



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FORESTALES

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS COMUNIDADES
VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL COFRE DE
PEROTE, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS

Para obtener el grado académico de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA FORESTAL

Presenta:

JERÓNIMO VÁZQUEZ RAMÍREZ

DIRECTORA: DRA. CLAUDIA ÁLVAREZ AQUINO

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Veracruzana y al Instituto de Investigaciones Forestales por la oportunidad de realizar un posgrado.

Al Conacyt por el apoyo recibido durante la realización de mis estudios de posgrado.

A la Dra. Claudia Álvarez Aquino por la dirección de este trabajo y por su papel como tutora durante dos años.

A los miembros de mi comité tutorial: la Dra. Virginia Rebolledo Camacho, el Dr. Armando Aparicio Rentería y el Dr. Armando Martínez Chacón por enriquecer este trabajo con sus comentarios, sugerencias y asesorías.

A los miembros de mi comité revisor: la Dra. Celia Cecilia Acosta Hernández, el Dr. Hector Viveros Viveros y el Dr. Gerardo Castro Bobadilla por sus valiosas observaciones.

Al Dr. Miguel Cházaro por compartir y contagiar su pasión por la botánica.

Al Mtro. Héctor Narave por presentarme el Parque Nacional Cofre de Perote.

A mis maestros y compañeros de cursos por el aprendizaje obtenido.

A mi familia y amigos por su apoyo incondicional.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	14
2. ANTECEDENTES	15
2.1 Estudios fenológicos	15
2.2 Parque Nacional Cofre de Perote	16
3. OBJETIVOS	17
3.1 Objetivo general	17
3.2 Objetivos particulares	17
4. SITIO DE ESTUDIO	17
5. REFERENCIAS	21

CAPITULO 1. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE.

1. INTRODUCCIÓN	27
2. ANTECEDENTES	28
3. OBJETIVO	29
4. METODO	29
4.1 Selección de sitios de estudio	29
4.2 Muestreo en campo	30
4.3 Análisis de datos	32
5. RESULTADOS	35
5.1 Muestreo	35
5.2 Diversidad	35
5.3 Similitud	36
5.4 Estructura y composición florística	40
6. DISCUSIÓN	47
6.1 Muestreo	47
6.2 Diversidad	47
6.3 Similitud	49
6.4 Estructura y composición florística	50
7. CONCLUSIONES	51
8. REFERENCIAS	53

CAPITULO 2. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE CUATRO COMUNIDADES VEGETALES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE, VERACRUZ, MÉXICO.

1. INTRODUCCIÓN	59
2. ANTECEDENTES	61
3. OBJETIVOS	63

3.1 Objetivo general	63
3.2 Objetivos particulares	
4. METODO	63
4.1 Sitios de estudio	64
4.2 Selección de especies	64
4.3 Procedimiento en campo	65
4.4 Análisis de datos	67
5. RESULTADOS	68
5.1 Condiciones climáticas	68
5.2 Fenología reproductiva	69
5.3 Sincronía intraespecífica de especies arbóreas	77
6. DISCUSIÓN	79
6.1 Condiciones climáticas	79
6.2 Fenología reproductiva	79
6.3 Sincronía intraespecífica de especies arbóreas	82
7. CONCLUSIONES	84
8. REFERENCIAS	86

CAPITULO 3. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES PLANTAS ALPINAS MEXICANAS: UNA APROXIMACIÓN AL USO DE EJEMPLARES DE HERBARIO COMO INDICADORES DE CAMBIO CLIMÁTICO.

1. INTRODUCCIÓN	92
2. ANTECEDENTES	93
3. OBJETIVO	94
4. METODO	94
4.1 Obtención de datos	94
4.2 Análisis de datos	96
5. RESULTADOS	96
5.1 <i>Robinsonecio gerberifolius</i>	96
5.2 <i>Draba nivicola</i>	98
5.3 <i>Senecio mairetianus</i>	98
6. DISCUSIÓN y CONCLUSIONES	99
7. REFERENCIAS	102

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

1. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	107
2. ¿Y PARA QUÉ?	109
3. REFERENCIAS	110

ANEXOS

ÍNDICE DE CUADROS

CAPITULO 1. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE.

Cuadro 1	Características generales de los sitios de muestreo en cuatro comunidades vegetales del PNCP	31
Cuadro 2	Método seguido para el muestreo en campo de las cuatro comunidades vegetales estudiadas en el PNCP.	32
Cuadro 3	Ordenes de diversidad, su interpretación de acuerdo a la sensibilidad de las abundancias y sus equivalencias en índices de diversidad tradicionales.	33
Cuadro 4	Estimadores de riqueza no paramétricos para las distintas comunidades y los distintos estratos muestreados. SOB= especies observadas, D=dosel, S=sotobosque y H=herbáceo.	35
Cuadro 5	Número efectivo de especies y valores del Índice de Shannon para las cuatro comunidades vegetales y sus distintos estratos: D=dosel, S=sotobosque y H=herbáceo.	37
Cuadro 6	Valores del Índice de similitud de Sorensen para las cuatro comunidades vegetales y sus estratos. Pm=Pinar mixto BAr=Bosque de <i>Abies religiosa</i> , BPh=Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y Pa= Páramo de altura.	38
Cuadro 7	Densidad (ind./ha) y Área basal (m ²) de las comunidades caracterizadas. Se presenta la media \pm el error estándar.	40
Cuadro 8	Atributos de las especies registradas en el pinar mixto ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m ²) arbustivo y herbáceo (m ²) *Regeneración.	41
Cuadro 9	Atributos de las especies registradas en el bosque de <i>Abies religiosa</i> ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m ²) sotobosque y estrato herbáceo (m ²) REL=relativa. *Regeneración.	43
Cuadro 10	Atributos de las especies registradas en el bosque de <i>Pinus hartwegii</i> ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m ²) sotobosque y estrato herbáceo (m ²) REL=relativa. *Regeneración.	45

Cuadro 11	Atributos de las especies registradas en el páramo de altura ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: cobertura para sotobosque y estrato herbáceo (m ABS=absoluta, REL=relativa.	46
-----------	---	----

CAPITULO 2. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE CUATRO COMUNIDADES VEGETALES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE, VERACRUZ, MÉXICO.

