosistemas, la germinación de semillas y el establecimiento de las plántulas están muy limitados por la estacionalidad en la disponibilidad de agua a lo largo del año (Lieberman & Li 1992; McLaren & McDonald 2003). Se ha sugerido la presencia de diferentes

patrones de germinación asociados con atributos funcionales que pueden favorecer el establecimiento de las plántulas (Garwood 1983; Baskin & Baskin 2001). En este estudio se evaluó la relación de distintos atributos de historia de vida con la respuesta germinativa (expresada como el tiempo, tasa y porcentaje de germinación) y los tipos funcionales de plántulas en las especies de un bosque tropical seco de México. Tomando en cuenta la historia evolutiva de las especies se evalúa, primeramente, si existe una relación entre el tamaño de las semillas, la forma de crecimiento, el síndrome y la temporalidad de la dispersión. Una vez determinado lo anterior se desea responder si estos atributos se relacionan con la respuesta germinativa y los tipos funcionales de plántulas. Se plantea que, debido a las diferencias en la duración del ciclo de vida entre las especies herbáceas y leñosas, se deberán encontrar entre ellas diferentes respuestas de germinación y tipos funcionales de plántulas. Particularmente, se espera que las especies herbáceas o dispersadas por anemocoria y epizocoria, deberán tener semillas más pequeñas, que germinarán rápido y que producirán plántulas con cotiledones fotosintéticos. En contraste, las especies leñosas, dispersadas por endozoocoria y autocoria, se relacionarán con semillas más pesadas, germinación más retardada y plántulas con cotiledones de reserva.

Materiales y métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en Churumuco, Michoacán, México (18°38'-18°44' N y 101°38'-101°41' O; 300 m a.s.l.). Esta región pertenece a la Provincia florística Depresión del Balsas, que es considerada una de las de mayor diversidad y endemismo de México (Rodríguez-Jiménez *et al.* 2005). El clima que se registra en esta zona es semiárido cálido (BSh), con una precipitación total anual promedio de 564 mm, que se distribuye de manera marcadamente estacional (83 % de la lluvia ocurre entre junio y septiembre), lo que da lugar a una larga temporada seca. La temperatura media anual es de 29.4°C y oscila a lo largo del año entre 23 y 36°C.

La vegetación predominante es bosque tropical estacionalmente seco, en el que la mayor parte de las especies arbóreas son deciduas durante la estación seca. Entre las más frecuentes se encuentran *Acacia picachensis*, *Bursera sarukhanii*, *Bursera infernidialis*, *Caesalpinia eriostachys*, *Gossypium lobatum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Heteroflorum*

sclerocarpum y *Lonchocarpus huetamoensis*. Las especies arbustivas son otro componente importante en este bosque (e.g. *Lantana hirta*, *Pouzolzia guatemalana*, *Randia thurberi* o *Zapoteca formosa*), junto con las lianas (e.g. *Combretum fruticosum*, *Galactia acapulcensis*, *Ipomoea robinsonii*, *I. suaveolens*). Además, en este bosque durante la temporada de lluvias se observa la presencia de un alto número de especies herbáceas (e.g. *Euphorbia graminea*, *Salvia uruapana*, *Tagetes erecta*, *Viguiera michoacana*, *Zinnia flavicoma*).

DISERCIÓN Y TAMAÑO LAS DE SEMILLAS

Mediante observaciones mensuales de la fenología de los frutos, se caracterizó durante dos años (enero 2013-diciembre 2014) la temporalidad de la dispersión de 110 especies (53 árboles, 16 arbustos, 12 lianas, 5 trepadoras herbáceas y 24 hierbas). Se calculó el ángulo medio ($\bar{\alpha}$) del tiempo de dispersión mediante estadística circular (Zar 2010). Considerando la fecha de dispersión de las semillas, cada especie fue catalogada en alguno de los cuatro periodos del año reconocidos por los cambios temporales en la precipitación y temperatura (Apéndice 1) en el área de estudio. Particularmente, se tuvieron especies dispersadas en la estación lluviosa (del 21 de junio al 20 de septiembre) y durante la estación seca, la cual fue dividida en tres fases, seca 1 (del 21 de septiembre al 20 de diciembre), seca 2 (del 21 de diciembre al 20 de marzo) y seca 3 (del 21 de marzo al 20 de junio).

El síndrome de dispersión de las especies fue determinado a partir de la morfología de la diáspora y de observaciones en campo. Siguiendo la propuesta de van der Pijl (1982), las especies fueron clasificadas en uno de los siguientes síndromes de dispersión: autocoria activa (dispersión balística), autocoria pasiva (caída de la diáspora por gravedad), pterocoria (dispersión por viento de diásporas aladas), pogonocoria (dispersión por viento de diásporas con apéndices plumosos), endozoocoria (dispersión interna por mamíferos y aves) y epizoocoria (dispersión por adhesión de la diáspora a partes externas de animales).

Se recolectaron tres semillas de 10 individuos, en total 30 por especie. El peso de las semillas se obtuvo con ayuda de una balanza analítica (Ohaus-Explorer®, de 0.01 mg de precisión). Debido a que el tamaño de las semillas difiere entre las especies de la comunidad en cinco órdenes de magnitud, este variable fue log transformada para todos los análisis.

GERMINACIÓN

Durante la etapa de dispersión de cada especie, de cinco individuos se recolectaron frutos sin daños físicos y enfermedades aparentes. Las semillas fueron extraídas de los frutos y separadas por medio de flotación, para eliminar las vanas o no viables, excepto en las especies que presentan semillas muy livianas (Vázquez-Yanes *et al.* 1997). En estas últimas, se presionó cada semilla ligeramente con una pinza fina para elegir las más firmes; cuando no presentaban esta condición se consideraron como inviables. En una casa de malla con un 80 % de sombra se colocaron 10 semillas en bolsas forestales (10 × 10 × 30 cm), de los cinco individuos mencionados previamente (10 semillas por bolsa, en total, 50 semillas). Se utilizó un sustrato conformado de peat-moss, arena y arcilla en una proporción 2:1:1. Las semillas fueron ligeramente enterradas (a una profundidad aproximadamente del ancho de cada semilla) y se aplicó riego cada tercer día. La emergencia de la radícula (germinación) se registró cada tercer día durante un máximo de 60 días. La germinación acumulada se ajustó a una curva sigmoïdal exponencial mediante el programa Table Curve 2D, version 3 (SPSS, Inc., Chicago, IL) y a partir de la pendiente, en el punto de inflexión de la curva (primera derivada máxima), se calculó la tasa de germinación. También se determinó el tiempo de inicio de la germinación y el porcentaje máximo de germinación.

TIPOS FUNCIONALES DE PLÁNTULAS

Debido a que no en todas las especies se observó germinación, para obtener las plántulas de las especies que no germinaron, se aplicó algún tratamiento pregerminativo para inducir la germinación. Cuando en las plántulas se observó la segunda o tercera hoja, se colectaron cinco individuos de cada especie. Se hizo una descripción morfológica de las plántulas y tomando en cuenta la posición (epígea o hipógea), la exposición (fanerocotilar o criptocotilar) y la función (foliáceo o de reserva) de los cotiledones, se asignó el tipo funcional de plántula de acuerdo con Garwood (1996), quien reconoce ocho tipos funcionales de plántulas. Sin embargo, en este estudio se reconocieron tres: (i) FEF, fanerocotilar epígea con cotiledones foliáceos, (ii) fanerocotilar epígea con cotiledones de reserva y (iii) criptocotilar hipógea con cotiledones de reserva.

RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

Se construyó un árbol filogenético para 110 especies, utilizando el comando Phylomatic del software PHYLOCOM (Webb & Donoghue 2005). La reconstrucción filogenética se hizo a partir de una hipótesis reciente de la filogenia de las Angiospermas (árbol R20120829; APGIII 2009). A pesar de que el árbol sólo está resuelto a nivel de familias, no fue posible resolver las politomías existentes debido a la escasez de datos moleculares y estudios filogenéticos de las especies del área de estudio. Por lo tanto, en los análisis subsecuentes, las politomías fueron resueltas mediante la función multi2di del paquete ‘ape’ (Paradis *et al.* 2004) en R (R Development Core Team 2014). Se utilizó el algoritmo bladj del software PHYLOCOM (Webb *et al.* 2008) para calibrar las longitudes de las ramas de la filogenia de manera proporcional con las edades de divergencia de los mayores clados de las angiospermas propuestas por Bell *et al.* (2010). Se hizo un mapeo filogenético del peso de la semilla y el tipo funcional de plántula, Para el primer atributo se usó la función ‘contmap’ del paquete phytools (Revell 2012) en R, que estima estados ancestrales para nodos internos usando Máxima verosimilitud y luego interpola los estados a lo largo de las ramas del árbol usando la ecuación (2) de Felsenstein (1985). Para el tipo de plántula, que es un carácter discreto y multiestado, se utilizó la función ‘ace’ del paquete phytools, que reconstruye el estado ancestral marginal en cada nodo y calcula el conjunto de probabilidades utilizando el método bayesiano empírico y un modelo de evolución de carácter de tasa única (Equal Rates).

ANÁLISIS DE DATOS

Se analizó el efecto de la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión en la frecuencia de los tipos funcionales de plántulas, usando un modelo loglineal (Crawley 2009). La relación de la tasa y tiempo de inicio de germinación con los atributos funcionales, considerados como variables explicativas de la respuesta de germinación (el peso de las semillas, la fenología de dispersión, la forma de crecimiento, el síndrome de dispersión y el tipo de plántula), fue analizada con un modelo filogenético generalizado de mínimos cuadrados (PGLS) usando el paquete ‘caper’ (Orme *et al.* 2012) en R. Este método considera la no independencia filogenética de los datos, incorporando en el modelo una matriz de covarianzas filogenéticas entre las especies y teniendo como medida de señal filogenética el parámetro lambda de Pagel (λ) calculado por máxima verosimilitud.

Entonces, cuando $\lambda = 0$ hay independencia filogenética, mientras que cuando $\lambda = 1$ existe señal filogenética Browniana (Freckleton *et al.* 2002). Debido a las similitudes en los atributos estudiados entre las especies de hierbas y de trepadoras herbáceas, estas se agruparon como herbáceas, las pterócoras y pogonócoras como anemócoras y las balócoras y barócoras como autócoras.

