

Fenología de los árboles del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas

Sofía Solórzano^{1*}, L. Avila†, Silvia Castillo²,
Jorge A. Meave² y G. Ibarra Manríquez³.

¹ Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

² Facultad de Ciencias, UNAM.

³ CIECO, UNAM.

Introducción

Los estudios fenológicos describen los periodos de aparición y de duración de las diferentes etapas que se presentan en el desarrollo de los seres vivos. Por ejemplo, la duración de la etapa larvaria en insectos, la de floración en plantas o de la infancia en humanos.

En las plantas los estudios fenológicos describen los periodos de aparición y de duración en la producción de hojas, flores y frutos durante el año ya sea dentro de una población, de una especie o de toda una comunidad. Éstos pueden ser descriptivos o funcionales. Dentro de los primeros existen 1) los de tipo cualitativo, que tienen como objetivo documentar los periodos de producción y la duración de las estructuras de interés (presencia / ausencia) y 2) los de tipo cuantitativo que tienen como objetivo conocer cuántas estructuras se presentan así como su duración. Por su parte, los estudios fenológicos funcionales no solamente describen los periodos de duración de cada fenofase sino que también tratan de encontrar los factores ambientales (Rathcke y

Lacey, 1985) o filogenéticos que determinan su aparición (Ollerton y Lack, 1992; Wright y Calderón, 1995).

En algunas comunidades vegetales templadas y tropicales secas se han identificado comportamientos fenológicos periódicos, en la floración, fructificación y foliación (Fournier, 1974; Frankie *et al.*, 1974; Reich, 1995) a los que se les ha nombrado como patrones fenológicos. Por ejemplo, se conoce que en los bosques caducifolios el patrón fenológico de foliación tiende a ser francamente estacional (Nielsen *et al.*, 1987) y notoriamente todas las especies pierden las hojas en las estaciones de otoño e invierno y producen flores y frutos durante la primavera y el verano (Wright y Cornejo 1990; Schaik *et al.*, 1993). Otro ejemplo es el de las plantas de las selvas tropicales secas que pierden las hojas durante la estación seca y nuevamente reverdecen con las primeras lluvias. En contraste, en las comunidades tropicales y subtropicales perennes existe una amplia variedad de comportamientos fenológicos, desde especies caducifolias hasta especies que nunca se quedan sin hojas, asimismo la floración y la fructificación no se presenta en una estación en particular (Seres y Ramírez, 1993; Williams-Linera, 2003) por ello es poco común hablar de patrones en estas comunidades.

Para tratar de explicar los diferentes comportamientos fenológicos se han propuesto algunas hipótesis, entre ellas, la pérdida de hojas de las comunidades tropicales secas se atribuye al estrés hídrico y la asincronía en los periodos de floración se explica como una estrategia para evitar la competencia con los polinizadores y la producción de frutos como una respuesta a la abundancia de especies frugívoras. Sobre estas ideas se cuenta con una vasta cantidad de datos empíricos que desafortunadamente no las apoyan en todos los casos (Fleming, 1991; Loiselle y Blake, 1991; Solórzano, 1995). Los primeros estudios fenológicos concluyeron que en las zonas tropicales secas, la precipitación es la variable ambiental más frecuentemente correlacionada con los cambios en la abundancia de flores y de hojas durante el año (*e.g.* Fournier y Salas 1966; Frankie *et al.*, 1974; Borchert, 1983; Borchert, 1994; Reich, 1995). Sin embargo, otros estudios en comunidades secas muestran que el estrés hídrico y la competencia por polinizadores no explican la floración, sino que, es la posición filogenética el factor fuertemente correlacio-

nado con este evento (Wright y Calderón, 1995) así como tampoco el estrés hídrico explica la caída de hojas (Wright y Cornejo, 1990). En cambio, en los sistemas templados y boreales cuando la temperatura del aire se eleva, se marca el inicio de la floración (Linkosalo *et al.* 2006).

Por su parte, la fenología de fructificación es un evento para el que no se ha encontrado alguna correlación con el ambiente y podría ser que se comportara como una restricción filogenética también. Algunos estudios han tratado de explicar la aparición y la duración de los frutos como una respuesta al ciclo reproductivo de los frugívoros que dispersan sus semillas (e.g. Gentry, 1974; Fleming, 1991; Loiselle y Blake, 1991; Kinnard, 1992; Schaik *et al.* 1993; Solórzano *et al.* 2000) y aunque hay una coincidencia entre la abundancia de frutos y la abundancia de frugívoros no se ha establecido una relación causal entre estas dos variables. Estos resultados indican que aún carecemos de un información de los factores ambientales y evolutivos, que determinan la aparición y la duración de las diferentes fenofases en las comunidades tropicales, particularmente de las clasificadas como húmedas de montaña, o bosques de niebla, o bosques tropicales montanos.

En el caso particular de los bosques tropicales de montaña, como son los bosques de niebla, considerados como los ecosistemas más importantes del mundo debido a su alta riqueza biológica y complejidad ecológica (Nadkarni y Wheelwright, 2000), los estudios fenológicos son escasos. En América, los bosques de niebla se encuentran desde la Cuenca del Amazonas hasta México describiendo una distribución insular, por lo que el área efectiva que ocupan, es relativamente pequeña en comparación con otros bosques (Aldrich *et al.*, 2000). En estos bosques, las comunidades arbóreas son muy complejas en su estructura y composición, por lo que no se podría esperar un comportamiento fenológico único para todas las especies que la componen. Por ejemplo, en los bosques nublados del Golfo de México, las especies del dosel pierden las hojas en contraste con las del estrato medio que tienden a ser perennes. En cambio, algunas especies de arbustos pierden las hojas al final de la época más seca del año y otros durante la temporada de lluvias (Williams-Linera, 2003).

Sobre la flora de la Reserva de la Biosfera El Triunfo existe un estudio que incluye a 751 especies vasculares agrupadas en 407 géneros y 138 familias. Además, este estudio identificó siete asociaciones vegetales (Long y Heath, 1991). También se cuenta con un estudio de la fenología de fructificación de 24 especies de plantas que se desarrollo para tratar de encontrar respuesta a la migración altitudinal de los quetzales (Solórzano, 1995; Solórzano *et al.* 2000).

Los objetivos de este capítulo son describir los posibles patrones fenológicos de floración y fructificación de las angiospermas arbóreas del bosque de niebla perenne de la Reserva de la Biosfera El Triunfo con base en revisiones de herbario. Asimismo describir con detalle la fenología de foliación, floración y fructificación de 20 especies de árboles de la Reserva con base en observaciones cuantitativas. Se espera que con estas descripciones, se puedan identificar posibles patrones de comportamientos fenológicos de estructuras vegetativas y reproductivas de las angiospermas arbóreas de esta reserva.

Sitio de estudio

El presente estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (15° 09' y 15° 57'; 92° 34' y 93° 12') ubicada en el sureste de la Sierra Madre de Chiapas (figura 1). Esta Reserva abarca un gradiente altitudinal que va desde los 500 hasta los 2450 m, lo que favorece la presencia de siete tipos de asociaciones vegetales en las que dominan elementos de origen tanto tropical como templado (Long y Heath, 1991).