Cuadro 1	Especies seleccionadas mediante el IVI, la comunidad en la que fueron monitoreadas y el estrato al que pertenecen: D= Dosel, S=Sotobosque y H= Herbáceo.	64
Cuadro 2	Localización y altitud en la que fueron instalados pluviómetros.	65
Cuadro 3	Fenofases a estudiar, para las especies coníferas las fenofases corresponden a: 1) Aparición de conos masculinos, 2) Dispersión de polen, 3) Desarrollo de conos femeninos y 4) Dispersión de semillas. Para las especies de latifoliadas las fenofases monitoreadas son: 1) Floración y 2) Fructificación.	66
Cuadro 4	Categorías de Índice de Actividad.	68
Cuadro 5	Coeficiente de correlación de Spearman entre el número de especies en floración y fructificación mensual (comunidad) o entre el porcentual de Fournier (estratos) (P), temperatura máxima °C (T) y fotoperiodo (F) para el mismo mes, *P< 0.05.	77
Cuadro 6	Valores del Índice de actividad para la floración y fructificación en las especies leñosas del PNCP y la comunidad vegetal en la que se estudiaron: Pm=Pinar mixto, BAr=Bosque de <i>Abies religiosa</i> y BPh=Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> .	77
Cuadro 7	Antecedentes de estudios fenológicos reproductivos para las especies estudiadas, el sitio donde se realizaron y las fechas en que fueron observadas las distintas fenofases. Los meses se indican con número (1:Enero, 2:Febrero, etc.).	84

ÍNDICE DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN GENERAL.

Figura 1	Ubicación y localización del Parque Nacional Cofre Perote.	17
Figura 2	Tipos de vegetación existentes en el PNCP: Pa=páramo de altura, BPh=bosque de <i>Pinus hartwegii</i> , BAr=bosque de <i>Abies religiosa</i> y Pm=pinar mixto.	20

CAPITULO 1. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE.

Figura 1	Comunidades vegetales estudiadas en un gradiente altitudinal: Pm=pinar mixto; BAr=bosque de <i>Abies religiosa</i> ; BPh=bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y Pa=páramo de altura. La línea roja marca el límite del PNCP.	30
Figura 2	Curvas de acumulación de especies para las cuatro comunidades y distintos estratos estudiados. Pm=pinar mixto, BAr=bosque de <i>Abies religiosa</i> , BPh=bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y Pa=páramo de altura.	36
Figura 3	Perfiles de diversidad para las comunidades trabajadas: pinar mixto, bosque de <i>Abies religiosa</i> , bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y páramo de altura. En los tres estratos: (A) Dosel, (B) Sotobosque y (C) Herbáceo.	39
Figura 4	Distribución de clases diamétricas: (A) <i>Abies religiosa</i> , (B) <i>Pinus hartwegii</i> , (C) latifoliadas del pinar mixto y (D) coníferas del pinar mixto.	41
Figura 5	(A) Relación entre la densidad del dosel y la altitud ($r= 0.926$). (B) Relación entre la riqueza de especies del dosel y la altitud ($r=0.856$). (C) Relación entre el área basal total del dosel y la altitud ($r= 0.996$).	48

CAPITULO 1. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE.

Figura 1	Valores de precipitación media mensual del periodo 1970-2011 (área gris), temperatura media mensual del periodo 1970-2011(línea oscura) y precipitación registrada durante el periodo de estudio Septiembre 2012- Agosto 2013 (barras oscuras). Datos de la estación meteorológica localizada en Tembladeras, Veracruz, México, ubicada a los 19°31'10"N, 097°07'05"O, 3,160msnm) se obtuvieron de la Comisión Nacional del Agua.	68
Figura 2	Patrones de precipitación mensual en el periodo Septiembre 2012- Agosto 2013 para: Pm=Pinar mixto, BAr=Bosque de <i>Abies religiosa</i> , BPh=Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y Pa=Páramo de altura.	69

Figura 3	Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Pinar mixto: A=Comunidad, B=Sotobosque y C=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular.	71
Figura 4	Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en <i>Abies religiosa</i> : A=Comunidad, B=Sotobosque y C=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular.	72
Figura 5	Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> : A=Comunidad, B=Sotobosque y C=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular.	74
Figura 6	Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Páramo de altura: A=Comunidad, B=Sotobosque y C=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular.	75
Figura 7	Frecuencia relativa de formas de vida (Árboles: barras negras, arbustos: barras blancas y hierbas: barras grises) de especies estudiadas en el Parque Nacional Cofre de Perote. Pm= Pinar mixto, BA= Bosque de <i>Abies religiosa</i> , PB=Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> y Pa=Páramo de altura	76
Figura 8	Sincronía entre la liberación de polen y la aparición de conos femeninos receptivos en: (A) <i>Pinus ayacahuite</i> , (B) <i>Pinus patula</i> , (C) <i>Pinus hartwegii</i> , (D) <i>Pinus montezumae</i> , (E) <i>Abies hickelii</i> y (F) <i>Abies religiosa</i> . Los meses se indican con numero (1:Enero, 2:Febrero, etc).	78

CAPITULO 3. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES PLANTAS ALPINAS MEXICANAS: UNA APROXIMACIÓN AL USO DE EJEMPLARES DE HERBARIO COMO INDICADORES DE CAMBIO CLIMÁTICO.

Figura 1	Figura 1. Relación entre el año y el día de colecta (Jul 1=1, Jun 31=365) para: A) <i>Robinsonia gerberifolia</i> [$y=1.327x-2557.3$, $R^2=0.578$, $P=0.03$, $N=8$]; B) $R^2=0.11$, $P=0.3$, $N=10$] y C) $R^2=0.33$, $P=0.09$, $N=9$]. El punto rojo representa la colecta realizada durante este estudio.	97
----------	---	----