Implementando un modelo de regresión logística filogenética (Ives & Garland 2010) se analizó la relación del porcentaje de germinación con los atributos funcionales. El nivel de correlación filogenética es estimado mediante el parámetro alfa (α), aunque matemáticamente α puede tomar cualquier valor real, los límites establecidos para este parámetro van de -4 (no se presenta señal filogenética) a 4 (existe señal). Este análisis fue implementado en el paquete ‘phylolm’ (Ho & Hane, 2016) en R.

Resultados

RELACIONES ENTRE ATRIBUTOS FUNCIONALES

El 56 % de las especies dispersan sus semillas en la temporada seca 1 (octubre-diciembre), 21 % en la 2 (enero-marzo), 18 % en la 3 (abril a junio) y sólo el 9 % durante la época de lluvias (julio a septiembre). No se detectó un efecto significativo de la interacción entre la forma de crecimiento, la temporalidad y el síndrome de dispersión ($\chi^2 = 0.42$, $df = 2$, $P = 0.97$). En promedio, el peso de las semillas de las especies de la comunidad fue de 0.126 ± 0.03 g, con un intervalo de 0.0010 a 2.34 g (Fig. 1). Se encontró una relación significativa entre el peso de las semillas y la temporalidad de la dispersión (Fig. 2), con un valor importante de señal filogenética ($F_{3, 106} = 2.75$, $R^2 = 0.09$, $P < 0.01$, $\lambda = 0.59$). Las semillas de las especies que se dispersan en el periodo de lluvias son más pesadas que las de los tres periodos secos del año ($P < 0.001$).

El tamaño de las semillas difiere significativamente en relación con la forma de crecimiento ($F_{3, 106} = 5.96$, $R^2 = 0.18$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.53$). Las semillas de las especies herbáceas son de menor tamaño en comparación con las especies leñosas ($P < 0.01$), mientras que, dentro de esta última forma de crecimiento, sólo se observaron diferencias entre los arbustos y los árboles ($P = 0.007$). La relación entre el síndrome de dispersión y el tamaño de las semillas fue significativa y la filogenia de las especies tuvo un efecto altamente importante ($R^2 = 0.17$, $F_{3, 106} = 5.59$, $P = 0.001$, $\lambda = 0.60$). Las especies

dispersadas por epizooecoria presentan semillas de menor peso en comparación con las autócoras, anemócoras y endozoócoras, sin que estos tres últimos síndromes muestren diferencias entre sí (Fig. 2).

RESPUESTA DE GERMINACIÓN

En promedio la germinación de las semillas inició a partir de día 12.06 (Fig. 1) y el modelo que incluyó la forma de crecimiento, el peso de las semillas y el síndrome de dispersión fue el que más variación explicó del tiempo de inicio de la germinación ($R^2 = 0.23$, $F_{7, 74} = 3.18$, $P = 0.005$, $\lambda = 0.00$). Cabe señalar que se observó una interacción importante entre el peso de las semillas y la forma de crecimiento, en particular, la germinación ocurrió en menor tiempo en las especies herbáceas que son las que presentan semillas de menor peso (8.98 ± 2.04 días), mientras que en las especies arbóreas y las lianas que tienen semillas más pesadas, transcurrieron más días para el inicio de la germinación 14.12 ± 0.95 y 12.49 ± 2.4 , respectivamente (Fig. 2). Las especies autócoras también se relacionaron con tiempos de inicio de germinación más prolongados (12.56 ± 1.98) y las epizoócoras con respuestas más rápidas (8.86 ± 0.52 ; Fig. 2).

La tasa de germinación promedio fue de $22.51 \text{ \% días}^{-1}$ (Fig. 1) y se relacionó con la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión ($R^2 = 0.14$, $F_{6, 75} = 2.13$, $P = 0.05$, $\lambda = 0.00$). En las especies arbóreas se observó una tasa de germinación más alta ($26.74 \pm 1.98 \text{ \% días}^{-1}$). Las especies autócoras se relacionaron con tasas más altas de germinación (30.07 ± 2.68), mientras que las epizoócoras (21.97 ± 2.66 ; Fig 2).

El porcentaje de germinación en la comunidad osciló entre 0 (29 especies) y 100% (3) y fue mayor al 50 % en 34 especies. El modelo de regresión logística filogenética mostró que el porcentaje de germinación se relacionó de forma significativa con la forma de crecimiento y la temporalidad de la dispersión (Table 1). En general las especies leñosas se relacionaron positivamente con la germinación. En las especies de árboles, arbustos y lianas, la proporción de especies en las que se observó germinación fue alto y similar, con un 81, 80 y 84 %, respectivamente. Por el contrario, en el 48 % de las hierbas, no se registró este evento. Las especies que se dispersan en la temporada de lluvias mostraron una relación negativa y significativa con la germinación, ya que el 66 % no germinaron. En

contraste, se observó una relación positiva con la germinación de las especies que se dispersan en los tres periodos de la temporada seca (Table 1).

TIPOS FUNCIONALES DE PLÁNTULAS

Independientemente de la forma de crecimiento, el síndrome de dispersión o la fenología de la dispersión, el tipo funcional de plántula phanerocotylar epigeal with foliaceous cotyledons (PEF) fue el predominante (56 %), seguido del phanerocotylar epigeal with reserve storage cotyledons (PER, 39 %), mientras que el menos frecuente fue el cryptocotylar hypogeal with reserve storage cotyledon (CHR, 5 %; Fig. 3).

Tomando en cuenta la filogenia de las especies, el modelo que incluyó la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión fue el que mejor se ajustó para explicar la presencia de plántulas PER. Sin embargo, sólo la forma de crecimiento arbórea se relacionó positivamente con la frecuencia de plántulas PER. No se encontró relación de los atributos de historia de vida con las plántulas PEF (Table 1). El tipo funcional de plántula mostró una relación importante con peso de la semilla ($F_{2, 107} = 5.61$, $P = 0.004$, $\lambda = 0.78$). Las especies con plántulas CHR se relacionaron con semillas más pesadas, en comparación con las que tienen plántulas PER y PEF. Se documentó una relación entre el tiempo de inicio de la germinación y el tipo funcional de plántula, sin influencia de la historia evolutiva de las especies ($F_{2, 107} = 10.78$, $P < 0.001$, $\lambda = 0.00$). Las especies con plántulas PER, en promedio, exhibieron mayores valores en el tiempo de inicio de la germinación, en comparación con lo observado en las especies con plántulas PEF. La tasa de germinación se relacionó con el tipo funcional de plántula ($F_{2, 107} = 4.53$, $P = 0.01$, $\lambda = 0.00$). Las plántulas PER mostraron mayores tasas de germinación en comparación con las PEF. Sin un efecto de la historia evolutiva de las especies, no se encontró relación entre los tipos funcionales de plántulas con el porcentaje de germinación (Table 1).

Discusión

RELACIONES ENTRE ATRIBUTOS FUNCIONALES

De manera similar con lo documentado en otras comunidades (Leishman *et al.* 1995, Westoby *et al.* 1996; Moles & Westoby 2004), el tamaño de las semillas en este bosque tropical seco mostró una variación de más de cinco órdenes de magnitud (0.0010 a 2.34 g).

En todas las correlaciones del peso de las semillas con otros atributos, se observó un importante efecto de la filogenia, lo cual es consistente con el planteamiento de que se trata de un atributo conservado a nivel de distintas categorías taxonómicas como orden, familia o género (Mazer 1990; Lord *et al.* 1995; Norden *et al.* 2009). Sin embargo, Leishman *et al.* (1995) documentaron que la forma de crecimiento explica el 20 % de la variación en el tamaño de la semilla en diferentes floras. En el presente estudio, la forma de crecimiento explicó el 18 % de la variación del peso de las semillas, particularmente las semillas más livianas se asociaron con las especies herbáceas y arbustivas, mientras que las lianas y los árboles tienen semillas de mayor peso. Esta relación entre el tamaño de la semilla y la forma de crecimiento se ha documentado en diferentes comunidades áridas y templadas (e.g. Mazer 1989; Jurado *et al.* 1991; Leishman & Westoby 1994; Zhang *et al.* 2004).

El síndrome de dispersión sólo se relacionó con el 17 % de la variación en el peso de las semillas, contrastando con otras comunidades en las que este atributo explicó el 29 % (Leishman *et al.* 1995). Un patrón consistente con otros estudios (Westoby *et al.* 1996; Moles *et al.* 2007), es que las especies dispersadas por epizoocoria se relacionaron con semillas de menor peso mientras que, las especies endozoócoras y autócoras, con semillas más pesadas. La temporalidad de la dispersión explicó sólo el 0.08 % de la variación en el tamaño de semillas. Únicamente las especies que se dispersan al final de la temporada seca se asociaron con semillas de mayor tamaño. Lo anterior difiere de Sautu *et al.* (2006), quienes no encontraron diferencias en la masa y materia seca de las semillas entre distintas estaciones del año en las especies de un bosque tropical estacional. El resultado observado en las especies estudiadas puede relacionarse con el hecho de que la totalidad de las especies que se dispersan antes de la temporada de lluvias, presentan la forma de crecimiento leñosa, la cual se relacionó con semillas de mayor tamaño (Fig. 2).

Es interesante mencionar que sólo el 9% de las especies dispersan sus semillas durante la temporada de lluvias y este patrón fenológico contrasta con otros estudios en comunidades estacionales, en las que un alto porcentaje de especies se dispersan en esta estación (42 %; Garwood 1983, 85 %; Griz & Machado 2001, 33 %; Sautu *et al.* 2006). Entonces, dado el bajo número de especie que se dispersan durante la temporada de lluvias, en la comunidad bajo estudio es baja la importancia relativa de la temporalidad de la dispersión como un mecanismo de control de la germinación.

RESPUESTA DE GERMINACIÓN

Se observó una interacción significativa entre el peso de la semilla y la forma de crecimiento cuando se analizó el inicio de la germinación. Las especies herbáceas, que son las que en promedio tienen semillas de menor peso, fueron las que germinaron en menos días en comparación con las especies arbóreas y las lianas (Fig. 2). La relación entre la forma de crecimiento y el inicio de la germinación, también se ha documentado en otros estudios desarrollados en comunidades templadas y alpinas (Grime *et al.* 1981; Xu *et al.* 2014), al igual que la relación positiva del peso de las semillas con el tiempo de inicio de la germinación (Nordem *et al.* 2009; Xu *et al.* 2014).