Figura I. Mapa de ubicación de REBITRI

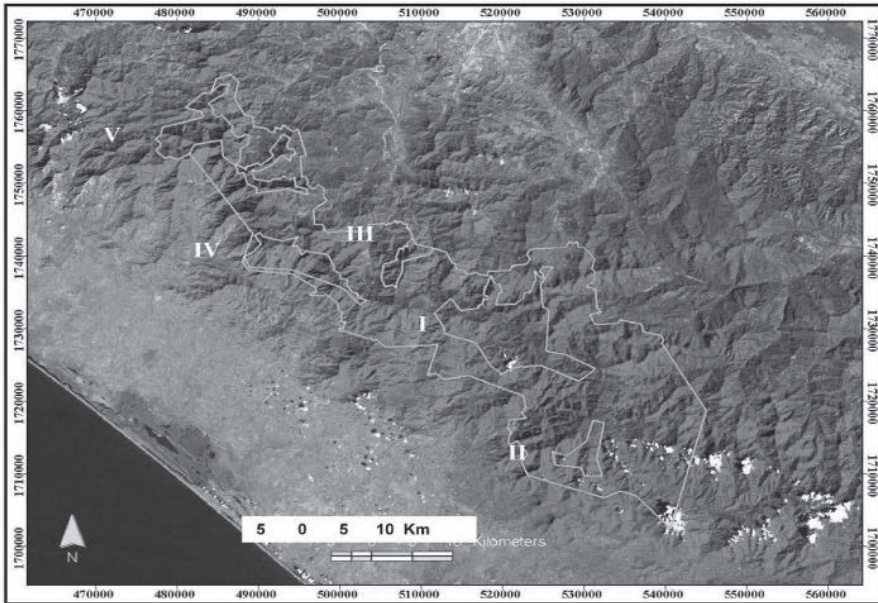


Figura I. Polígono de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, proyectado sobre imagen de satélite Landsat 2000. Los polígonos marcados son las cinco áreas núcleo: I (El Triunfo), II (Ovando), III (Custepec), IV (El Venado) y V (La Angostura) rodeadas de la zona de amortiguamiento. El trabajo de campo de fenología cuantitativa fue realizado en el polígono I El Triunfo.

La comunidad vegetal en la que se distribuyen las especies estudiadas, es el bosque de niebla perenne (BNP), que fue definido por Breedlove (1981) como la parte más húmeda de los llamados bosques mesófilos de montaña (Rzedowski, 1978). Este último término es ampliamente utilizado en México debido a que resulta muy práctico, ya que casi cualquier tipo de vegetación perenne que se desarrolle en pisos altitudinales entre los 1400 y los 2500 m, aún con diferentes condiciones de humedad, estructura, composición y de diversidad; se nombra como bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1996). Esta ambigüedad del término viene des-

de la década de 1960, ya que originalmente fue propuesto por Miranda (1952) para definir a aquellas comunidades vegetales de hojas mesófilas que se encuentran en pisos altitudinales similares a las de los bosques templados pero con mayores cantidades de humedad. Posteriormente se sustituyó el término de bosque mesófilo de montaña por el de selvas bajas siempre verdes y luego, por el de selvas medianas perennifolias (Miranda y Hernández-X, 1963). Años después, Rzedowski (1978) retomó el término de bosque mesófilo de montaña en su definición original, pero además incluyó a los bosques deciduos templados, lo que favoreció aún más la ambigüedad del término.

En este apartado preferimos usar la clasificación de los tipos de vegetación de Chiapas propuesta por Breedlove (1981). Este autor identificó, dentro del término de bosque mesófilo de montaña *sensu* Rzedowski (1978), a tres grandes comunidades vegetales que se distinguen entre sí por su estructura vertical, los pisos altitudinales donde se desarrollan, su composición y la dominancia de sus especies (cuadro 1), siendo el BNP en donde se distribuyen las especies que aquí se analizan. Otros términos equivalentes al BNP se presentan en el cuadro 1.

En Chiapas, el BNP se localiza entre 1900 y 3200 m. En su estructura vertical se distinguen de uno o dos estratos arbóreos, así como un denso sotobosque arbustivo. En algunas localidades, las especies del dosel alcanzan hasta 40 m de altura. Estos bosques se distinguen por presentar un dosel cerrado y denso, con una gran riqueza y abundancia de helechos y de trepadoras herbáceas; en tanto que las lianas leñosas son escasas. Entre las epífitas se destacan las bromelias, musgos, helechos y con una baja diversidad las orquídeas. La dominancia de las especies arbóreas cambia dependiendo la región fisiográfica de Chiapas (Breedlove, 1981).

Para las 119177 hectareas que cubre la Reserva de la Biosfera El Triunfo no se han conducido estudios florísticos detallados, sino solamente en el polígono I (El Triunfo) se tiene un estudio florístico que encontró que en el BNP, domina la asociación de *Quercus-Matudaea-Dendropanax-Hedyosmum* (Long y Heath, 1991).

El BNP se distribuye en forma de pequeñas islas en las cañadas y partes altas de la Sierra Madre de Chiapas en donde representa 15100 hectareas, ocupando altitudes entre los 1600 y los 2300 m. Particularmente, en el polígono I de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, de donde proceden la mayoría de los datos, el BNP representa 4921 has, es decir casi el 50% de la superficie que cubre ese polígono (Solórzano *et al.*, 2003).

Clima

El clima de los BNP no ha sido documentado en detalle y las descripciones a este respecto se han tomado generalmente de las establecidas para las grandes regiones montañosas de Chiapas. Para el presente capítulo se elaboró un climograma (figura 2) con base en los datos de temperatura y precipitación que se registraron en los años desde 1991 hasta 2000, en la estación climatológica del polígono El Triunfo. En este periodo, el promedio en la precipitación anual superó los 3400 mm, siendo el año de 1992 el que presentó la menor precipitación (2890 mm) y 1998 el de la mayor cantidad de lluvia (> 4970 mm). En el BNP de la Reserva de la Biosfera El Triunfo llueve casi todo el año, aunque los meses de diciembre a marzo registraron una precipitación menor a 100 mm (figura 2). En el sitio de estudio, las temperaturas medias anuales oscilan entre los 10 y 15° C, siendo los meses de diciembre a marzo cuando se presentan temperaturas por debajo de los 5° C (figura 2), llegando incluso a presentarse heladas que cubren con una delgada capa de hielo el suelo. La intensidad de estas heladas en algunos años es tan fuerte que incluso congelan el follaje de los árboles, lo que en consecuencia, repercute en un retraso o en la ausencia de estructuras reproductivas de estos árboles. La humedad ambiental en forma de niebla está presente todo el año alcanzando valores entre el 70 % y el 80 %, aunque en los meses de enero a febrero disminuye notablemente a valores desde 30 hasta 50 %.