RESUMEN

Se evaluó la estructura, diversidad y fenología reproductiva de cuatro comunidades vegetales presentes en el Parque Nacional Cofre de Perote: pinar mixto, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura. Así como cambios en el tiempo de floración de especies del páramo de altura como consecuencia del cambio climático. Para determinar estructura y diversidad en cada tipo de vegetación se establecieron al azar dentro de una parcela de 1ha, 10 transectos de 50 × 2 m, 25 cuadrantes de 5 × 5 m y 100 cuadrantes de 1 × 1 m para censar individuos de DAP ≥ 10 cm, < 10 cm y vegetación herbácea, respectivamente. Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) y las clases diamétricas para las especies leñosas dominantes. Se evaluó diversidad mediante el número efectivo de especies (*true diversity*) y la similitud entre comunidades mediante el índice de Sorensen. Para la fenología reproductiva en cada comunidad vegetal se seleccionaron las 15 especies con mayor valor de IVI, cinco en cada estrato. Para cada especie seleccionada se marcaron 10 individuos en edad reproductiva y se monitoreó su floración y fructificación durante un año (Agosto 2012 - Septiembre 2013). Para describir la fenología reproductiva a nivel comunidad se utilizó estadística circular. Se calculó el ángulo medio y se probó su contraste estadístico con la prueba de Rayleigh, para comparar los ángulos medios de distintas comunidades cuando estos fueron significativos se utilizó la prueba de Watson-Williams. La relación entre el número de especies en cada fenofase y las variables ambientales (precipitación, temperatura máxima y fotoperiodo) fue evaluada mediante el coeficiente de correlación de Spearman. La sincronía se midió en las especies leñosas dominantes mediante el Índice de Actividad. Por último para evaluar cambios en el tiempo de floración de especies de páramo de altura como consecuencia del cambio climático, se utilizaron ejemplares de los herbarios XAL y XALU colectados en la zona de estudio. En base al número de ejemplares y al tipo de floración, se seleccionaron las especies *Robinsonia gerberifolia*, *Draba nivicola* y *Senecio mairitianus*. Se creó un diagrama de dispersión y se determinó la relación entre el día de colecta y el año de colecta mediante un análisis de regresión lineal. En total se registraron 1641 individuos pertenecientes a 80 especies, 57 géneros y 32 familias incluyendo *Sedum minimum* como un nuevo registro para la flora de Veracruz. El pinar mixto obtuvo los valores más altos de diversidad en los tres estratos evaluados y la mayor densidad de individuos en dosel (1,180 ind/ha). Las comunidades con mayor similitud de especies son el pinar mixto y el bosque de *Abies religiosa*. Los ángulos medios de floración y fructificación del pinar mixto y el páramo de altura fueron significativos aunque los valores de *r* muestran una baja estacionalidad. En contraste los bosques de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii* mostraron una estacionalidad nula. En el estrato arbóreo de todas las comunidades, se observó que la liberación de polen se relacionó negativamente con la precipitación. En el estrato arbustivo la floración no mostró un patrón general, pero la fructificación se correlacionó positivamente con la precipitación en tres comunidades. En el estrato herbáceo del pinar mixto la floración se correlacionó con la precipitación, en las demás comunidades no se encontró ningún patrón general, probablemente por la amplitud

en la duración de la floración y fructificación de las especies seleccionadas. La mitad de las especies arbóreas seleccionadas mostraron una alta sincronía intraespecífica en su floración. En las especies de coníferas el pico de liberación de polen coincidió con el pico de aparición de conos femeninos receptivos, la excepción fue *P. hartwegii* donde se observó un desfase lo que se puede traducir como un bajo éxito reproductivo a futuro. Como consecuencia del bajo número de ejemplares de herbario útiles para la metodología utilizada y a la dispersión de los datos, solamente se obtuvo asociación correlativa entre el año y el día de colecta en *Robinsonia gerberifolia*, asociación que indica que la floración de esta especie se ha retrasado en el año. Para *D. nivicola* y *S. mairatianus* se observa una tendencia en la que su floración se ha adelantado en el año, sin embargo estos resultados deben tomarse con cautela ya que no se puede descartar que lo observado sea efecto de eventos asociados al azar.



Introducción General

1.INTRODUCCIÓN

El término fenología fue utilizado por primera vez en 1849 por el botánico belga Charles Morren durante una lectura pública en la *Academie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* (Demarée y Rutishauser, 2011; Keatley y Hudson, 2010). Tiene sus raíces etimológicas en la palabra griega 'phaenesthai' que significa mostrarse o aparecer. Existen numerosas definiciones de este término, pero en general se reconoce como el estudio de los eventos periódicos y repetitivos que ocurren dentro del ciclo de vida de cualquier ser vivo y de cómo éstos están influenciados por factores bióticos y abióticos (Newstrom *et al.*, 1994; Williams-Linera y Meave, 2002; Schwartz, 2003).

La floración, la fructificación, la caída y el cambio de coloración de las hojas, las migraciones y la aparición del cuerpo fructífero en hongos, son algunos ejemplos de eventos estudiados por la fenología, los cuales también son conocidos como eventos fenológicos (Williams-Linera y Meave, 2002).

Para su estudio, estos eventos son divididos en fenofases y dentro del ciclo de vida de las plantas se pueden reconocer dos tipos: las fenofases vegetativas (producción y caída de las hojas) y las fenofases reproductivas (floración y fructificación; Williams-Linera y Meave, 2002). Estas últimas, objeto central de este trabajo.

Los conocimientos adquiridos a través de los estudios fenológicos tienen distintas utilidades como el contribuir al conocimiento sobre la biología reproductiva de especies importantes económicamente (McIntosh, 2002; Escobedo-Sarti, 2007; Alcalá-Guerra, 2011) o aumentar el conocimiento de los patrones y las interacciones que existen entre los distintos componentes de los ecosistemas (León de la Luz *et al.*, 1996; Ramírez, 2002; Mantovani *et al.*, 2003; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Ochoa-Gaona *et al.*, 2008; Cortés-Flores *et al.*, 2011; Cortés-Flores *et al.*, 2012). Recientemente la fenología y en particular fenofases como la floración y la apertura de yemas foliares han recibido gran atención como bio-indicadores del cambio climático global (Sparks y Menzel, 2002; Menzel, 2003; Bedeck *et al.*, 2004; Körner y Basler, 2010).

Cuando se habla del cambio climático global se hace referencia al incremento de la temperatura a nivel mundial (aproximadamente 0.74 °C) durante el siglo pasado, causado por el aumento en la atmósfera de CO₂ y otros gases de efecto invernadero resultantes de

las actividades humanas (Pachauri y Reisinger, 2007). Algunas consecuencias que se le han atribuido al cambio climático son: el incremento del nivel del mar, el derretimiento de glaciares, el decremento de nevadas y cambios en los patrones globales del viento, temperatura y precipitación. Estos cambios tienen considerables efectos en numerosos aspectos del ciclo de vida de distintas taxa en diferentes áreas geográficas (Bertin, 2008). La forma más simple de detectar cambios en la ecología de las especies como respuesta al cambio climático es precisamente la observación de eventos fenológicos (Primack y Miller-Rushing, 2012).

El presente trabajo está conformado por tres capítulos: Capítulo I, se describe la estructura y la composición de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote; Capítulo II, se describen los patrones fenológicos reproductivos de las principales especies de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote (PNCP); y Capítulo III, se evalúa el efecto del cambio climático sobre la fenología reproductiva de tres especies alpinas distribuidas en la zona de estudio.

2. ANTECEDENTES GENERALES

2.1 Estudios fenológicos

Aunque el término fenología es relativamente nuevo las observaciones de carácter fenológico son tan antiguas como la humanidad misma, en tiempos donde la supervivencia dependía de reconocer y aprovechar los ciclos anuales de la naturaleza, es probable que ya se reconocieran eventos fenológicos como la aparición de hojas, flores o frutos comestibles, las migraciones de animales, además de los cambios estacionales en la temperatura, la precipitación, las horas que duraba el día, entre otras (Williams-Linera y Meave, 2002; Schwartz, 2003).