La tasa de germinación se relacionó con la forma de crecimiento y el síndrome de dispersión. Es interesante que las especies arbóreas y autócoras, que mostraron respuestas más retardadas de germinación, son las que presentan las mayores tasas de germinación. Del mismo modo, las especies herbáceas y las dispersadas por epizoocoria que tienen respuestas de germinación más rápidas, en contraste tuvieron tasas de germinación más bajas. Estos patrones de germinación observados en las especies de este bosque tropical seco, pueden estar relacionados con la duración del ciclo de vida de las plantas y las estrategias de supervivencia y reproducción asociadas, en respuesta a la marcada y corta estación de crecimiento. Debido a que las especies herbáceas tienen ciclos de vida cortos, una respuesta de germinación pronta puede incrementar la probabilidad de establecimiento de las plántulas y además permitiría que las plantas alcancen un tamaño mayor antes de la reproducción. Por otra parte, debido a la incertidumbre climática, una baja tasa de germinación puede relacionarse con una estrategia de aseguramiento de la progenie, al prolongar este evento temporalmente e incrementar la probabilidad de que la semilla germine en condiciones más favorables para el establecimiento de la plántula (Venable & Lawlor 1980; Donahue *et al.* 2010). La respuesta de germinación más retardada observada en las especies leñosas, puede relacionarse la presencia de semillas de mayor tamaño, las cuales se relacionan de forma positiva con el tiempo de inicio de la germinación (Norden *et al.* 2009; Xu *et al.* 2014). Sin embargo, este patrón contrasta con la hipótesis que plantea que las especies con semillas más grandes deben germinar rápidamente para evitar la

depredación pos-dispersión (Janzen 1971) y sugiere un mecanismo parecido al descrito previamente para las especies herbáceas.

De manera coincidente con otros estudios (Grime *et al.* 1981; Xu *et al.* 2014), en esta comunidad, las especies que dispersan sus semillas por epizoocoria se relacionaron con una respuesta más rápida de germinación, mientras que las autócoras mostraron una respuesta más retardada. Este resultado coincide con la tendencia de que, en las especies con menor capacidad de dispersión, la germinación puede ser más retardada y que las asociadas con mecanismos que favorecen este proceso a mayores distancias tienen una rápida germinación (Venable & Lawlor, 1980; Wang *et al.* 2009).

El porcentaje de germinación se relacionó de forma positiva con las especies arbóreas y de manera negativa con las herbáceas. También se observaron diferencias en el porcentaje de germinación entre las diferentes estaciones del año. La ausencia de germinación en las especies herbáceas, también ha sido observada en otros estudios en los que se plantea que esta puede ser una forma de escape a condiciones desfavorables. De esta forma, muchas semillas de especies anuales permanecen sin germinar formando parte del banco de semillas, lo que ha sido interpretado como una estrategia para asegurar un establecimiento exitoso (bet-hedging) ante ambientes impredecibles (Venable & Lawlor 1980).

TIPOS FUNCIONALES DE PLÁNTULAS

La frecuencia de uno u otro tipo funcional de plántula en una comunidad, ha sido relacionado con diferentes atributos de historia de vida de las plantas y las restricciones bióticas y abióticas para su establecimiento (Moles *et al.* 2005). En este estudio, se reconocieron tres tipos funcionales de plántulas, en orden, el tipo funcional más frecuente fue PEF, seguido de PER y CHR (Fig. 3). La dominancia en las especies de plántulas PEF ha sido registrada en otras comunidades tropicales húmedas (Garwood 1983; Ibarra-Manríquez *et al.* 2001; Zanne *et al.* 2005). Sin embargo, a diferencia de estas últimas comunidades, donde las plántulas CHR, también son altamente frecuentes, en nuestro estudio fueron escasas.

En general, un patrón sugerido es que las plántulas con cotiledones epigeos y foliáceos son más comunes en los bosques secos, mientras que las de cotiledones de reserva

e hipogeos lo son en los bosques tropicales húmedos (Baraloto & Forget 2007). La alta frecuencia de especies con plántulas PEF en la comunidad estudiada puede explicarse porque este tipo de plántulas responden más rápidamente a la disponibilidad de luz, ya que tienen una mayor asignación inicial al tejido fotosintético, lo cual podría ser importante en sitios como los bosques secos, donde el factor limitante no es la disponibilidad de luz, sino la provisión de agua (Kitajima 1994, Baraloto *et al.* 2005b).

En este estudio, las especies con plántulas de tipo CHR se relacionaron con semillas de mayor peso, mientras que las PER y PEF se relacionaron al respecto negativamente. Este resultado es consistente con el planteamiento de que las semillas más grandes se relacionan con cotiledones hipogeos, mientras que las semillas más pequeñas tienden a tener cotiledones epigeos y foliáceos (Garwood 1996; Ibarra-Manríquez *et al.* 2001; Zanne *et al.* 2005). No obstante, es interesante mencionar que la filogenia de las especies tuvo un efecto importante en la correlación entre el peso de las semillas y el tipo de plántula (Fig. 4). Diferentes estudios sugieren que el tamaño de la semilla y el tipo de cotiledones muestran cambios evolutivos correlacionados entre sí (Ibarra-Manríquez *et al.* 2001; Zanne *et al.* 2004). El tamaño de la semilla afecta su capacidad de dispersión y las posibilidades de establecimiento de la plántula, por lo que es una característica altamente importante en términos ecológicos y, por lo tanto, es considerado un atributo evolutivamente estable de las especies (Harper 1970; Rees & Westoby 1997).

La forma de crecimiento arbórea se relacionó positivamente con la frecuencia de plántulas PER, las cuales además mostraron germinación más retardada, sin embargo, debe mencionarse que existe un importante efecto filogenético asociado con este patrón. Particularmente, fue evidente el conservadurismo de este tipo funcional de plántulas en las especies de la familia Fabaceae. Como ya se había mencionado previamente, en las especies leñosas, la presencia de cotiledones de reserva asociados con semillas de mayor tamaño, puede conferirles a estas plantas mayores probabilidades de supervivencia, ya que las reservas metabólicas adicionales presentes en las semillas grandes pueden amortiguar las pérdidas de carbono ante eventos impredecibles de lluvia (Baraloto *et al.* 2005b) o herbivoría de las semillas o plántulas. En contraste, las especies herbáceas, que en su mayoría se relacionaron con plántulas PEF, también son las que relacionaron con menor tiempo de inicio de la germinación. Esta relación entre la forma de crecimiento, el tipo de

plántula y el inicio de la germinación, puede reflejar una estrategia asociada con el establecimiento de las plántulas. Por ejemplo, en las especies herbáceas, una germinación rápida y la presencia de plántulas con cotiledones fotosintéticos que usan la luz como la principal fuente de energía, les puede permitir un rápido establecimiento, antes de lo que podrían hacerlo si tuvieran cotiledones de almacenamiento (Kitajima *et al.*, 2002). Sin embargo, es necesario explorar experimentalmente cómo es el proceso de establecimiento en especies con diferente forma de crecimiento asociadas con diferentes tipos funcionales de plántulas, bajo condiciones naturales. Nuestros resultados sugieren que existe una serie de estrategias de germinación relacionadas con diferentes atributos de historia de vida y la filogenia de las especies. La forma de crecimiento es el atributo que mayor influencia tiene en la respuesta de germinación de las especies, debido a las diferencias en la duración de sus ciclos de vida, principalmente entre especies herbáceas y leñosas. En consecuencia, asociados con la forma de crecimiento, se documentó un conjunto de atributos funcionales evolutivamente conservados, que podrían influir en el establecimiento y la supervivencia de las especies.

References

- APG III. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Baraloto, C., Forget, P.M. & Goldberg, D.E. (2005a) Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93, 1156-1166.
- Baraloto C. Goldberg D. E. Bonal, D. (2005b) Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86: 2461-2472
- Baraloto, C., & Forget, P.M. (2007) Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in Neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 94, 901-911.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2001) *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Lexington, KY: Academic
- Bell, C.D., Soltis, D.E. & Soltis, P. S. (2010) The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany*, 97, 1296–1303.
- Braz, M.I.G. & de Mattos, E.A. (2010) Seed Dispersal phenology and germination characteristics of a drought-prone vegetation in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 42, 327–335.
- Comins, H.N., Hamilton, W.D. & May, R.M. (1980) Evolutionarily stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 82, 205–230.
- Crawley, M.J. (2009) *The R book*. Chichester, England: Wiley & Sons
- Donohue, K., de Casas R.R., Burghardt, L., Kovach, K. & Willis, C. (2010) Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 41, 293-319.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125, 1–15.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist*, 160, 712–726.
- Garwood, N.C. (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53, 159–181.

- Garwood, N.C. (1996) Functional morphology of tropical tree seedlings. The ecology of tropical forest tree seedlings. Man and the Biosphere series (ed. Swaine M.D) UNESCO, Paris and Parthenon, Paris, France.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J. & Band, S.R. (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology*, 69: 1017–1059.
- Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. (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.
- Gutterman, Y. (1993) *Seed Germination in Desert Plants*. Springer Verlag, Berlin.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. London, Academic Press.
- Ho, L.S.T. & Ane, C. (2014) A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. *Systematic Biology*, 63, 97–408.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M. & Oyama, K. (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88, 1801–1812.
- Ives, A.R. & Garland, T. (2010) Phylogenetic logistic regression for binary dependent variables. *Systematic Biology*, 59, 9–26.
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Jurado, E., Westoby, M. & Nelson, D. (1991) Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of central Australian plants. *Journal of Ecology*, 79, 811–830.
- Kennedy, P.G., Hausmann, N.J., Wenk, E.H. & Dawson, T.E. (2004) The importance of seed reserves for seedling performance: An integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. *Oecologia*, 141, 547–554.
- Kitajima, K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419–428.
- Kitajima, K. & Fenner, M. (2000). Seedling regeneration ecology. *Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (ed. M. Fenner), pp. 331–360. CAB International, Wallingford.
- Kitajima, K., Mulkey, S.S., Samaniego, M. & Wright, S.J. (2002). Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*, 89, 1925–1932.