Figura 2. Climograma

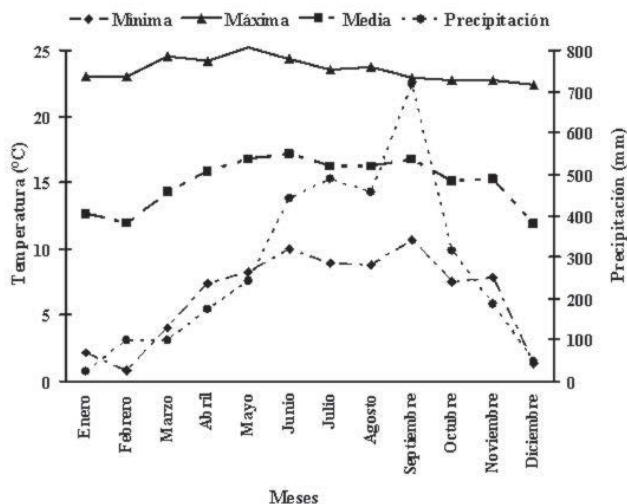


Figura 2. Climograma construido para el sitio de estudio con datos registrados desde 1991 hasta el año 2000, en la estación climatológica de el campamento El Triunfo, ubicado a 1900 m de altitud en el polígono I de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.

Métodos

Debido a que no existen trabajos florísticos previos en los que se hayan clasificado a las especies registradas de acuerdo con su forma de crecimiento, primeramente se obtuvo una lista de especies de árboles del BNP de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.

El principal estudio en el que nos basamos para crear esta lista de árboles fue la de Long y Heath (1991), que registró 685 especies de angiospermas, sin importar su forma de crecimiento, que se distribuyen en siete asociaciones vegetales. De estas especies, sólo 224 se distribuyen en el BNP. A esta lista agregamos familias y especies del estudio de Bosques Mesófilos de México (Rzedowski, 1996) con la finalidad de considerar taxa que no hubiesen sido registrados en el sitio de estudio por Long y Heath (1991). Con base en el conocimiento de los autores de

este capítulo se eliminaron taxa que no presentan crecimiento arbóreo (e.g. Geraniaceae, Halogaraceae), con lo que quedó un listado preliminar de 142 especies agrupadas en 126 familias de angiospermas. Estos taxa fueron revisados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y los disponibles en línea del Missouri Botanical Garden (www.mobot.org) y del New York Botanical Garden (<http://sciweb.nybg.org/science2/>). Para la depuración de esta lista se siguieron los siguientes criterios de eliminación, a) si de acuerdo con datos de herbario las especies no presentan forma de crecimiento arbóreo y b) si no se encontraban colectas que respaldaran su presencia en la reserva. Definimos como árboles a aquellas plantas leñosas con crecimiento erecto y sin ramificaciones basales (Jones, 1988). Para todas las especies que no fueron eliminadas de la lista preliminar se consideró como dato fenológico, el periodo de floración y de fructificación de acuerdo con los datos anotados en las fichas de colecta.

Además, en este capítulo se presentan datos de fenología cuantitativa para 20 especies de árboles que la primera autora obtuvo durante su participación en el proyecto de investigación *Estudio de la Migración del Quetzal en la Reserva de la Biosfera El Triunfo*, desarrollado desde 1991 hasta 1993 en el Instituto de Historia Natural; Tuxtla Gutiérrez. A continuación se describen los métodos de campo y de análisis para el estudio de fenología cuantitativa.

Fenología cuantitativa

Se realizaron 18 observaciones fenológicas de flores y frutos de diciembre desde 1991 hasta diciembre de 1993, tratando de hacerlas cada 30 días, lo que no siempre se logró debido a las condiciones ambientales (e.g. lluvia constante o niebla muy densa). En tanto que las observaciones fenológicas de hojas iniciaron en marzo de 1992 y concluyeron en diciembre de 1993. Aquellas observaciones en las que se traslaparon dos meses se consideraron los datos para ese par de meses, en 1992: abril-mayo, julio-agosto, septiembre-octubre; y en 1993: abril-mayo, julio-agosto, septiembre-octubre.

Para la fenología cuantitativa se marcaron 170 árboles pertenecientes a 20 especies. Para cada una de éstas se trató de tener al menos cinco árboles representativos en los que se pudiera observar su cobertura al menos en un 70% (cuadro 2). Estas 20 especies son árboles del estrato medio y de dosel y todas producen diásporas suaves y carnosas de tipo bayas, drupas o sincarpas.

Las observaciones fenológicas se realizaron con binoculares Nikon 40 X, en algunos casos con telescopio, mientras se sumaban las estructuras con un contador manual de objetos. Los métodos de cuantificación de las estructuras reproductivas y de las hojas fueron diferentes y se describen a continuación para cada una de ellas.

Fenología vegetativa. Se establecieron tres categorías de edad para las hojas de acuerdo con su aspecto (color y vigor) y la longitud de la lámina foliar. Se clasificaron como hojas seniles aquellas de color amarillo o dañadas casi en su totalidad por herbivoría; las hojas maduras fueron las que presentaron la talla máxima observada de color verde sin daño aparente y las hojas jóvenes fueron aquellas de menor tamaño, de color verde generalmente más pálido y más brillantes que las maduras. Las categorías de abundancia establecidas fueron desde muy abundantes (categoría de 3) si cubrían desde 70 % hasta 100 % del árbol, abundantes (2) desde 40 % hasta 60 %, escasas (1) desde 10 % hasta 30 % y ausentes (0) desde 0 % hasta < 10%. Para cada especie se obtuvo el promedio en la abundancia de cada categoría en cada fecha de observación. Además, con las hojas jóvenes se estimó un índice mensual de producción de hojas, promediando en cada mes la abundancia de esta clase de hojas para el total de las 20 especies.

Fenología reproductiva. De las 20 especies estudiadas la mayoría produce inflorescencias, en las que se pudieron contar las flores individuales, con excepción de *Morus insignes*, cuya inflorescencia e infrutescencia se consideró como la unidad de conteo. El resto de las especies producen frutos de tipo bayas o drupas las que se contaron como unidades de dispersión.

En el caso de las flores y frutos se obtuvieron los promedios por especie a partir del total de árboles marcados en cada uno de ellos, el error

estándar, el número máximo y mínimo de flores y frutos producidos en los árboles marcados y el porcentaje de los mismos que contribuyeron a este promedio.

Resultados

Fenología cualitativa

De la lista preliminar de 142 especies se eliminaron todas aquellas que no se distribuyen en el BNP de la Reserva de la Biosfera El Triunfo o que no presentan como forma de crecimiento el tipo arbóreo de acuerdo con los datos anotados en las etiquetas de colecta de los especímenes del sitio de estudio. Al término de esta revisión, permaneció una lista de 35 familias que agrupan a 60 especies de árboles (cuadro 3), en la que se incluyen las 20 especies para las que se tienen los datos de fenología cuantitativa. De estas 60 especies; *Spathacanthus parviflorus*, *Miconia glaberrima*, *Myrsine juergensennii* y *Styrax glabrescens* muestran inconsistencias en la determinación de su forma de crecimiento, ya que en otros sitios algunos colectores las registraron como árboles y otros como arbustos o bejucos. Debido a que las etiquetas de colecta de El Triunfo las registraron como árboles, se consideró no eliminarlas.