Por un largo tiempo la fenología se utilizaba exclusivamente con fines agrícolas y casi siempre a una escala local. Sin embargo, con el establecimiento de programas de observación fenológica a escala continental y mundial a mediados de siglo XX y la creciente aparición de investigaciones en este rubro, la fenología emergió como una ciencia ambiental (Schwartz, 2003).

En un inicio los estudios fenológicos se interesaban principalmente en el aspecto descriptivo, posteriormente y quizás por el interés de explicar los fenómenos fenológicos, se incluyó en ellos la relación entre la temporalidad de estos fenómenos y la estacionalidad climática. Recientemente se empezó a reconocer el papel de las interacciones biológicas, los factores endógenos y las relaciones filogenéticas en la determinación de la periodicidad biológica de las plantas (Williams-Linera y Meave, 2002).

Los estudios fenológicos de plantas a nivel comunidad se empezaron a desarrollar en la segunda mitad del siglo pasado y generalmente se basaron en la observación de un número limitado de especies. Generalmente al seleccionar las especies a estudiar, se utilizan criterios taxonómicos, ecológicos o morfológicos (Williams-Linera y Meave, 2002; Schwartz, 2003). En México los estudios fenológicos a nivel comunidad para zonas templadas-frías son escasos (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011, Cortés-Flores *et al.*, 2012); y a la fecha no existen antecedentes de trabajos fenológicos para dos comunidades vegetales que se estudiaron en este trabajo: bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura.

En la actualidad los trabajos sobre fenología se han inclinado al estudio de algunas fenofases como bio-indicadores del cambio climático (Nautiyal *et al.*, 2001; Sparks y Menzel, 2002; Menzel, 2003; Brügger *et al.*, 2003, Bedeck *et al.*, 2004; Forrest *et al.*, 2010; Körner y Basler, 2010). El presente trabajo incluye una evaluación del efecto que ha tenido el cambio climático en la fenología reproductiva de tres especies de plantas alpinas, tema en el que no existen publicaciones en el país.

2.2 Parque Nacional Cofre de Perote

El Parque Nacional Cofre de Perote ha sido estudiado desde el punto de vista de distintas disciplinas científicas, existen publicaciones que abordan su historia geológica (Geissert, 1994; Geissert *et al.*, 1994), su clima (Soto y Ángulo, 1990; INEGI-ORSTOM, 1991), sus suelos (Dubroeuq *et al.*, 1992; Meza, 1996; Dubroeuq *et al.*, 1998; Dubroeuq *et al.*, 2002; Meza y Geissert, 2003; Meza y Geissert, 2006), su fauna (Morales-Mávila y Aguilar, 2000; Morales-Mávila *et al.*, 2007) y su flora (De Luna, 1983; Delgadillo, 1984; Narave, 1985; De Luna, 1988; Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Iglesias y Tivo, 2006).

Existen algunos otros trabajos que mencionan generalidades, el desarrollo histórico de la zona y la situación actual de esta área natural protegida (Ramírez, 1983; Goldber, 1983; Geréz, 1985; Geréz, 1991; Arellano, 2006; Rodríguez-Luna *et al.*, 2011).

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Describir los patrones fenológicos reproductivos de cuatro comunidades vegetales localizadas en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

3.2 Objetivos particulares

3.2.1 Determinar la estructura y diversidad de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote.

3.2.2 Describir y comparar los patrones fenológicos reproductivos de las cuatro comunidades vegetales encontradas en el PNCP.

3.2.3 Determinar si existe una correlación entre los patrones de floración y fructificación con alguna variable ambiental.

3.2.4 Determinar el grado de sincronía reproductiva intraespecífica para las especies leñosas más importantes.

3.2.5 Evaluar si la fenología reproductiva de especies de plantas alpinas ha sido afectada como resultado del cambio climático.

4. SITIO DE ESTUDIO.

El Cofre de Perote se ubica en el centro-oeste del estado de Veracruz, en el extremo sur de la Sierra Madre Oriental en confluencia con el eje Neovolcánico Transversal, forma parte de la sub-provincia fisiográfica denominada Lagos y Volcanes de Anáhuac, corresponde a un volcán aislado y por su altitud ocupa el octavo lugar entre las montañas más altas de México (INEGI, 2011).

El Parque Nacional Cofre de Perote se encuentra en la parte más elevada de este volcán, teniendo como límites la cota de los 3,000 msnm y la cima, la cual alcanza una altitud aproximada de 4,230 msnm. Se localiza entre los paralelos 19°24'08" y 19°32'04" de latitud Norte y los meridianos 97°05'07" y 97°12'05" de longitud Oeste. Fue declarado Parque Nacional el 4 de mayo de 1937, tiene una extensión de 11, 549.66 hectáreas y abarca parte los municipios de Ayahualulco, Ixhuacán de los Reyes, Perote y Xico, todos en el estado de Veracruz (Diario Oficial de la Federación, 1937; CONANP, 2013).



Figura 1. Ubicación y localización del Parque Nacional Cofre Perote (CONANP, 2013).

Dentro del PNCP existen cuatro tipos de climas: 1) Cb'(m)(f): semifrío, húmedo con verano fresco largo; temperatura media anual entre 5°C y 12°C, precipitación anual total de 1500 a 1800 mm, 2) Cb'(w2): semifrío, subhúmedo con verano fresco largo; temperatura media anual entre 5°C y 12°C, precipitación anual total que va de 800 a 1200 mm, 3) Cb(w1): semifrío, subhúmedo con verano fresco largo; temperatura media anual entre 5°C y 12°C, precipitación anual total de 800 a 1000 mm y 4) C(m)(f): templado, húmedo; temperatura media anual entre 12°C y 18°C, precipitación total anual de 1,500 a 1,800 mm (CONANP, 2013).

Predominan los suelos andosoles, que son suelos jóvenes ricos en materia orgánica con la capacidad de retener gran cantidad de agua, existen dos tipos: el andosol ócrico y el andosol húmico, ambos con una alta susceptibilidad a erosionarse (Meza, 1996).

En el PNCP se originan cuatro cuencas hidrológicas: La Antigua, Actopan y Bobos, que drenan hacia el Golfo de México; los escurrimientos que drenan hacia el Valle de Perote aportan a la cuenca endorréica el Carmen-Oriental (CONANP, 2013). De acuerdo a la CONAFOR (2003) la población beneficiada por los aportes de agua de las cuencas del Cofre de Perote se calcula en 773,132 habitantes.