- Kitajima, K. (2007). Seed and seedling ecology. *Handbook of Functional Plant Ecology*. (eds. F. Pugnaire & F. Valladares), pp. 549-579. Marcel Dekker, NY.
- Lamont, B.B., Enright, N.J. & Bergl, S.M. (1989) Coexistence and competitive exclusion of *Banksia hookeriana* in the presence of congeneric seedlings along a topographic gradient. *Oikos* 56, 39–42.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. (1994) Hypotheses on seed size: tests using the semiarid flora of western New South Wales, Australia. *The American Naturalist*, 143, 890–906.
- Leishman, M.R., Westoby, M. & Jurado, E. (1995) Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology*, 83, 517–530.
- Leishman, M.R., Wright, I., Moles, A. & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. M. Fenner), pp. 31–57. CAB International, Wallingford, UK.
- Lieberman, D. & Li, M. (1992) Seedling recruitment patterns in tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science*, 3, 375–382.
- Lord, J., Westoby, M., & Leishman, M. (1995). Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist*, 146, 349–364.
- Mazer, S.J. (1989) Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. *Ecological Monographs*, 59, 153–175.
- Mazer, S.J. (1990) Seed mass variation of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 4: 326–358.
- McLaren, K.P. & McDonald, M.A. (2003) The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183, 61–75.
- Milberg, P. & Lamont, B.B. (1997) Seed cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New Phytologist*, 137, 665–672.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004) Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92, 384–396.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J. & Westoby, M. (2005) Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 10540–10544.

- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R. et al. (2007) Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 109–116.
- Mustart, P.J. & Cowling, R.M. (1993) Effects of soil and seed characteristics on seed germination and their possible roles in determining field emergence patterns of four Agulhas Plain (South Africa) Proteaceae. *Canadian Journal of Botany*, 71, 1363–1368.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. C. & Chave, J. (2009) The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23, 203–210.
- Orme, C.D.L., Freckleton, R.P., Thomas, G. H., Petzoldt, T., Fritz, S.A. & N. J. B. Isaac. (2012) CAPER: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 145–151.
- Paradis, E, Claude, J. & Strimmer. K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Rodríguez-Jiménez, C., Fernández-Nava, R., Arreguín-Sánchez M.L. & A. Rodríguez-Jiménez. (2005) Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20, 73–99.
- Rees, M. and Westoby, M. 1997. Game theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos*, 78, 116–126.
- Sales, N.M., Pérez-García, F. & Silveira, F.A.O. (2013) Consistent variation in seed germination across an environmental gradient in a Neotropical savanna. *South African Journal of Botany*, 87, 129–133.
- Santos, H.P. & Buckeridge, M.S. (2004) The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* L. under different light conditions. *Annals of Botany*, 94, 819–830.
- Sautu, A., Baskin, J.M., Baskin, C.C. & Condit, R. (2006) Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Forest Ecology and Management*, 234, 245-263.
- van der Pijl, L. (1972) Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Nueva York.

- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas, M., Sánchez-Coronado, M. E. & Cervantes, V. (1997). La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. La ciencia para todos, México, D. F.
- Venable, D.L. & Lawlor, L. (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*, 46, 272–282.
- Vieira, D.L.M., Vinícius, V. de L. & Cássio, A.S. (2008) Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology Management*, 256, 471–481.
- Wang, J.H., Baskin, C.C., Cui, X.L. & Du, G.Z. (2009) Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semiarid zone species from northwest China. *Evolutionary Ecology*, 23, 827–846.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: tree retrieval for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181-183.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Westoby, M., Leishman, M.R. & Lord, J. (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B*, 351, 1309–1318.
- Xu, J., Li, W., Zhang, C., Liu, W. & Du, G. (2014) Variation in seed germination of 134 common species on the Eastern Tibetan plateau: phylogenetic, life history and environmental correlates. *Plos one*, 9, e98601.
- Zanne, A.E., Chapman, C.A. & Kitajima, K. (2005) Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. *American Journal of Botany*, 92, 972-978.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Zhang, S.T., Du G.Z. & Chen, J.K. (2004) Seed size in relation to phylogeny, growth form and longevity in a subalpine meadow on the east of the Tibetan Plateau. *Folia Geobot*, 39, 129–142.

Table 1. Regresión logística filogenética para analizar la relación del porcentaje de germinación con distintos atributos de la historia de vida de las plantas. Alpha: phylogenetic signal. AIC: Akaike information criterion.

Parameter	Estimate	ES	<i>t</i> score	<i>P</i>	<i>Alpha</i>	<i>P</i>	<i>AIC</i>
<i>Germination percentage</i>					0.053	0.013	124.51
Lianas	1.41	0.97	1.44	0.14			
Shrubs	1.56	0.85	1.84	0.06			
Trees	1.55	0.72	2.13	0.03			
Dry 2	0.34	0.75	0.45	0.65			
Dry 3	1.26	0.99	1.27	0.20			
Rain	-1.70	0.85	-1.98	0.04			
Autochory	0.93	0.78	1.20	0.23			
Endozoochory	0.09	0.77	-0.12	0.89			
Epizoochory	0.04	1.12	0.04	0.96			
PEF	-0.64	1.08	-0.59	0.55			
PER	0.77	1.14	0.67	0.49			
<i>Functional seedling type</i>							
PER							
Anemochory	-0.17	0.97	-0.17	0.85	0.0022	0.003	105.71
Autochory	0.002	0.53	0.004	0.99			
Endozoochory	-0.18	0.55	-0.33	0.74			
Epizoochory	0.98	0.91	1.08	0.27			
Herbs	-0.99	1.15	-0.85	0.39			
Lianas	1.00	0.69	1.42	0.15			
Shrubs	0.68	0.65	1.03	0.30			
Trees	1.50	0.60	2.46	0.013			
PEF							
Autochory	0.35	0.39	0.89	0.36	0.001	0.0005	95.58
Endozoochory	0.018	0.41	0.04	0.96			
Epizoochory	0.76	0.79	0.96	0.33			
Dry 2	-0.81	0.44	-1.84	0.06			

Dry 3	-0.36	0.34	-1.06	0.28
Rain	0.004	0.42	0.001	0.99

Fig. 1. Histograma de frecuencias del peso de las semillas, el porcentaje, la tasa y el inicio de la germinación en las especies de un bosque tropical seco de México.

Fig. 2. Respuesta germinativa en especies con distinta forma de crecimiento, síndrome de dispersión y fenología de dispersión en un bosque tropical seco de México. Time lag of germination (a-c), germination rate (d-g) and germination percentage (h-j).

Fig. 3. Frecuencia de los tipos funcionales de plántulas en especies con diferente forma de crecimiento, síndrome de dispersión y fenología de dispersión en un bosque tropical seco de México.

Fig. 4. (a) Mapeo del peso de la semilla (mg) y (b) del tipo funcional de plántula lo largo de las ramas y nodos del árbol filogenético construido para las especies estudiadas de un bosque tropical seco de México.

Apéndice 1. Datos mensuales de precipitación, temperatura y longitud del día (latitud 19°) durante dos años (2013-2014), obtenidos de la estación meteorológica de Infiernillo, Michoacán, México.