De acuerdo con los datos de herbario las 60 especies arbóreas de angiospermas del BNP presentan flores y frutos todo el año aunque se detectaron picos máximos y mínimos (figura 3). El número máximo de especies con flores (31 especies) se registró en febrero (época de secas, figura 2), en tanto que el menor número de especies con flores (3) se registró en el mes de agosto (época de lluvias, figura 2). Respecto a la fructificación, se obtuvo un número máximo de especies en los meses de febrero y marzo (23 especies), lo que coincide también con la época de secas y el número mínimo de especies (8) se registró en octubre cuando comienza a disminuir la cantidad de precipitación (figura 3).

Figura 3. Número de árboles de angiospermas

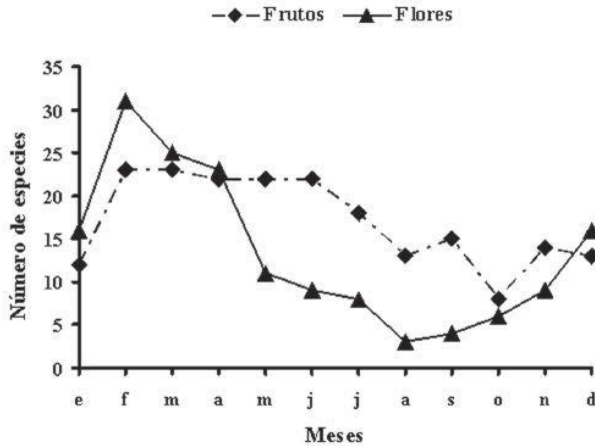


Figura 3. Número de árboles de angiospermas con estructuras reproductivas en la Reserva de la Biosfera El Triunfo.

Fenología Cuantitativa

Foliación

De las 20 especies estudiadas, 18 de ellas son perennifolias ya que durante todo el año tuvieron tanto hojas maduras como producción de hojas nuevas (cuadro 4). En tanto que las especies *M. insignes* y *P. brachybotrya* son prácticamente caducifolias, ya que apenas un mes o dos, después de que producen hojas, las pierden y las que permanecen rápidamente pasan a la categoría senil (cuadro 4).

En general, se observó una sincronía de foliación en los individuos marcados de las 20 especies, por lo que se generó un patrón perenne de foliación con hojas jóvenes, maduras y seniles presentes a lo largo del año (figura 4).

Figura 4. Fenología cuantitativa de foliación

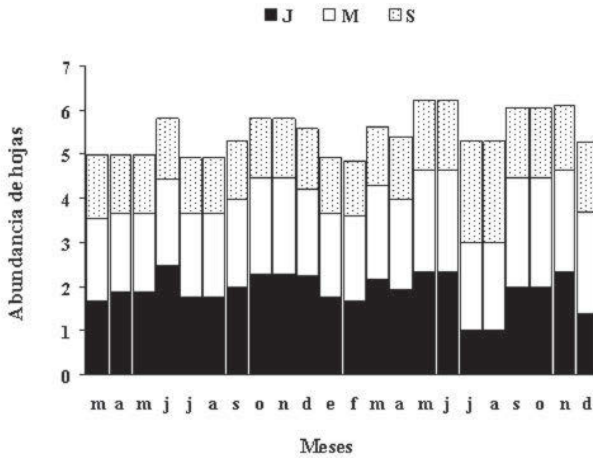


Figura 4. Fenología cuantitativa de foliación de marzo desde 1992 hasta diciembre de 1993 para 20 especies de árboles de angiospermas de la Reserva de la Biosfera El Triunfo. J = hojas juveniles, M = hojas maduras y S = hojas seniles.

La gran mayoría de las especies mostró una marcada estacionalidad en la producción de hojas nuevas (figura 5), siendo en los meses de secas cuando ocurrió la mayor producción. En febrero de 1992, la mayoría de los árboles marcados perdieron las hojas debido a las bajas temperaturas que se presentaron, esas hojas no se perdieron sino que lo mantuvieron como hojas seniles por varios meses (cuadro 4).

Figura 5. Índice de producción de hojas

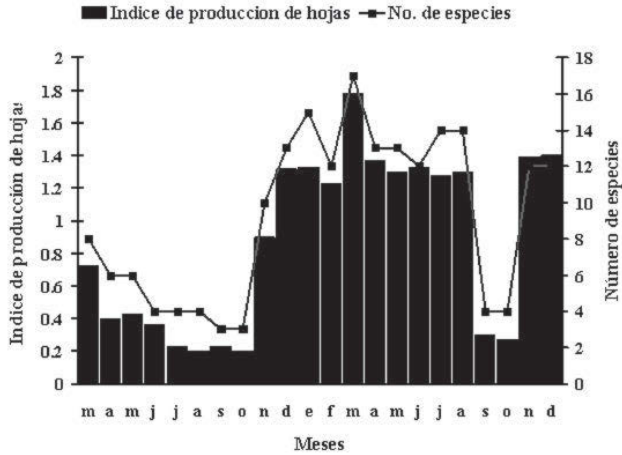


Figura 5. Índice de producción de hojas y el número de especies (de las 20 especies incluidas en el análisis de fenología cuantitativa, cuadro 2) que contribuyeron a este índice, para el periodo de marzo de 1992 a diciembre de 1993.

De las 20 especies estudiadas, solamente algunas de ellas repitieron su producción de hojas en el mismo mes durante los dos años. Sin embargo, claramente desde noviembre hasta agosto se observa, tanto un mayor número de especies con hojas nuevas, como la mayor abundancia de éstas. En marzo las especies que produjeron hojas fueron: *S. madrensis*, *S. purpusii*, *P. tetradenia*, *C. zapatae* y *O. acuminatissima*. Las especies que abarcaron secas y principios de lluvias (marzo a mayo) fueron *E. capuli* y *L. excelsa*. En cambio en *N. rudis* la producción de hojas se extendió desde marzo hasta junio. En plena época de lluvias, desde julio hasta agosto, sólo produjeron hojas *S. venosa* y *C. volcanalis*. Al final de la época de lluvias y principios de secas fueron *C. mocinni*, *A. compressa* y *T. cuspidata*. Por su parte, *P. tetradenia* produjo hojas prácticamente todo el año (cuadro 4).

Hojas maduras. Esta es la categoría a la que se debe el aspecto perenne de las especies estudiadas, ya que su presencia fue continua en casi en todas las especies, salvo en los casos de *C. mocinni*, *M. insignes* y *R. c. grandifolia*, que en su lugar presentaron hojas seniles en algunos meses (cuadro 4).

Hojas seniles. De las 20 especies estudiadas solo *M. insignes* y *P. brachybotrya*, tienen un aspecto aparentemente caducifolio ya que gran parte del año permanecen con pocas hojas seniles de color amarillo. Las hojas seniles estuvieron representadas también por aquellas que presentaban un gran daño de su lámina foliar debido a insectos agalleros y minadores.