Los ecosistemas naturales del Parque Nacional corresponden a vegetación de zonas frías y templado-frías, se pueden identificar fácilmente cambios en la vegetación conforme cambia el gradiente altitudinal (CONANP, 2013). Los tipos de vegetación primaria que existen son: pinares mixtos, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de Altura (Narave, 1985; Figura 2).



Figura 2. Tipos de vegetación existentes en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote: Pm=Pinar mixto (3,000 msnm), BAr=Bosque de *Abies religiosa* (3,000-3,600 msnm), BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* (3,600-4,000 msnm) y Pa=Páramo de altura (4,000-4,230 msnm).

5. REFERENCIAS

- Alcalá-Guerra, A. 2011. Biología reproductiva y fenología floral de un arbusto de bosque templado. Tesis licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo. 34 p.
- Arellano, G. 2006. Paisajes veracruzanos: Breve historia de manejo del Cofre de Perote. *La Ciencia y el Hombre* 19 (2): 22-25.
- Bedeck W., A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber y S. Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295–309.
- Bertin, R.I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 126-146.
- Brügger, R., M. Dobbertin y N. Kräuchi. 2003. Phenological variation of forest trees. En: Schwartz, M (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 255-267
- CONAFOR [Comisión Nacional Forestal]. 2003. Programa de Manejo sustentable de ecosistemas de montaña. Montaña Cofre de Perote. CONAFOR y Gobierno del Estado de Veracruz. México, D.F. 131 p.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2013. Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote. Documento entregado para su consulta pública. México. 139 p.
- Cornejo-Tenorio, G. e Ibarra-Manríquez, G., 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia* 32: 445–452.
- Cortés-Flores J, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque neotropical. *Interciencia* 6: 608-606.
- Cortés-Flores J, E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2012. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* 289: 445-454.
- Delgadillo, C. 1984. Musgos Alpinos de México: Cofre de Perote y Pico de Orizaba. *Biótica* 9(4): 399-405.
- De Luna, G. E. 1983. Afinidades y distribución de la flora de musgos en los extremos del Eje Neovolcánico. Tesis Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F. 68 p.
- De Luna, E. 1988. Los Musgos del volcán Cofre de Perote. (México). *Biotica* 13(1-2): 103-119.

- Demarée, G.R. y T. Rutishauser. 2011. From “Periodical Observations” to “Anthochronology” and “Phenology”- the scientific debate between Adolphe Quetelet and Charles Morren on the Origin of the word “Phenology”. *International Journal of Biometeorology* 55:753-761.
- Diario Oficial de la Federación. 1937. Decreto presidencial que declara Parque Nacional la montaña Cofre de Perote o Nahcampatépetl, en el estado de Veracruz. México D.F. 2p.
- Dubroeuq, D., A. Campos y D. Geissert. 1992. Comportamiento de los andosoles negros con respecto al agua en el volcán Cofre de Perote. *Terra* 10(1):51-58.
- Dubroeuq, D., A. Campos y P. Quantin. 1998. Weathering and soil forming processes Under semi-arid conditions in two Mexican Volcanic ash soils. *Geoderma* 86: 99-122.
- Dubroeuq, D., D. Geissert y I. Marie-Pierre. 2002. Biological and mineralogical features of Andisols in Mexican volcanic higlands. *Catena* 49:183-202.
- Escobedo-Sarti G. Y. 2007. Biología de la Reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. 83 p.
- Geissert, D., 1994. Cartografía, génesis y restricciones al uso de los suelos de origen volcánico de la región natural Cofre de Perote, Veracruz, México. Informe Técnico CONACYT No. 0796-N9110, Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver. 127 p.
- Geissert, D, D. Dubroeuq, A. Campos y E. Meza, 1994. Paisajes geomorfoedafológicos de la región volcánica Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. Escala 1:75,000. Instituto de Ecología, A.C. ORSTOM, CONACYT. Xalapa.
- Geréz, P., 1985. Uso del suelo durante cuatrocientos años y cambios fisionómicos en la zona semiárida poblano-veracruzana, México. *Biotica* 10(2):123-144.
- Geréz, P. 1991. Qué pasa en el Cofre de Perote. El Jarocho Verde. Red de información ambiental del Estado de Veracruz. Xalapa, Ver. pp. 2-5.
- Goldberg, D. (Comp.). 1983. El Cofre de Perote. Investigaciones Ecológicas en un Área Conflictiva. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB). Xalapa, Ver. No. 9 Xalapa, Ver. 73 p.
- Iglesias L. G. y Y. Tivo. 2006. Caracterización morfométrica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote Veracruz, México. *Ra Ximhai* 2: 449-469.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2011. Estadísticas a propósito del día mundial de las montañas. Aguascalientes, México. 12 p.

- INEGI-ORSTOM. [Instituto Nacional de Estadística y Geografía-Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-mer]. 1991. Cuaderno de Información Básica. Región Cofre de Perote. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación. Aguascalientes, Ags. México. Anexo cartográfico 30 mapas. 58 p.
- Keatley, M.R. y I. L. Hudson. 2010. Introducción and overview. En: I.L. Hudson y M.R. Keatley (eds.) *Phenology Research*. Springer Science. Melbourne, Australia. Pp. 1-13.
- Körner, C. y D. Basler. 2010. Phenology Under Global Warming. *Science* 327:1462-1463.
- León de la Luz J.L., R. Coria-Benet y M. Cruz.Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad arido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 45-64.
- McIntosh M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.
- Meza, E. 1996. Estudio comparativo de las propiedades físicas e hídricas entre los andosoles de cultivo y de bosque del Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría. UNAM. México, D.F. 184 p.
- Meza, E. y D. Geissert. 2003. Estructura y porosidad en suelos forestales y cultivados de origen volcánico del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana*. 5(2): 57-60.
- Meza, E. y D. Geissert, 2006. Estabilidad y estructura en andosoles de uso forestal y cultivados. *Terra latinoamericana* 24 (2): 163-170.
- Menzel, A. 2003. Plant Phenological "Fingerprints" En: Schwartz, M. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 255-267.
- Mantovani M., A. Roberto, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski y R. Onofre. 2003. Reproductive phenology of woody species of a secondary forest in the Atlantic rain forest. *Arvore Viciosa* 27(4): 451-458.
- Morales-Mávil, J. y S. Aguilar. 2000. Avifauna del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz México. *Foresta Veracruzana* 2(1): 35-40.
- Morales-Mávil, J., A. Suárez-Domínguez, L. Mestizo-Rivera, J. Villa-Cañedo, J. Enríquez-Roa, C. Corona-López, J. Bello-Gutiérrez y A., González-Christen. 2007. Riqueza, diversidad y distribución de anfibios, reptiles y mamíferos en las áreas naturales protegidas del estado de Veracruz. Segundo Informe Técnico, Universidad Veracruzana/CONACYT. Xalapa, Veracruz, México, 78 p.