Fig. 1

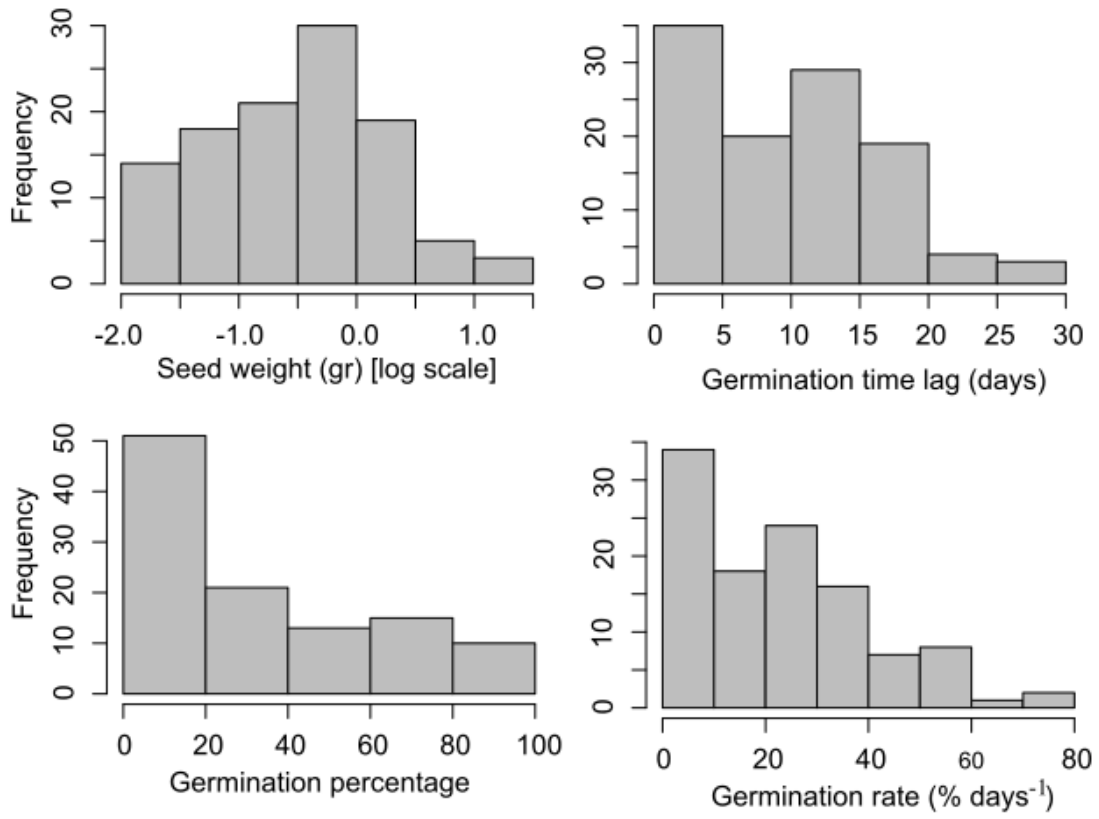


Fig. 2

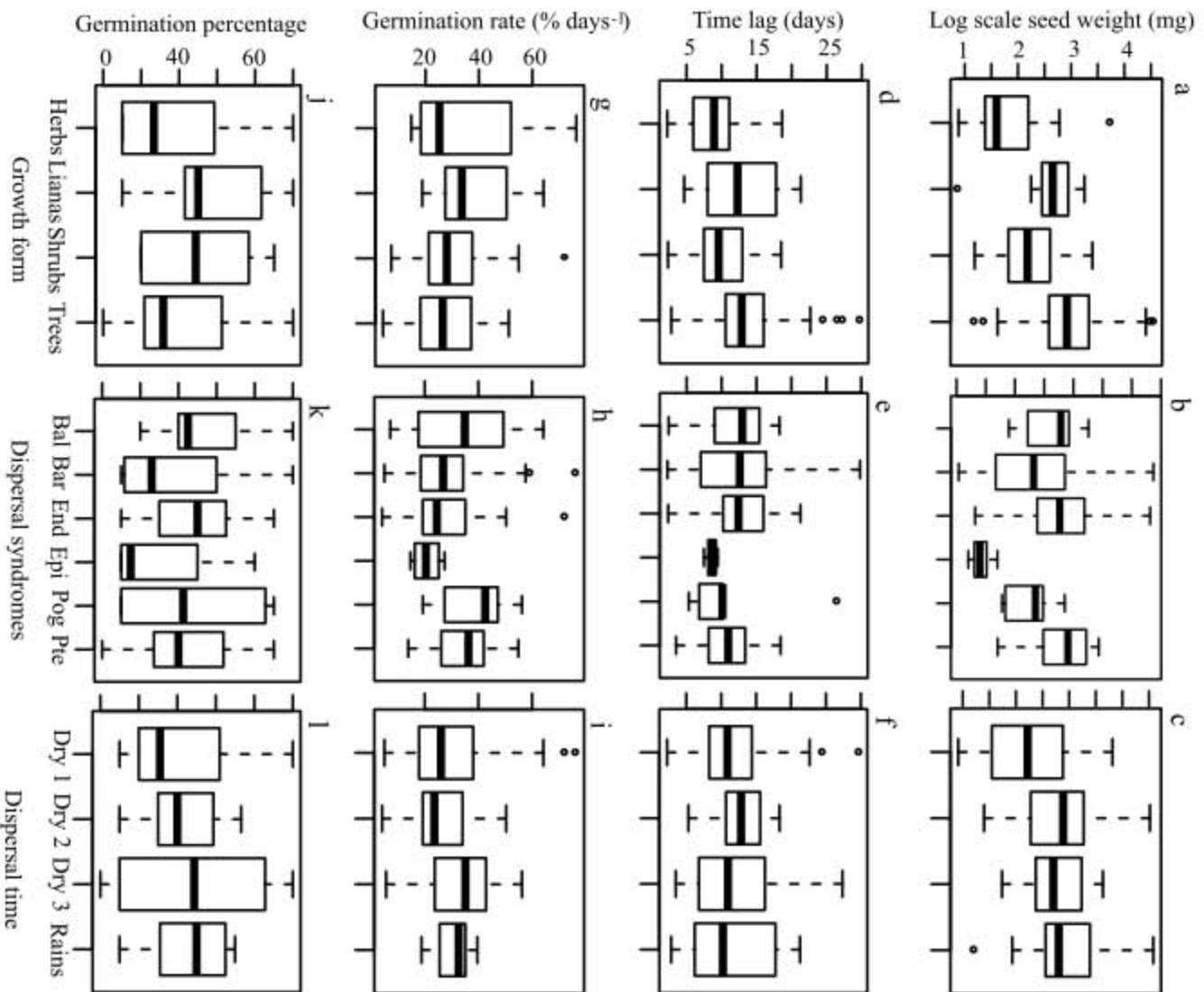


Fig. 3

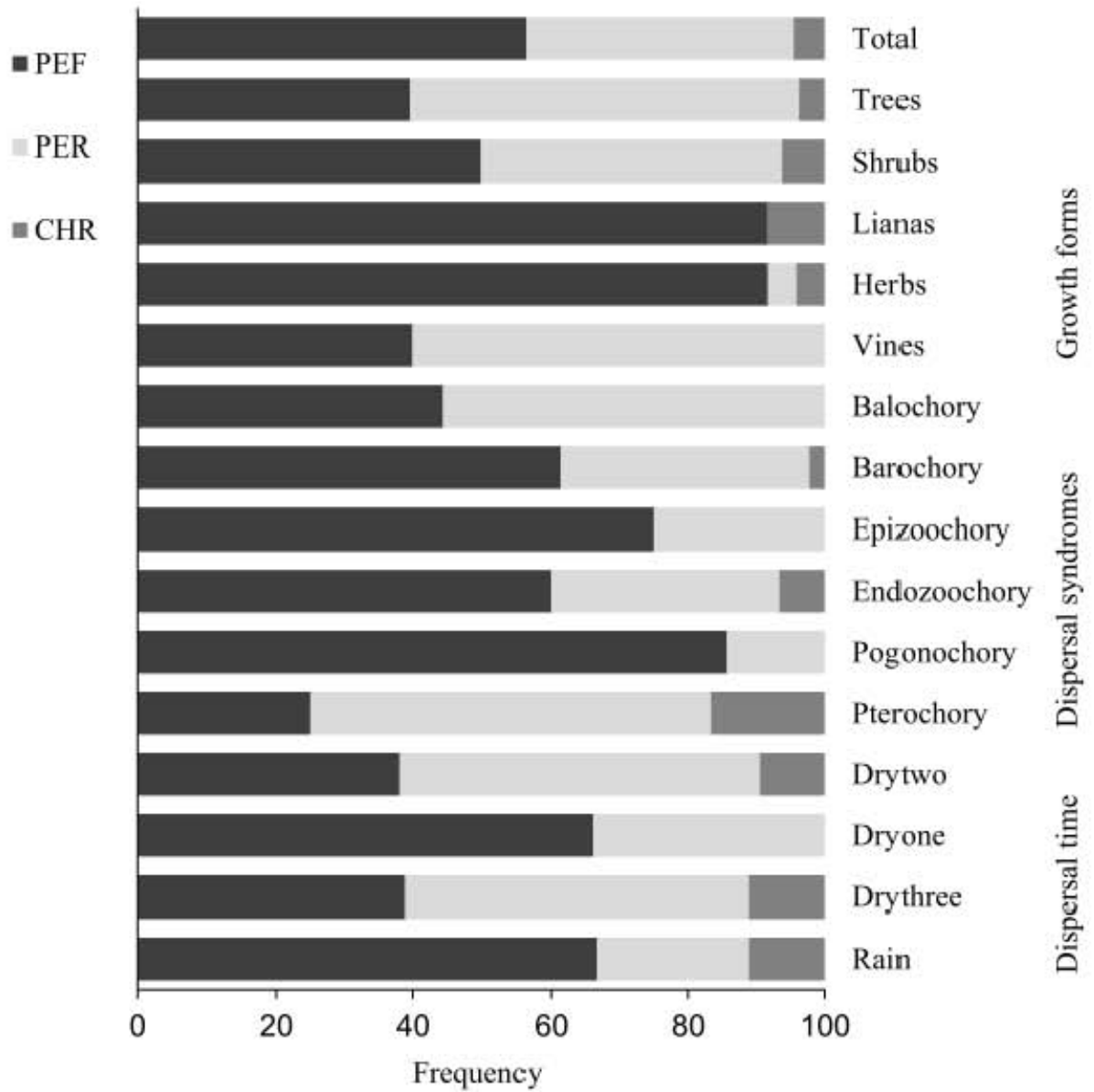
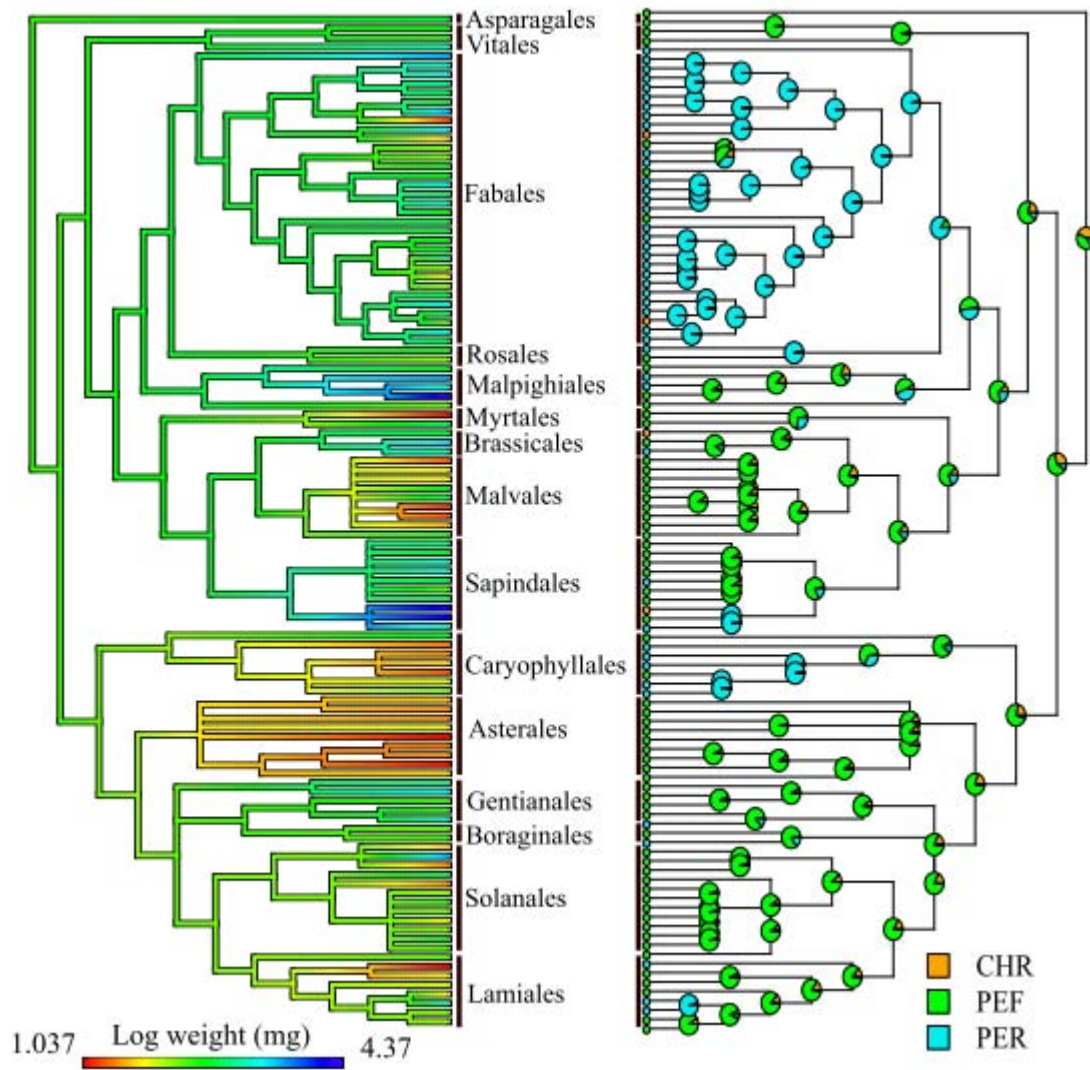
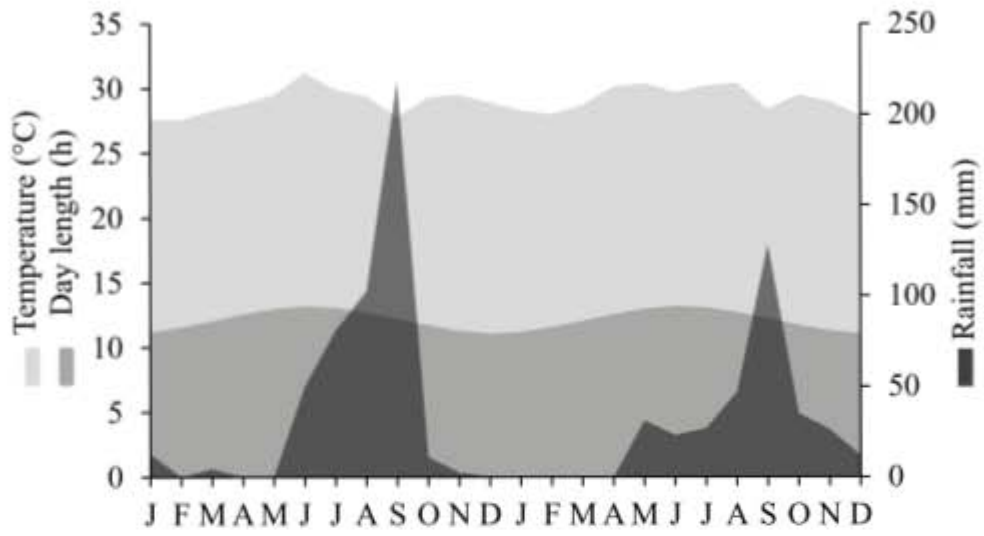