Floración

En ambos años de estudio la mayor cantidad flores se observó en la temporada de secas, siendo febrero de ambos años el mes tanto con la mayor cantidad de flores como el mayor número de especies en floración (figura 3). En los meses de lluvias hubo un franco decaimiento particularmente en el número de flores, las que se deben principalmente a *E. calpuli* y a algunos individuos de *O. chiapensis*.

En ningún mes de los dos años se registró la floración sincrónica de las 20 especies, y fueron pocas en las que se observó una sincronía en la floración del total de los individuos marcados (omitidos por ellos en el cuadro 5). Del total de las 20 especies, *C. zapatae*, *P. brachybotrya*, y la especie dioica *T. cuspidata*, no florecieron en los dos años de estudio. En esta última especie se observó una sincronía en la floración de los individuos macho y hembra. A diferencia de estas tres especies de floración bianual, las otras 17 especies produjeron flores anualmente. En los casos de *C. zapatae*, *S. purpusii*, *P. tetradenia* y *S. madrensis* se encontraron en fructificación al inicio de este estudio, por lo que se desconocen los meses en las que la floración anterior ocurrió.

En las 20 especies estudiadas, a partir del mes de abril se observó un franco decaimiento en la producción de flores, por lo que se considera que este es un patrón de floración en temporada de secas. Se encontró que 14 especies (70%) florecieron en la temporada de secas y que seis (30%) tuvieron un período más extenso de floración debido a que abarcaron tanto meses de secas como de lluvias (cuadro 5). Este último patrón se debe a la asincronía que presentaron los individuos marcados dentro de cada especie y no porque un mismo individuo presentara un

periodo tan largo de floración. El número promedio de flores producidas por cada especie fue variable en los dos años estudiados al igual que el periodo de duración de flores (cuadro 5).

Fructificación

En la fructificación, no se observó claramente una estacionalidad, pero se distingue que de diciembre a junio hubo picos de mayor producción de frutos en los dos años (figura 3). Se encontró una mayor diversidad de comportamientos fenológicos en la fructificación, ya que se distinguieron tres patrones descritos por las 20 especies estudiadas (cuadro 6); el de las especies que presentaron su periodo de fructificación en secas (30% de las especies), las que presentaron frutos en meses de secas y de lluvias (53.6%) y las que lo presentaron en lluvias (17.4%).

La asincronía dentro de cada individuo y entre los individuos marcados fue la razón por la que se presentaron especies con frutos durante todo el año (figura 3) y que algunas especies presentaron periodos muy extensos de fructificación.

La mayor cantidad de frutos se encontró durante los meses de secas; y durante los meses de lluvias sólo algunas especies presentaron frutos pero en grandes cantidades (cuadro 6).

En 1993, no se observaron frutos en *C. zapatae*, *S. purpusii* y *S. venosa*, por ello no están en el cuadro 6 en este año.

Discusión

Este capítulo documentó por primera vez un trabajo fenológico a nivel de comunidad arbórea de angiospermas del BNP de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, uno de los sitios considerados con una alta riqueza biológica a nivel nacional. El método empleado para documentar los datos de fenología cualitativa, basada en revisiones de herbario, quizá resulte cuestionable ya que estaría reflejando el comportamiento fenológico de varios años porque los ejemplares fueron colectados en años distintos. Usualmente, los estudios fenológicos se acotan a ciertos periodos y aquí, se utilizaron como muestras todas aquellas colectas sin importar la fecha en que fue-

ron colectadas. Sin embargo, los resultados que se obtuvieron fueron valiosos, ya que ahora se cuenta con una lista de árboles de angiospermas del BNP de la reserva, que se podría incrementar si se realizara un estudio sistemático de colecta de las plantas con esa forma de crecimiento.

Los resultados (figura 3 y cuadro 3) de fenología cualitativa muestran que la comunidad arbórea de angiospermas (N = 60) presenta una mayor actividad de floración y de fructificación en los meses de menor precipitación, que de acuerdo con el climograma construido en este estudio, es a partir del mes de octubre, al finalizar la estación de huracanes, cuando decrece la cantidad de precipitación y claramente desde diciembre y hasta marzo, se puede delimitar una corta temporada de secas. Estos resultados se asemejan a los de otros bosques húmedos de montaña en los que los picos de floración y de precipitación, de otras formas de crecimientos (como herbáceas), también ocurre durante el período de menor precipitación (Hilty, 1980; Seres y Ramírez, 1993).

En otros ambientes tropicales templados y secos se ha encontrado que en los meses de febrero y marzo, es cuando se encuentra el mayor número de especies con flores (Frankie *et al.*, 1974; Wright y Calderón, 1995). Este comportamiento aparentemente se debe a un estrés hídrico que se presenta en esta temporada (Borchert, 1983), y si esta hipótesis se cumple para el BNP del sitio de estudio entonces se reflejarían los resultados aquí mostrados (figura 3).

Otros estudios han atribuido los patrones fenológicos de floración no solamente a factores abióticos, sino también a factores bióticos como es, la comunidad de polinizadores que ha ejercido una presión de selección a través de su conducta de forrajeo y sus periodos de mayor abundancia (Gentry, 1974; Schaik *et al.*, 1993). En el presente estudio no contamos con datos que permitan establecer, si efectivamente, esta idea se cumple para las especies del BNP, y apenas se cuenta con algunas observaciones generales sobre los polinizadores que interactúan con las especies de estudio. Por ejemplo, se observó que *S. madrensis*, *A. compressa* y *C. mocinni* son polinizados por diversas especies de insectos, principalmente procedentes de las familias Apidae y Bombycidae, pero se desconoce cual es la propia fenología de estos grupos así como sus periodos de mayor abundancia.

En el caso de la fructificación se tiene una mayor variedad de comportamientos fenológicos y menos patrones claramente identificados. Aunque en este estudio, los datos de fenología cualitativa muestran que hay claramente un pico de mayor número de especies con frutos durante la temporada de secas (figura 3). En la fructificación no se ha encontrado una correlación clara con alguna variable ambiental, sino que han sido señaladas coincidencias entre la mayor abundancia de frutos con la de aves y mamíferos frugívoros (Fleming, 1991). Por ejemplo, en el caso de algunos bosques húmedos de montaña de Costa Rica, en donde se ha encontrado que la mayor producción de frutos ocurre en la temporada de secas, lo que a su vez coincide con la mayor actividad de las aves frugívoras (Loiselle y Blake, 1991), así como en la Reserva de la Biosfera El Triunfo en donde se encontró que la mayor abundancia de frutos ocurre con la de los quetzales (Solórzano *et al.*, 2000).

El estudio de fenología cuantitativa mostró que para la fructificación no existe una tendencia clara de un comportamiento fenológico ya que durante todo el año se observaron especies con frutos. Aunque es importante señalar que la mayor cantidad de frutos ocurrió en la temporada de secas, coincidiendo con la reproducción de gran cantidad de especies de aves y de mamíferos del BNP (observaciones personales de Sofía Solórzano). Esta coincidencia se ha explicado como resultado de la selección natural para que la progenie de la fauna tenga una mayor probabilidad de sobrevivir (Loiselle y Blake, 1991). Sin embargo, esta coincidencia no es suficiente para aseverar que la interacción ha ejercido una presión de selección sobre la fenología de fructificación. Para conocer el origen y mantenimiento de los diferentes patrones de fructificación, es necesario integrar otros factores bióticos y abióticos de manera que se pueda establecer la participación de cada uno de ellos (Augspurger, 1983).