- Narave, H. 1985. La Vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biótica* 10(1):35-64.
- Newstrom L.E., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Base on Flowering Patterns in Lowland Tropical Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Ochoa-Gaona S, I. Pérez- Hernández y B. de Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56 (2): 657-663.
- Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (Eds.). 2007. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. International Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland. 104 p.
- Primack R.B. y A.J. Miller-Rushing. 2012. Uncovering, Collecting, and Analyzing Records to Investigate the Ecological Impacts of Climate Change: A Template from Thoreaus's Concord. *BioScience* 62(2):170-181.
- Ramírez, F. 1983. Situación actual del Parque Nacional Cofre de Perote y su importancia como una alternativa de uso del suelo. En Golberg, A.D. (comp.) El Cofre de Perote. Investigaciones ecológicas en un área conflictiva. Cuadernos de divulgación. No. 9. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB). Xalapa, Ver. Pp. 51-58.
- Ramírez, N., 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany*. 89: 836–842.
- Rodríguez-Luna E., A. Gómez-Pompa, J.C. López-Acosta, N. Velázquez-Rosas, Y. Aguilar-Domínguez, M. Vázquez-Torres. 2011. Atlas de los espacios protegidos de Veracruz. Universidad Veracruzana. México. 350 p.
- Sánchez-Velásquez, L., Ma. Pineda-López y A. Hernández-Martínez.1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.
- Schwartz, M. 2003. Introduction. En: Schwartz, M. (ed.). Phenology: An Integrative Environmental Science. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 3-7.
- Soto M. y R. Angulo. 1990. Estudio climático de la región del Cofre y Valle de Perote. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 103 pp.
- Sparks, T. y A. Menzel. 2002. Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology* 22:1715-1725.

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



Capítulo I

Estructura y Diversidad de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote

1. INTRODUCCIÓN

El clima, la posición geográfica, la topografía y la historia geológica de México han producido una de las riquezas biológicas más impresionantes del mundo. Se calcula que alrededor del diez por ciento de la diversidad global de especies se concentra en territorio mexicano, lo que lo convierte en un país “megadiverso” (SEMARNAT, 2005). Si se compara el número de plantas que existen en el territorio nacional con el resto de los países del mundo, México ocupa el cuarto lugar con un aproximado de 24,600 especies, lo cual representa el 11 por ciento de la diversidad florística mundial. Aunada a esta riqueza, en el territorio nacional se encuentran una gran cantidad de plantas endémicas. El 10% de los géneros y el 52% de las especies fanerógamas son endémicas al país (Krömer *et al.*, 2010).

Esta alta diversidad generalmente se asocia con ecosistemas tropicales, sin embargo, otros tipos de vegetación contribuyen de manera importante a la riqueza de especies existente. Tal es el caso de los bosques templados que muestran una alta diversidad: México cuenta con la mayor riqueza de pinos en el mundo con 55 especies de las cuales el 85% son endémicas; y es el segundo lugar mundial en diversidad de encinos con 138 especies de las cuales el 70% son endémicas (Krömer *et al.*, 2010).

México es uno de los países que cuenta con mayor diversidad de tipos de vegetación del mundo (Dirzo, 1994). En un gradiente altitudinal se puede encontrar desde vegetación de dunas costeras, al nivel del mar, hasta páramo de altura, en los volcanes más altos, pasando por manglares, selvas, encinares, bosque caducifolio y bosques de coníferas.

Veracruz es el tercer estado mexicano con mayor diversidad biológica, después de Chiapas y Oaxaca (Cruz-Paredes y Cruzado-Cardiel, 2010; Benítez-Badillo *et al.*, 2010). Lo cual se explica por su ubicación en la zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical (Rzedowski, 1992), además de su compleja geología y orografía. Se calcula que la flora de Veracruz asciende a más de 8,000 especies de plantas (Gómez-Pompa y Castillo, 2010). Es uno de los estados con mayor número de especies de encinos y pinos (Benítez-Badillo *et al.*, 2010).

Desde el punto de vista florístico el Cofre de Perote se reconoce como un área de alta biodiversidad y endemismos (Pedraza *et al.*, 1997). El Parque Nacional Cofre de Perote (PNCP), únicamente abarca la parte más elevada de éste volcán donde se encuentran

exclusivamente ecosistemas de zonas frías y templadas frías. Los tipos de vegetación existen son: pinares mixtos, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura (Narave, 1985).

Algunas de las especies que se encuentran en el PNCP tienen una distribución restringida como *Abies hickelii*, *Echeveria nebulorum*, *Sedum obtusatum* y *Sedum minimum* (Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Cházaro *et al.*, 2011). Otras como *Juniperus monticola* y *Gentiana spathacea* están protegidas por las leyes mexicanas (SEMARNAT, 2010).

2. ANTECEDENTES

El estudio de la vegetación en México es tan antiguo como las primeras civilizaciones que habitaron el país. En la época prehispánica existieron códices y otros escritos donde se describían las propiedades y usos de distintas plantas. Durante la época de la Colonia el trabajo de Hernández y el de Sessé y Mociño presentan aspectos descriptivos, taxonómicos y utilitario de unas cuantas especies de plantas (Rzedowski, 2006). Posteriormente y durante la época de la Independencia, Humboldt, considerado el padre de la fitogeografía, y Bonpland realizaron un largo recorrido por México y posteriormente publicaron varios trabajos ya con enfoques ecológicos y geográficos, aunque en un sentido muy amplio (Rzedowski, 2006).

Durante el resto del siglo XIX y principios del siglo XX comenzaron a aparecer en la literatura los primeros artículos con observaciones de la vegetación de México en los cuales ya se intenta correlacionarla con aspectos de altitud, clima y algunas otras variables ambientales. A finales del siglo pasado se hicieron grandes esfuerzos enfocados a estudiar la vegetación de México en una forma sistemática, utilizando distintos procedimientos y escalas (Rzedowski, 2006).

Actualmente el conocimiento de la vegetación del país es heterogéneo, pues algunas regiones se han explorado mucho más que otras. Veracruz es uno de los estados más estudiados desde el punto de vista botánico-ecológico, siendo el centro de la entidad el que mayor atención ha recibido, quizás por encontrarse en esa zona algunas instituciones como la Universidad Veracruzana y el Instituto de Ecología que desarrollan investigaciones

botánicas (Cházaro, 1992).