Fig. 4



Apéndice 1.



CAPÍTULO VI
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Floración, fructificación y germinación de semillas

En las plantas, la floración, el desarrollo de las semillas, la maduración de los frutos, la dispersión y la germinación, frecuentemente siguen esa secuencia en el tiempo, con una posible superposición entre diferentes fases. Por lo tanto, es necesario tener en cuenta esta perspectiva integral, en los estudios que evalúan la influencia de factores abióticos y biológicos en la temporalidad de algún evento fenológico (Lacey *et al.*, 2003). Además, un aspecto importante a considerar en este tipo de análisis es la posibilidad de que distintos caracteres morfológicos de las estructuras reproductivas y su fenología, muestran cierto grado de conservadurismo filogenético. En el presente estudio, considerando la historia evolutiva de las especies, se evaluó la relación de la precipitación, el fotoperiodo y de atributos funcionales con la floración, fructificación y germinación, y posteriormente, se determinó qué relación se presenta entre las tres fenofases de la reproducción en las plantas. Se encontró que los factores abióticos explican la mayor parte de la variación en el tiempo de la floración de las especies, sin una evidente señal filogenética en esta relación. Como en otros estudios, la ausencia de señal filogenética puede poner en evidencia que el tiempo de floración es un atributo con alta plasticidad, que responde principalmente a señales ambientales (Silva *et al.*, 2011; Cara-Donna e Inouye, 2015). En contraste, la duración de la floración mostró mayor relación con el síndrome de polinización. Es importante destacar que la relación del ambiente y del tipo de polinización difiere en función de la forma de crecimiento (Fig. 1).

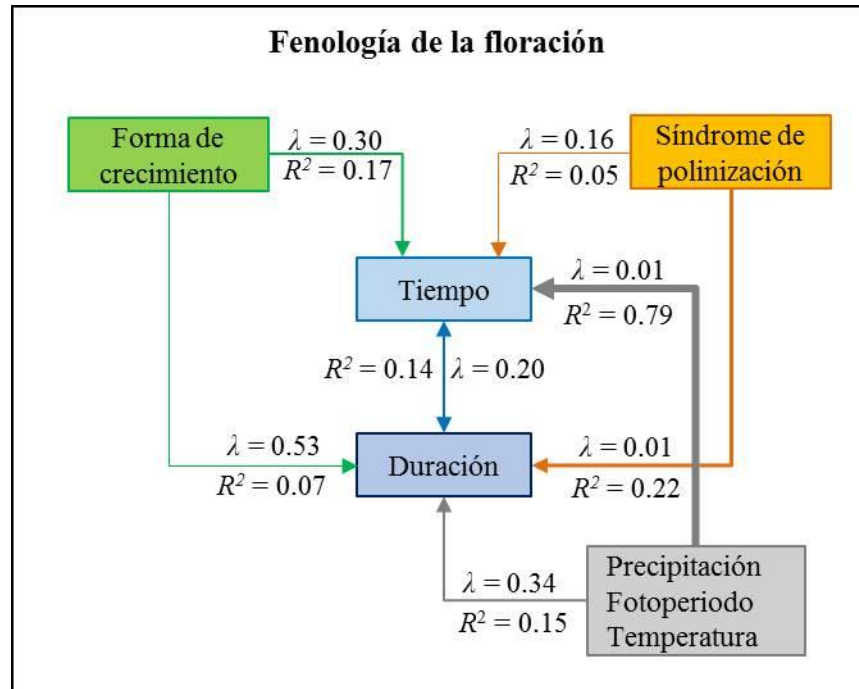


Fig. 1. Relación de diferentes atributos funcionales y factores abióticos con la fenología de floración en las especies de un bosque tropical seco de México. Correlaciones establecidas mediante un modelo filogenético de mínimos cuadrados. Lambda (λ) representa la señal filogenética de las correlaciones. Las flechas más gruesas denotan mayor relación.

En las especies de este bosque tropical seco la ocurrencia temporal de la maduración de los frutos también tiene una estrecha relación con la variación ambiental local. No obstante, la relación de la fenología con factores abióticos, al igual que con la floración es influida en gran medida por la forma de crecimiento. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que la fenología de los frutos se relaciona con el síndrome de dispersión (Frankie *et al.*, 1974; Griz y Machado, 2001; Jara-Guerrero *et al.*, 2011). Las características de los frutos (tamaño y tiempo de desarrollo) tienen una ligera relación con la fecha de maduración de los frutos. Sin embargo, la historia evolutiva de las especies tiene un efecto importante, particularmente, se encontró un elevado valor de señal filogenética asociado con el tamaño de los frutos. Los resultados mostraron que existen diversos comportamientos fenológicos de fructificación relacionados con un gradiente de factores biológicos y abióticos (Fig. 2).

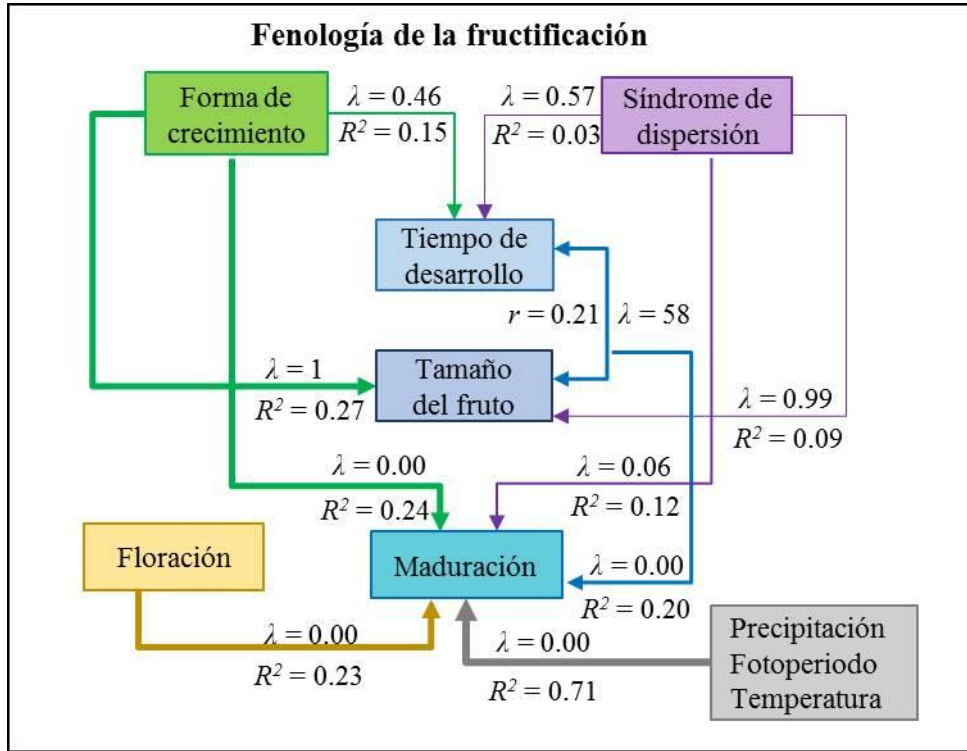


Fig. 2. Relación de diferentes atributos funcionales y factores abióticos con la fenología de la fructificación en las especies de un bosque tropical seco de México. Correlaciones establecidas mediante un modelo filogenético de mínimos cuadrados. Lambda (λ) representa la señal filogenética de las correlaciones. Las flechas más gruesas denotan mayor relación.

Por otro lado, la germinación de las semillas y el tipo funcional de plántulas se relacionaron con diferentes atributos de la historia de vida de las plantas, sin embargo, como se ha indicado en estudios previos, la forma de crecimiento, el síndrome de dispersión y el tamaño de la semilla fueron las variables que más variación explicaron (Grime *et al.*, 1981; Norden *et al.*, 2009). Cabe señalar que en la mayor parte de las correlaciones en las que se incluyó el tamaño de la semilla, se observó un alto valor de señal filogenética. Específicamente, la tasa de germinación tuvo una asociación importante con la forma de crecimiento y síndrome de dispersión. El tipo funcional de plántula se relacionó con la forma de crecimiento y la temporalidad de la dispersión. Asimismo, la respuesta de germinación de las especies fue diferente dependiendo del tipo funcional de plántula (Fig. 3).

otras. En el presente estudio se observó que existe una relación positiva entre la floración y la fenología de los frutos y de esta última con la respuesta de germinación (Fig. 3). Sin embargo, cabe destacar que esta relación fue diferente cuando se tomó en cuenta la forma de crecimiento de las especies.