A las pocas especies que produjeron frutos en la temporada de lluvias (cuadro 6) se les puede atribuir un papel muy importante, ya que representan el recurso alimentario cuando hay escasez del mismo.

La fenología de fructificación de las plantas puede ser diferente dependiendo de la cantidad de luz que reciba (Levey, 1990), es posible que ello sea la causa de que los individuos marcados hayan presentado una gran asincronía intraespecífica, debido a que algunos individuos

estaban en cañadas con diferente orientación lo que hacía que recibieran una diferente cantidad de luz, respecto a otros que estaban bajo el dosel del bosque en terrenos planos. Detectar una mayor diversidad de patrones fenológicos en la fructificación es más frecuente que en los casos de las hojas y las flores. Esto también se ha encontrado en otros sistemas con altos niveles de precipitación (Hilty, 1980). Aunque, las especies estudiadas por este autor presentaron la mayor abundancia de frutos cuando ocurre la mayor cantidad de lluvia, lo cual puede deberse a que se consideraron formas de crecimiento diferentes a las arbóreas.

En el presente estudio, se encontraron al menos tres comportamientos fenológicos de fructificación; el de las especies que fructifican claramente en secas, las especies que fructifican en secas e inicios de lluvias y aquellas que fructifican claramente en lluvias (cuadro 6), esto difiere de otros bosques húmedos como el de Costa Rica en donde se encontró solamente un periodo de fructificación (Frankie *et al.*, 1974).

En los resultados de fructificación y de floración no se observa que los comportamientos fenológicos estén asociados a un factor taxonómico (cuadros 5 y 6), lo cual es diferente a lo observado por Kinnard (1992) quien explicó sus resultados fenológicos por el nivel específico.

En el presente estudio, se analizó con detalle la fenología de foliación, lo que resulta muy valioso ya son aún más escasos estos datos que los de floración y fructificación de los BNP. La mayoría de las especies aquí estudiadas, produjeron hojas nuevas durante la temporada de secas y en menor número en la temporada de lluvias como ocurre en otros tipos de vegetación (Borchert, 1983; Nielsen *et al.*, 1987; Wright y Cornejo, 1990; Aide, 1991). La estacionalidad más marcada en la producción de hojas nuevas fue más fácil de detectar durante el año de 1993, debido a que en 1992 posiblemente se alteró la fenología de foliación por las bajas temperaturas que se registraron en enero de ese año, la que descendió a menos 5°C; en consecuencia las hojas se congelaron, pero se mantuvieron como hojas seniles (figura 4). Una similitud entre este trabajo, con los realizados en otros sistemas con diferentes regímenes de lluvias, es que también el mayor número de especies con hojas nuevas se presenta en la temporada de secas (Fournier y Salas, 1966; Frankie *et al.*, 1974, Borchert, 1983; Nielsen *et al.*, 1987).

Uno de los patrones que ocurre tanto en sitios secos como lluviosos, es que la mayoría de las especies pierden sus hojas durante la estación seca (Fournier y Salas, 1966; Frankie *et al.*, 1974; Reich, 1995). La pérdida de hojas durante secas es más evidente en las comunidades que se desarrollan en sitios con precipitaciones inferiores a 1000 mm al año. En el presente estudio sólo se pueden clasificar como especies caducifolias a tres de ellas (cuadro 4). Rzedowski (1978) establece que en los bosques mesófilos de montaña, se pierden las hojas durante los meses más fríos del año, que de acuerdo con la figura 2 en nuestro sitio de estudio ocurre de diciembre a enero, por tanto no encontramos que la propuesta de Rzedowski se cumpla para nuestro estudio (figura 4) ya que justo en estos meses hay una gran producción de hojas jóvenes (figura 5). Esta discrepancia, se puede deber al hecho de que como se explicó en la sección de métodos, en el concepto de bosque mesófilo de montaña de Rzedowski (1978) se incluyen varias comunidades muy dispares; otra posible explicación es que en nuestro estudio se cuenta con un análisis detallado de la fenología de foliación pero solamente de 20 especies; quizá este resultado cambie al incrementarse el tamaño de la muestra.

Como conclusiones generales, consideramos que este estudio muestra resultados muy valiosos para entender la dinámica de las comunidades llamadas bosques de niebla. A la vez que este tipo de datos básicos podrían servir para entender si se están afectando los aspectos fenológicos en este tipo de bosque, pues es conocido que ya se observan efectos negativos por el cambio climático global (Foster, 2001; Solórzano *et al.*, 2003). El presente estudio, se podría tomar como una línea base a partir de la cual se podrán establecer estudios sobre interacciones ecológicas o la participación de la filogenia en la explicación de los comportamientos fenológicos.

Agradecimientos.

Los datos de fenología cuantitativa que aquí se presentan fueron obtenidos por Sofía Solórzano, durante la realización de su trabajo de licenciatura que desarrolló en el proyecto de investigación *Estudio de la*

migración del quetzal, coordinado por la bióloga Lourdes Ávila a quien dedicamos este capítulo en su memoria. Este proyecto de investigación fue apoyado por RARE Center y TNC y se pudo desarrollar gracias a las facilidades del entonces Instituto de Historia Natural de Tuxtla Gutiérrez. En el trabajo de campo Sofía Solórzano contó con la ayuda de los vigilantes Rafael Solís e Ismael Gálvez. Agradecemos las facilidades del Herbario Nacional (MEXU, UNAM) tanto de su curador el doctor Gerardo Salazar, como de todos los técnicos encargados de las diferentes salas; quienes nos apoyaron durante la revisión de ejemplares de herbario.

Cuadro 1. Nombres de tipos de vegetación semejantes a lo que Breedlove (1981) definió para Chiapas como “evergreen cloud forest” (bosques de niebla perennes, BNP). Para este autor, el BNP es una de las tres comunidades que se pueden identificar dentro de lo que Rzedowski (1978) engloba como bosque mesófilo de montaña. La altitud está referida a las descritas por Long y Heath (1991) para nuestro sitio de estudio.

Autor / Equivalencias a BNP	Tipos de vegetación de México Rzedowski (1978)	Tipos de vegetación para Chiapas Breedlove (1981)	Comunidades en la Reserva de la Biosfera El Triunfo Long y Heath (1991).	Otras clasificaciones para el Neotrópico	Altitud (m)
	Bosque mesófilo de montaña	Montane rain forests	<i>Ficus-Coccoloba-Dipholis-Sapium.</i>		1200 - 1500
Bosque de niebla perenne	Bosque mesófilo de montaña	Evergreen cloud forests	<i>Quercus-Matudaea-Dendropanax-Hedyosmum.</i>	Selva mesotérmica higrofitica (Acosta-Solís, 1968). Cloud forests (Leopold, 1950). Selva nublada (Beard, 1944).	1600 - 2200
	Bosque mesófilo de montaña	<i>Pine-oak-Liquidambar</i>	<i>Liquidambar-Quercus-Pinus .</i>		1300 - 1500

Cuadro 2. Especies en las que se realizaron las observaciones de fenología cuantitativa, la clave de abreviación usada en los cuadros de resultados, el nombre común que reciben en el sitio de estudio, el número de árboles marcados por especie y el gradiente altitudinal en el que se distribuyen los árboles marcados.