Para la zona de estudio, el PNCP, los primeros registros que se tienen sobre el estudio de su vegetación datan del siglo XIX, cuando Schiede y Galeotti, en 1833-1835 realizaron las primeras colectas botánicas para la zona (CONANP, 2013). Existen investigaciones que abordan de una manera general el estudio de la vegetación del PNCP (De Luna, 1988; Narave, 1985) y otros que se centran en la biología y ecología de determinadas especies como *Abies religiosa* (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Lara-González *et al.*, 2009) y *Pinus hartwegii* (Iglesias *et al.*, 1999; Iglesias y Tivo, 2006; Iglesias y Tivo, 2008; Iglesias y Luna, 2008; Iglesias *et al.*, 2012).

Desde un punto de vista ecológico estos bosques han sido muy poco estudiados, ya que no existe información acerca de su estructura y diversidad (Gómez-Pompa y Castillo, 2010) lo cual es vital para la planeación de su manejo, conservación y restauración.

3. OBJETIVO

Determinar la estructura y diversidad de cuatro comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote: pinar mixto, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura.

4. METODO

4.1 Selección de los sitios de estudio

Se hicieron recorridos previos en el área de estudio para determinar la distribución de las principales comunidades vegetales. En cada comunidad reconocida se ubicó un sitio donde no existiera algún signo de perturbación reciente causada por la tala, el pastoreo, el fuego o la agricultura. Una vez establecidos los sitios de muestreo, se registraron sus características generales como: altitud, localización, ubicación, grado y orientación de la pendiente, entre otras observaciones (Figura 1 y Cuadro 1).

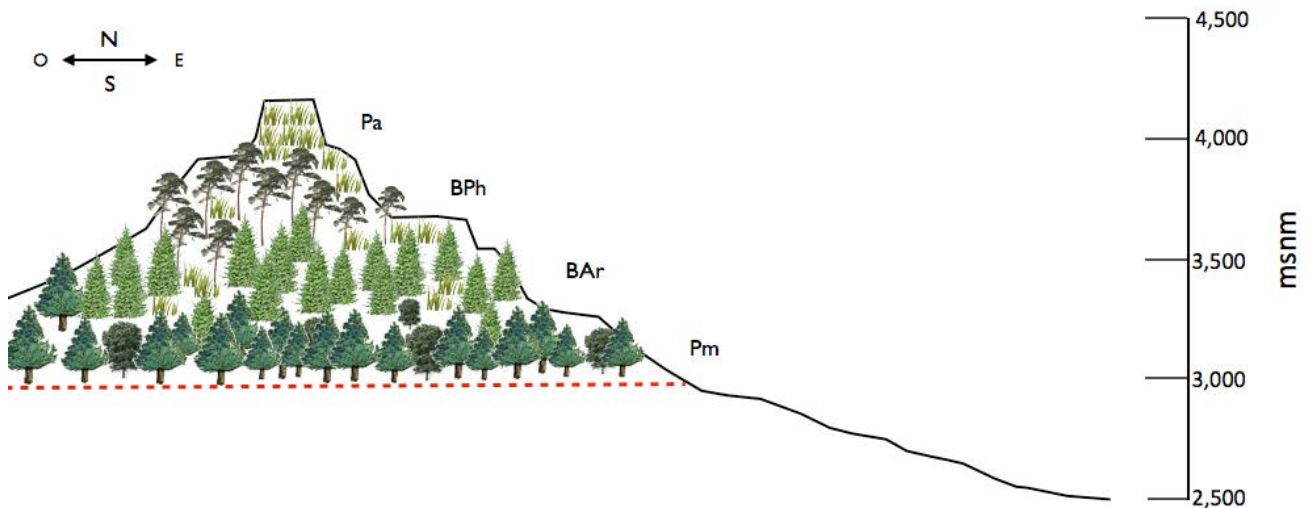


Figura 1. Comunidades vegetales estudiadas en un gradiente altitudinal: Pm=Pinar mixto; BAr=Bosque de *Abies religiosa*; BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* y Pa=Páramo de altura. La línea roja marca el límite del PNCP.

4.2 Muestreo en campo

Se siguió la metodología propuesta por Gentry (1982) con modificaciones de acuerdo a los objetivos del trabajo. Se caracterizaron tres estratos: 1) dosel, plantas leñosas con un DAP >10 cm; 2) sotobosque, plantas leñosas ramificadas desde su base o regeneración de especies arbóreas con un DAP <10 cm o una altura < 2 m; y 3) herbáceas, plantas con tejido no leñoso.

En cada sitio anteriormente seleccionado (ver 4.1) se delimitó una parcela de 1 hectárea y dentro de ésta se establecieron al azar: 1) 10 transectos de 50 x 2 m donde se identificó y midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los individuos del dosel; 2) 25 cuadrantes de 5 x 5 m (localizados al azar a lo largo de los transectos de 50 x 2 m) donde se identificó y midió la cobertura de todos los individuos del sotobosque y 3) 100 cuadrantes de 1 x 1 m (localizados al azar dentro de los transectos de 50 x 2 m) donde se identificó y midió la cobertura de todos los individuos del estrato herbáceo. En el páramo de altura no se siguió la misma metodología, ya que al no existir dosel solamente se establecieron 25 cuadrantes para el sotobosque o estrato arbustivo y los 100 cuadrantes para las herbáceas (Cuadro 2). En el bosque de *Pinus hartwegii* se muestreó la densidad de plántulas de esta especie, dentro de los cuadrantes de 5 x 5, para evaluar si existe regeneración de la misma. Los muestreos se realizaron durante el periodo Mayo-Junio de 2012.

Cuadro 1. Características generales de los sitios de muestreo en cuatro comunidades vegetales del PNCP.

Pinar mixto (Pm)

Se encuentra en los límites de menor altitud del PNCP. El sitio de estudio se localiza en las siguientes coordenadas: 19° 32' 09.04" N y 97° 05' 14.44" O, con una altitud de 3,020 msnm. Se ubica entre la comunidad de Tembladeras, municipio de Xico, y la presa del alto Pixquiac, municipio de las Vigas. Presenta lomeríos redondeados con una orientación noroeste, lo que ocasiona que exista alta humedad en el ambiente en forma de neblina la mayor parte del año. El suelo es de tipo andosol húmico, con una capa de materia orgánica que puede alcanzar los 10 cm de profundidad en sitios con dosel cerrado

Bosque de *Abies religiosa* (BAr)

Se localiza en las siguientes coordenadas: 19° 31' 06.06" N y 97° 09' 17.92" O, con una altitud de 3,534 msnm en una pendiente con orientación noroeste. Se ubica al sur de la comunidad de El Conejo, municipio de Perote. Este tipo de bosque se encuentra generalmente entre los 3,100 y los 3,600 msnm. El suelo es de tipo andosol ocrico, con una capa de materia orgánica que llega a alcanzar los 5 cm de profundidad.