En las especies herbáceas se encontró que la temporalidad de la floración y de la maduración de los frutos tienen una relación más fuerte que lo observado al respecto en los árboles y los arbustos (Fig. 4). Este resultado puede reflejar el efecto que tiene la estacionalidad de la disponibilidad de agua en la fenología de las especies herbáceas y como esta limitante ambiental puede ejercer una fuerte presión sobre el ciclo de vida de las especies. En este sentido, en las hierbas se documentó un conjunto de atributos funcionales que al parecer han sido desarrollados como resultado de la restricción temporal de su crecimiento y desarrollo vegetativo durante la temporada de lluvias. De manera específica, las hierbas florecen al final de la temporada de lluvia y maduran sus frutos en los primeros meses de la temporada seca. Coincidentemente con las condiciones de baja humedad durante la etapa de dispersión de las semillas, la gran mayoría de las hierbas tienen frutos secos, que son dispersados principalmente por barocoria y epizocoria, lo que implicaría una baja inversión de recursos asignados al desarrollo de las diásporas, comparado con los que deben usarse para la formación de frutos carnosos, dispersados por endozocoria. Estas relaciones temporales y mecanismos de dispersión observados en las hierbas, son consistentes con otros estudios en ecosistemas con una marcada estacionalidad de la precipitación (Batalha y Martins, 2004; Cortés-Flores *et al.*, 2013). Sin embargo, pocos estudios han evaluado qué relación tiene la fenología de las flores y los frutos en la respuesta de germinación de las plantas (Donahue *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2014). Las hierbas se relacionaron con semillas livianas, en las que la germinación al momento de la dispersión, ocurrió en pocos días, pero con una tasa y porcentaje de germinación bajos. Además, un resultado importante es que cerca de la mitad de las especies herbáceas no mostraron signos de germinación durante el periodo de dispersión (Fig. 3 A). Debido a que este evento en las especies herbáceas ocurre al inicio de la temporada seca, es posible que las semillas presenten algún mecanismo para prevenir la germinación. Algunos autores han señalado que muchas especies anuales de zonas áridas tienen semillas con latencia y que esta característica puede ser una estrategia de aseguramiento en ambientes impredecibles y

permitir la germinación cuando se presentan las condiciones óptimas para el crecimiento (Venable y Lawlor, 1980; Grime *et al.*, 1981). No obstante, es necesario evaluar de manera precisa, en un futuro cercano, el tipo de latencia presente en las semillas de las especies herbáceas estudiadas.

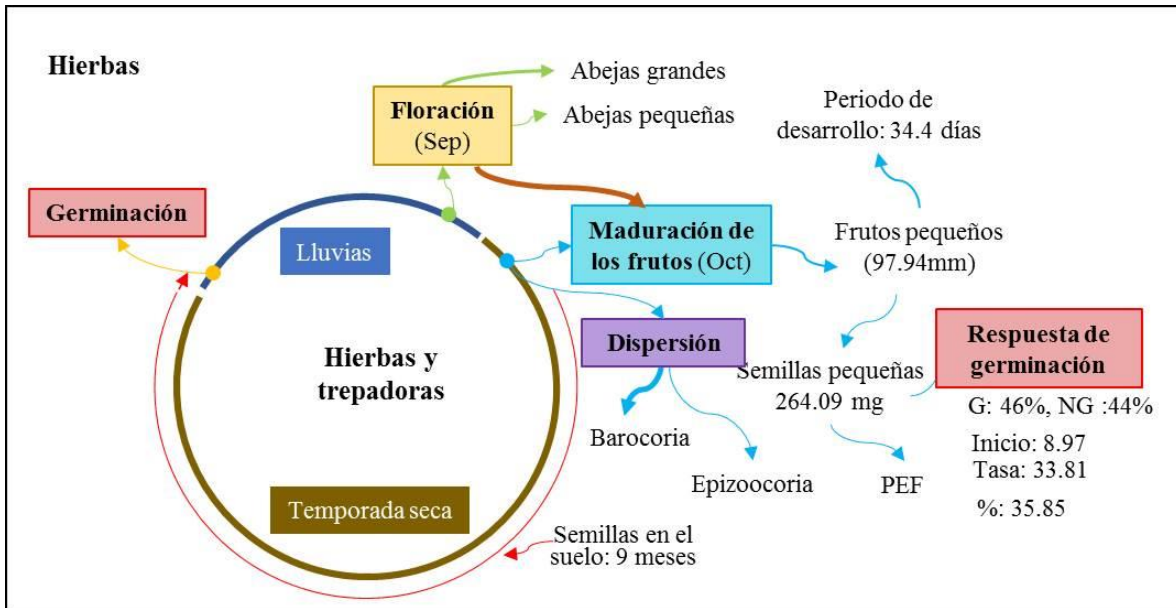


Fig. 4. Fenología reproductiva de especies herbáceas. Abreviaturas: tipo de plántula criptocotilar, hipogea con cotiledones de reserva (CHR), fanerocotilar epigea con cotiledones fotosintéticos (PEF) y con cotiledones de reserva (PER). Respuesta de germinación: porcentaje de especies en las que se registró germinación (G) y en las que no se registró (NG), porcentaje de germinación (%). El grosor de las flechas denota mayor (líneas más gruesas) o menor (líneas más delgadas) relación entre atributos.

En las lianas se encontró una relación positiva y significativa de la floración con la maduración de los frutos. Es interesante notar que, en este grupo de especies, la floración y la maduración de los frutos siguen un patrón similar al observado en las hierbas (Fig. 5). No obstante, no se observó relación de la fenología de las flores y los frutos con la germinación. A pesar de que la dispersión de las semillas ocurrió durante el segundo mes de la temporada seca (noviembre), la mayor parte de las lianas son dispersadas por endozoocoria. De la misma forma y en contraste con las hierbas, un alto porcentaje de las especies de lianas germinó, presentó frutos más grandes y semillas más pesadas. Este resultado puede reflejar el hecho de que esta forma de crecimiento, a diferencia de las

hierbas, tiene cierta independencia en cuanto a la disponibilidad estacional del agua y pueden soportar la producción de frutos carnosos durante la temporada seca.

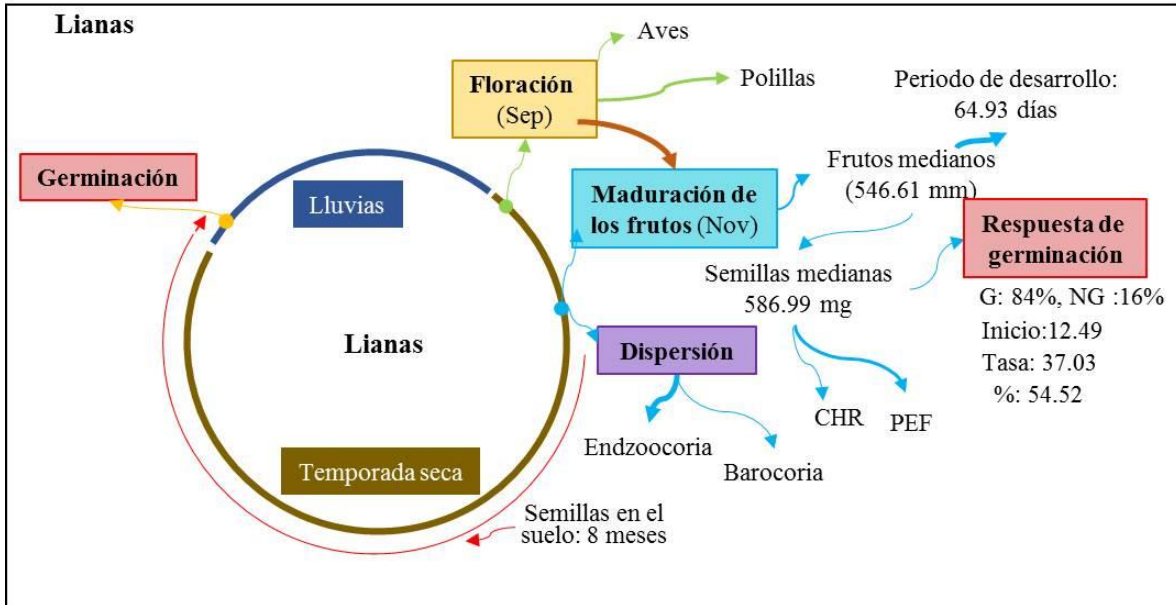


Fig. 5. Fenología reproductiva de especies de lianas. Abreviaturas: tipo de plántula criptocotilar, hipogea con cotiledones de reserva (CHR), fanerocotilar epigea con cotiledones fotosintéticos (PEF) y con cotiledones de reserva (PER). Respuesta de germinación: porcentaje de especies en las que se registró germinación (G) y en las que no se registró (NG), porcentaje de germinación (%). El grosor de las flechas denota mayor (líneas más gruesas) o menor (líneas más delgadas) relación entre atributos.

En los árboles y los arbustos no se observó relación entre la temporalidad de la floración y la fenología de los frutos. De manera particular para esta última forma de crecimiento, la floración ocurrió de forma uniforme a lo largo del año y la maduración de los frutos durante el segundo mes de la temporada seca, lo cual puede favorecer la dispersión de sus diásporas, que en su mayoría son barócoras (Fig. 6). No obstante, también se observó un número considerable de especies con diásporas endozoócoras. La mayor parte de las especies arbustivas germinaron, sin embargo, en promedio, su porcentaje fue bajo.