Familia	Especie	Clave	Nombre común	Número de árboles marcados	Gradiente altitudinal (m)
Actinidiaceae	<i>Saurauia madrensis</i> B. T. Keller et Breedlove	Smad	Moquillo	5	1900-2000
Lauraceae	<i>Cinnamum zapatae</i> Lorea-Hern.	Czap	Canelillo	6	1770-2000
	<i>Licaria excelsa</i> Kostermans	Lexc	Canelillo	5	1900-2000
	<i>L. glaberrima</i> (Lundell) C. K. Allen	Lgja	Canelillo	6	1800-2000
	<i>Nectandra aff. salicina</i> C. K. Allen	Nasa	Aguacatillo	3	1900-1930
	<i>N. rudis</i> C. K. Allen	Nrud	Aguacatillo	9	1900-2000
	<i>Ocotea acuminatissima</i> (Lundell) Rohwer	Oacu	Canelillo	5	1850-2000
	<i>O. chiapensis</i> (Lundell) Standley et Steyerm	Ochi	Tepeaguacate	40	1950-2000
	<i>O. platyphyla</i> (Lundell) Rohwer	Opla	Aguacatillo	5	1900-2000
Melastomataceae	<i>Conostegia volcanelis</i> (Standley et Steyerm)	Cvol	Uva	11	1830-2000
Moraceae	<i>Morus insignes</i> Bureau	Mins	Mora	11	1900-2000
	<i>Trophis cuspidata</i> Lundell	Tcus	Aretillo	7	1900-1970
Mysinaceae	<i>Ardisia compressa</i> H.B.K.	Acom	Chime	16	1900-2000
	<i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell	Sven	Chime	4	1870-1970
Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i> Lundell	Ecal	Capulincillo	5	1900-2000
Rhamnaceae	<i>Rhamnus capraefolia grandifolia</i> M. C. et L. A. Johnston	Rcgr	Canzúcar	5	1870-1970
Rosaceae	<i>P. brachybotrya</i> Zucc.	Pbra	Cochoc	3	1870-1950
	<i>Prunus tetradenia</i> Koehne	Ptet	Zapotillo	6	1900-1930
Theaceae	<i>Symplococarpun purpusii</i> (Brandegee) Kobuski	Spur	Palo colorado	13	1800-1930
Verbenaceae	<i>Citharexylum mocinii</i> D. Don.	Cmoc	Perla	5	1870-2000
Total				170	

Cuadro 3. Fenología de las 60 especies de árboles que fueron registradas en el BNP de la Reserva de la Biosfera El Triunfo. Presencia a lo largo del año de F = flores, R = frutos y la A = flores y frutos.

Familia	Especie	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Acanthaceae	<i>Spathacantus parviflorus</i> Leonard							F				A	
Actinidiaceae	<i>Saurauia madrensis</i> B. T. Keller et Breedlove	F	F	R	R	R	R	R	R			F	F
	<i>S. oreophila</i> Hemsley					F				A			
Aquifoliaceae	<i>Ilex belizensis</i> Lundell				F	F	F		R				
Araliaceae	<i>Dendropanax populifolius</i> (Marchl.) A. C. Smith		A										
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> HBK		F								A		R
	<i>A. jorullensis</i> Kunth				F					R		R	
	<i>Carpinus caroliniana</i> Walt.		A	A	R	F						R	
Bignoniaceae	<i>Amphitecna montana</i> L. O. Williams		A			F	F	F		R		R	F
Brunelliaceae	<i>Brunellia mexicana</i> Standley	F						F	F			R	A
Celastraceae	<i>Wimmeria montana</i> Lundell	R	R	R		R					F	R	R
Chlorantaceae	<i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem.				A		R						
Clethraceae	<i>Clethra matudae</i> Lundell		F	F	F	A	R	R	R	R			
Cunoniaceae	<i>Weinmannia pinnata</i> L.		F			F				F	F		
Euphorbiaceae	<i>Bernardia interrupta</i> (Schlecht.) Muell. Arg.												
Fabaceae	<i>Cojoba matudae</i> (Lundell) L. Rico		F	R	A	R							
Fagaceae	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.		F	F	F								F
	<i>Q. aff. benthamii</i> Liebm.	F	F	F									

Cuadro 4. Fenología de foliación de las 20 especies de árboles (clave según cuadro 2), desde marzo de 1992 hasta diciembre de 1993. La j= hojas juveniles, m= maduras y s= hojas seniles. Para las categorías ver el texto.

año 1992

Mes	m	s	a	m	j	j	s	j	a	s	j	m	s	j	o	n	d					
Especie/cat	j	m	s	j	m	s	j	m	s	j	m	s	j	m	s	j	m	s				
Acorn	0	2	2	0	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	1	2	1	2	2			
Cmoc	0	2	1	0	0	2	0	0	2	0	2	2	1	2	2	1	3	2	1	2	0	
Cvol	0	2	2	0	2	1	0	2	1	3	2	1	0	2	1	0	2	1	2	1	2	0
Czap	2	2	0	0	1	1	0	2	1	0	0	1	0	2	1	0	2	2	2	2	0	0
Ecal	2	0	1	3	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	0	0	3	2	0	2	0	0
Lexc	2	2	1	2	2	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	3	0	2	2	0	0
Lglá	0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0	3	2	0	0
Mins	0	2	0	2	2	0	0	2	2	0	2	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0
Nasa	0	2	0	0	1	0	0	3	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	3	0	0	0
Nrud	1	2	1	2	2	1	0	2	2	0	2	1	0	3	1	0	3	2	1	2	2	0
Oacu	2	0	1	0	2	0	0	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	2	2	2	2	2
Ochi	0	2	1	1	2	1	0	2	1	2	2	1	3	2	1	3	2	2	2	2	2	1
Opla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	2	0	3	2	0	3	2	0	2
Pbra	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 5. Fenología cuantitativa de floración de diciembre desde 1991 hasta diciembre de 1993, clave de la especie según el cuadro 2. En el primer renglón el promedio de flores, ± E.E., el segundo renglón representa el número mínimo y máximo de flores y en el tercero el porcentaje de árboles con flores.

1991-1991

Clave	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Acorn	1308±2258	1308±2258	597±1304										84±268
	0-9024	0-9024	0-4800										0-1075
	58	58	31										19
Crnoc				2000±154									
				765-3467									
				40									
Cvol	164±247	164±247	267±425	119±173	67±166	67±166							4136±7891
	0-257	0-257	0-960	0-441	0-476	0-476							0-7436
	50	50	33	50	25	25							63
Ecal							738±1073	738±1073	312±427	47±105	47±105	6±14	
							0-2550	0-2550	0-800	0-236	0-236	0-32	
							20	20	40	20	20	20	
Lexc			350±657	420±939									
			0-2789	0-2100									
			20	20									
Lglia				812±783	8±13	8±13							
				0-1750	0-29	0-29							

Espectre	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
Acom	232±363	1159±157	389±942	20±78								
	0-1104	0-4936	0-3308	0-316								
	75	62	50	6								
Omoc		1300±1789	679±1442	153±217								
		0-3500	0-3256	0-524								
		40	40	80								
Cvol	848±1103	1341±1860	62±70	3±8								
	0-3100	0-4500	0-188	0-23								
	75	88	50	12								
Ecal	3±7	4±7										
	0-17	0-18										
	40	40										
Lexc				32±64	25±55	25±55	38±56	38±56				
				0-146	0-124	0-124	0-122	0-122				
				60	40	40	40	40				
Lgla				32±46	25±55	25±55	38±56	38±56				
				0-110	0-124	0-124	0-122	0-122				
				60	40	40	40	40				
Mins		2456±5211	159±288	3±7								
		0-16800	0-2150	0-21								
		100	20	10								
Nasa			12±10	23±29	20±29	20±29	58±51	58±51				
			0-19	0-56	0-53	0-53	0-98	0-98				
			66	66	60	60	66	66				
Nrud		26±44	21±36	19±37	31±62	31±62	60±69	60±69				

Bibliografía

Aide T.M., 1991, "Synchronous Leaf Production and Herbivory in Juveniles of *Gustavia superba*" in *Oecologia* 88: 511-514.

Aldrich M., P. Bubb, S. Hostettler y H. Van de Wed, 2000, "Special Supplement. Tropical Montane Forests" in Bulletin Arborvitae of WWF-IUCN, Holanda, The Netherlands.

Augspurger C.K., 1983, "Phenology, Flowering Synchrony and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs in *Biotropica* 15: 257-267.

Borchert R., 1983, "Phenology and Control of Flowering in Tropical Trees" in *Biotropica* 15:81-89

Borchert R., 1994, "Soil and Steam Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical dry Forest Trees" in *Ecology* 75:1437-1449.

Breedlove D.E., 1981, *Flora of Chiapas. Part 1*, California Academy Press, California.

Fleming T.H., 1991, Fruiting Plant-frugivore Mutualism: the Evolutionary Theater and the Ecological Play" in *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. P.W. Price, T.M. Lewinston, G. Wilson-Fernandez y W. Benson (eds.) pp: 119-144. John Wiley & Sons, Nueva York, USA.

Foster P. 2001, "The Potential Negative Impacts of Global Climate Change on Tropical Montane Cloud Forests in *Earth Science Reviews*. 55: 73-106.

Fournier L.A., 1974, "Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica " en *Turrialba* 26: 54-59

Fournier L.A. y S. Salas, 1966, "Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón" en *Rev. Biol. Trop.* 14: 75-85

Frankie G.W., H.G. Baker y P.A. Opler, 1974, "Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica" in *Journal of Ecology* 62: 881-919

Gentry A.H., 1974, "Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae" in *Biotropica* 6:64-68

Hilty S.L., 1980, "Flowering and Fruiting Periodicity in a Premontane rain Forest in a Pacific Colombia" in *Biotropica* 12: 292-306.

Jones S B. Jr., 1988, *Sistemática vegetal*, McGraw-Hill, Inc., México D. F., México. 536 pp.

Kinnard M.F., 1992, "Phenology of Flowering and Fruiting of an East African Riverine Forest Ecosystem" in *Biotropica* 24: 187-194.

Levey D.J., 1990, "Habitat-dependent Fruiting Behaviour of an Understorey tree, in *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as a keystone habitat for frugivores in Costa Rica" in *Journal of Tropical Ecology* 6: 409-420.

Linkosalo T., R. Häkkinen y H. Hänninen, 2006, "Models of the Spring Phenology of Boreal and Temperate Trees: is there Something Missing?" in *Tree Physiology* 26: 1165-1172.

Loiselle B.A. y J.E. Blake, 1991, "Temporal Variation in Birds and Fruits Along an Elevational Gradient in Costa Rica" in *Ecology* 72:180-193

Long A. y M. Heath, 1991, "Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: A Preliminary Floristic Inventory and the Plant Communities of Polygon I" in *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México.

Miranda F., 1952, *La vegetación de Chiapas*, Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

Miranda F. y E. Hernández X., 1963, "Los tipos de vegetación de México y su clasificación" en *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 29-179.

Nadkarni N.M. y N. T. Wheelwright, 2000, *Monteverde. Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest*, Oxford University Press, Nueva York.

Nielsen E.T., M.R. Sharif y P.W. Rundel, 1987, "Leaf dynamics in an evergreen and a deciduous species with even-aged leaf cohorts from different environments. *The American Midland Naturalist* 118: 46-55

Ollerton J. y A.J. Lack, 1992, "Flowering Phenology: an Example of Relaxation of Natural Selection", *TREE* 7: 274-276

Rathcke B. y E.P. Lacey, 1985, "Phenological Patterns of Terrestrial Plants" in *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.

Reich, P.B., 1995, "Phenology of Tropical Forests: Patterns, Causes, and Consequences in *Canadian Journal of Botany/Revue Canadienne de Botanique* 73: 164-174.

Rzedowski J., 1978, *La vegetación de México*, editorial Limusa, México D. F. 432 pp.

Rzedowski J., 1996, "Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México" en *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.

Schaik, C.P. van, J.W. Terborgh y S.J. Wright, 1993, "The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers" in *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.

Seres A. y N. Ramírez, 1993, "Floración y fructificación en un bosque nublado venezolano" en *Revista de Biología Tropical* 41: 27-36.

Solórzano S., 1995, *Fenología de 22 especies arbóreas y su relación con la migración altitudinal del quetzal (Pharomachrus mocinno mocinno de La Llave 1832), en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.* tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.

Solórzano S., S. Castillo, T. Valverde y L. Avila, 2000, "Quetzal Abundance in Relation to Fruit Availability in a Cloud Forest in Southeastern Mexico" in *Biotropica* 32: 523-532.

Solórzano S, M.A Castillo-Santiago, D. A. Navarrete-Gutiérrez y K. Oyama, 2003, "Impacts of the Loss of Neotropical Highland Forests on the Species Distribution: a Case Study Using Resplendent Quetzal an Endangered Bird Species" in *Biological Conservation* 114: 341-349.

Williams-Linera G., 2003, "Temporal and Spatial Phenological Variation of Understory Shrubs in a Tropical Montane Cloud Forest" in *Biotropica* 35: 28-36.

Wright S.J. y F.H. Cornejo, 1990, "Seasonal Drought and Leaf Fall in a Tropical Forest" in *Ecology* 71: 1165-1175

Wright S.J. y O. Calderón, 1995, "Phylogenetic Patterns Among Tropical Flowering Phenologies" in *Journal of Ecology* 85: 937-948.