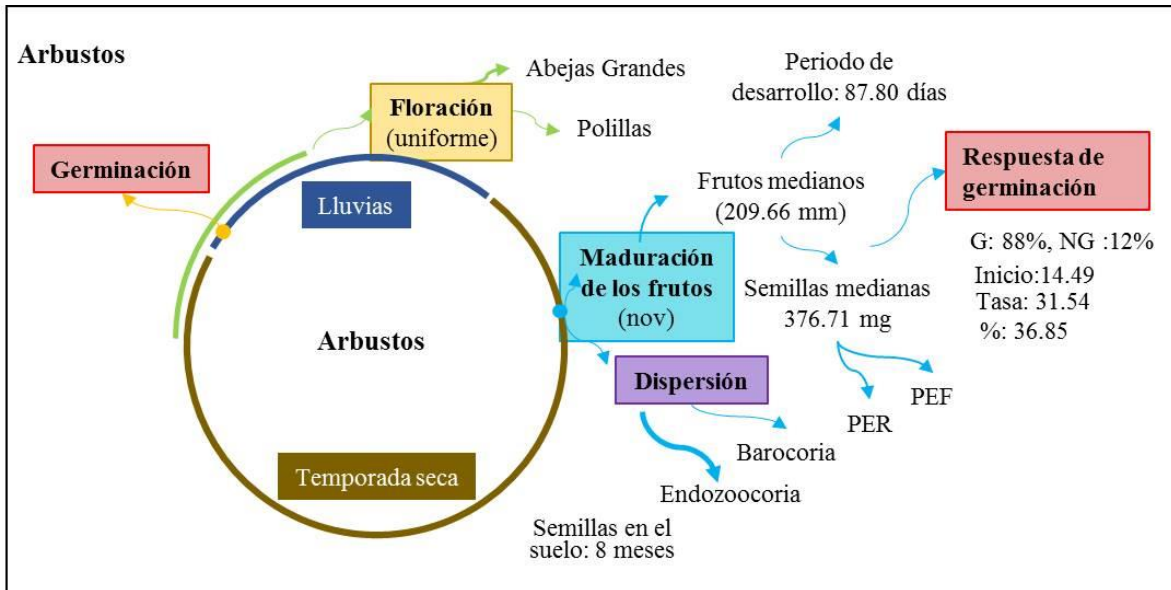


Fig. 6. Fenología reproductiva de especies arbustivas. Abreviaturas: tipo de plántula criptocotilar, hipogea con cotiledones de reserva (CHR), fanerocotilar epigea con cotiledones fotosintéticos (PEF) y con cotiledones de reserva (PER). Respuesta de germinación: porcentaje de especies en las que se registró germinación (G) y en las que no se registró (NG), porcentaje de germinación (%). El grosor de las flechas denota mayor (líneas más gruesas) o menor (líneas más delgadas) relación entre atributos.

En los árboles, la floración ocurrió durante el periodo más seco del año y la maduración de los frutos también en la temporada seca, pero en promedio, 10 meses después. Es importante destacar que a pesar de que el pico de maduración de los frutos ocurre durante el periodo más seco del año, la mayor parte de las especies arbóreas tienen diásporas endozoócoras. En conjunto, la producción de frutos carnosos en las especies leñosas ocurre prácticamente la mayor parte del año, por lo que puede representar una importante fuente de alimento para diferentes grupos de fauna durante periodos de escasez de alimento. De manera consistente con la hipótesis propuesta por Janzen (1967), la maduración y dispersión en las especies anemócoras coincide con el momento del año cuando las corrientes de viento son más intensas y la mayor parte de las especies arbóreas permanecen sin hojas. En promedio los frutos y las semillas de los árboles son los de mayor tamaño y fue en esta forma de crecimiento en la que se observó la mayor frecuencia de plántulas PER (Fig. 7).

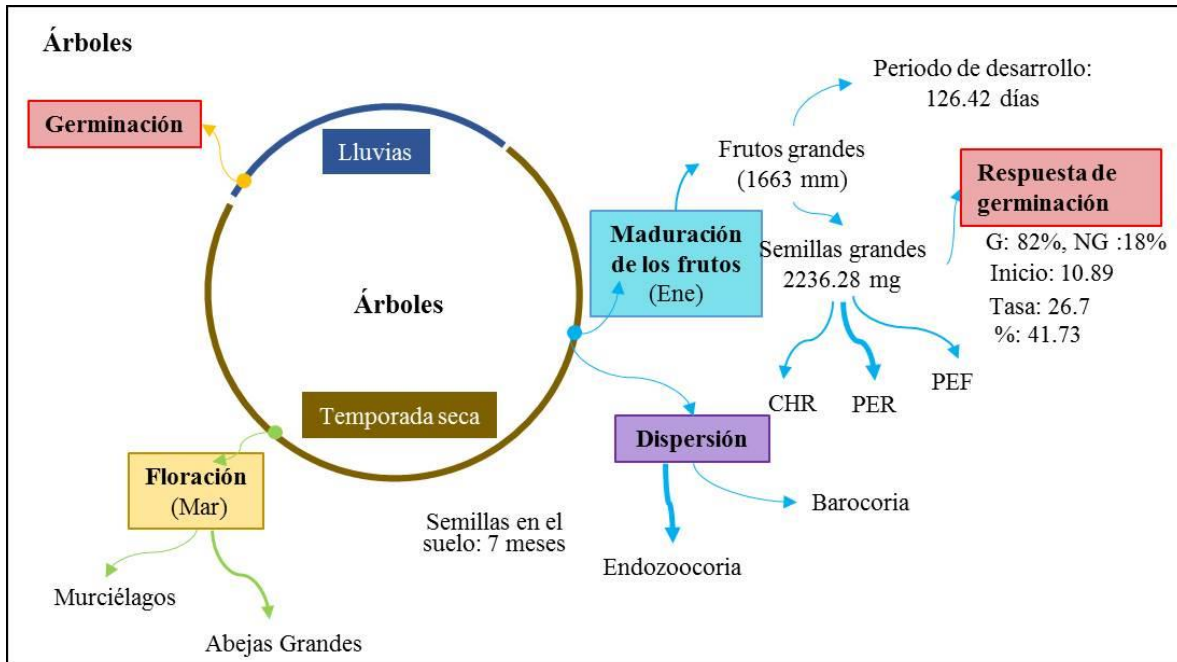


Fig. 7. Fenología reproductiva de especies arbóreas. Abreviaturas: tipo de plántula criptocotilar, hipogea con cotiledones de reserva (CHR), fanerocotilar epigea con cotiledones fotosintéticos (PEF) y con cotiledones de reserva (PER). Respuesta de germinación: porcentaje de especies en las que se registró germinación (G) y en las que no se registró (NG), porcentaje de germinación (%). El grosor de las flechas denota mayor (líneas más gruesas) o menor (líneas más delgadas) relación entre atributos.

En general, en las especies leñosas, el vínculo temporal entre las tres fenofases reproductivas no es tan evidente como en las especies herbáceas, probablemente debido a que en éstas son más fuertes las restricciones asociadas con la disponibilidad de agua, en su crecimiento y su reproducción. Cabe señalar, sin embargo, que la respuesta fenológica y de germinación no mostró una relación importante con la historia evolutiva de las especies. Se ha sugerido que atributos altamente variables como los fenológicos, pueden mostrar poca o ninguna relación con la filogenia, debido a que su expresión está, en su mayor parte, ambientalmente determinada (Chuine, 2010). En contraste, otros atributos de tipo morfológico, como el tamaño de los frutos, el peso de las semillas y el tipo funcional de plántula, son atributos evolutivamente conservados en las especies de la comunidad. Este resultado es consistente con otros estudios en los que se destacan patrones similares (Staggemeier *et al.*, 2010; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2001).

El enfoque de análisis de este estudio permitió visualizar la importancia de la variación ambiental en la respuesta fenológica de la reproducción de las plantas, no obstante, los comportamientos observados tienen un vínculo importante con distintos atributos funcionales y la historia evolutiva de las especies. Los patrones documentados pueden proporcionar información importante para entender cómo la ocurrencia temporal de los eventos de la reproducción influye en el éxito reproductivo de las plantas y cómo la diferenciación o similitud fenológica entre las especies puede influir en el ensamble de las comunidades, permitiendo asociar los factores que los explican, ya sea abióticos (fotoperiodo, temperatura o precipitación), bióticos (formas de crecimiento, síndromes de polinización o dispersión, así como atributos de germinación de las semillas) y de la historia evolutiva de los grupos (filogenia). Finalmente, se espera que los avances de este trabajo aporten elementos para valorar los bosques tropicales estacionalmente secos, los cuales, lamentablemente, son uno de los ecosistemas más vulnerables a nivel global y contribuyan a su conservación a mediano y largo plazo.

Literatura citada

- Batalha, M.A. y F.B. Martins. 2004. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park. *Australian Journal of Botany*, 52: 149–161.
- CaraDonna, P.J. y D.W. Inouye. 2015. Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community. *Ecology*, 96: 355–361.
- Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 289: 445–454.
- Chuine, I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 3149–3160.
- Donohue, K., R. Rubio de Casas, L. Burghardt, K. Kovach y C. Willis. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 41: 293–319.
- 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. *The Journal of Ecology*, 62: 881–919
- Grime, J. P., G. Mason, A. V. Curtis, J. Rodman y S. R. Band. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology*, 69: 1017–1059.
- Griz, L.M.S. y 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.
- Ibarra-Manríquez, G., M. M. Ramos, y K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88: 1801–1812.
- Janzen DH. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620–637.
- Jara-Guerrero, A., M. De la Cruz y M. Méndez. 2011. Seed dispersal spectrum of woody species in south Ecuadorian dry forests: environmental correlates and the effect of considering species abundance. *Biotropica*, 43: 722–730.

- Lacey E.P., D.A. Roach, D. Herr, S. Kincaid, y R. Perrott. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology* 84: 2462–2475.
- Primack, R. B. 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 409–430.
- Norden, N., M. I. Daws, C. Antoine, M. A. Gonzalez, N. C. Garwood, y J. Chave. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23: 203–210.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179–214.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forest. *Population Ecology*, 43:77-86.
- Staggemeir, V. G., J. A. F., Diniz-Filho y L. P. C., Morellato. 2010. The shared influence of phenology and ecology on the reproductive patterns of Myrtae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*, 98: 1409–1421
- van Schaik, P. C., W. J. Terborgh y J. S. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353–377.
- Venable, D.L. y Lawlor, L. (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*, 46, 272–282.
- Xu, J., Li, W., Zhang, C., Liu, W., y G. Du. 2014. Variation in seed germination of 134 common species on the Eastern Tibetan plateau: phylogenetic, life history and environmental correlates. *Plos one* 9: e98601.