Bosque de *Pinus hartwegii* (BPh)

Se localiza en las siguientes coordenadas: 19° 30' 16.02" N y 97° 08' 58.82" O, con una altitud de 3,802 msnm en una pendiente con orientación Norte. Estos bosques se encuentran entre los 3,600 y los 4,000 msnm, constituyen el límite altitudinal superior de la vegetación arbórea, ubicándose en los límites con el páramo de altura. El suelo es de tipo andosol ocrico, con una capa de materia orgánica que alcanza los 2 cm de profundidad.

Páramo de altura (Pa)

También se le llama zacatonal alpino y se encuentra arriba de los 4,000 msnm. El sitio de estudio se localiza a los 19° 29' 35.08" N y a los 97° 08' 59.62" O, con una altitud de 4,110 msnm y en una pendiente orientada hacia el noroeste. El suelo es superficial y arenoso pobre en materia orgánica donde abundan los afloramientos rocosos.

Las especies se identificaron en campo, en caso de no haber sido posible se colectaron ejemplares botánicos los cuales se determinaron con ayuda de claves dicotómicas y comparación con ejemplares de los herbarios XAL (Instituto de Ecología A.C.) y XALU. (Facultad de Biología, Universidad Veracruzana). Posteriormente fueron procesados para quedar como material de respaldo dentro de los mismos herbarios. La nomenclatura de los géneros, especies y autores fue verificada en la base de datos del Missouri Botanical Garden (Trópicos.org consultada en Diciembre de 2013).

Cuadro 2. Método seguido para el muestreo en campo de las cuatro comunidades vegetales estudiadas en el PNCP.

COMUNIDAD	DOSEL	SOTOBOSQUE	HERBÁCEAS
Pinar mixto	10 transectos 50 x 2 m	25 cuadrantes 5 x 5 m	100 cuadrante 1 x 1 m
Bosque de <i>Abies religiosa</i>	10 transectos 50 x 2 m	25 cuadrantes 5 x 5 m	100 cuadrante 1 x 1 m
Bosque de <i>Pinus hartwegii</i>	10 transectos 50 x 2 m	25 cuadrantes 5 x 5 m	100 cuadrante 1 x 1 m
Páramo de altura	-----	25 cuadrantes 5 x 5 m	100 cuadrante 1 x 1 m

4.3 Análisis de datos

Complejidad del muestreo. Para determinar la complejidad del muestreo en las distintas comunidades, se elaboraron curvas de acumulación de especies y se calcularon los estimadores no paramétricos ACE y Chao 1 por estar basados en abundancia (Escalante-Espinosa, 2003; Colwell, 2013). Estos estimadores predicen el número total de especies que existirían en una comunidad en base a los *singletons* (especies con una sola abundancia) y *doubletons* (especies con dos abundancias) presentes en un muestreo. Los cálculos y las curvas de acumulación de especies se realizaron en el programa EstimateS ver. 9.0 (Colwell, 2013).

Diversidad. Para evaluar la diversidad se utilizaron dos métodos: “*true diversity*” y el índice de Shannon. El método “*true diversity*” (diversidad verdadera) propuesto por Jost (2006) reconoce la diversidad mediante el número efectivo de especies:

$${}^q D = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde, S= número de especies, q= orden de la diversidad, p_i = abundancia relativa de la i-ésima especie.

Se tomaron en cuenta los tres primeros ordenes para q ($q=0$, $q=1$ y $q=2$), y con estos valores se realizaron perfiles de diversidad para cada comunidad y posteriormente se compararon entre sí (Cuadro 3).

Cuadro 3. Ordenes de diversidad, su interpretación de acuerdo a la sensibilidad de las abundancias y sus equivalencias en índices de diversidad tradicionales. (Hills, 1973; Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011).

ORDEN	SENSIBILIDAD A LAS ABUNDANCIAS	EQUIVALENCIA EN ÍNDICES
$q=0$	Insensible a abundancias	Riqueza de especies (S)
$q=1$	Abundancia proporcional de cada especie	Exponencial de Shannon (H')
$q=2$	Mayor sensibilidad a la abundancia de las especies más comunes.	Gini-Simpson ($1/1-D$)

El Índice de Shannon (H') se calculó ya que es uno de los índices más utilizados para medir la diversidad. Esta basado en la teoría de la información y es una medida de entropía, toma mayores valores cuando las abundancias están repartidas equitativamente entre las especies de una comunidad:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Donde, S= número de especies, q= orden de la diversidad, p_i = abundancia relativa de la i-ésima especie, ln= logaritmo natural.

La similitud entre las comunidades fue evaluada mediante la forma cualitativa del Índice de Sorensen:

$$Iss = \frac{2C}{(A + B)} \times 100$$

Donde, A=número de especies en la comunidad A, B=número de especies en la comunidad B, C= número de especies en común entre los sitios.

Estructura y composición florística. Para evaluar la estructura de las comunidades estudiadas se utilizó el Índice de Valor de Importancia (IVI), el cuál es un parámetro que mide el valor ecológico de las especies mediante las suma de tres variables principales: densidad relativa (dr), frecuencia relativa (fr) y dominancia relativa (Dr) (Mostacedo y Fredericksen, 2000; Moreno, 2001):

$$IVI = \frac{dr + fr + Dr}{3}$$

Donde la densidad relativa (dr) es igual a la densidad absoluta de la i-ésima especie entre la suma de las densidades absolutas de todas las especies; la frecuencia relativa (fr) es igual a la frecuencia absoluta de la i-ésima especie entre la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies y la dominancia relativa (Dr) es igual al área basal o cobertura absoluta de la i-ésima especie entre la suma del área basal o cobertura de todas las especies. El área basal se obtuvo mediante la formula $AB = \pi/4 \cdot DAP^2$.

Se realizó una regresión lineal con las variables anteriormente determinadas y la altitud para ver como se eran afectadas por ésta.

Selección de especies para el Capítulo II. El cálculo del IVI se realizó por separado para los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo. En cada tipo de vegetación y en base a los valores obtenidos, se seleccionaron 5 especies con mayor valor de importancia en cada estrato. Cuando en algún estrato no se alcanzaron las cinco especies, el faltante se tomó del estrato inmediatamente inferior. Las especies seleccionadas en cada tipo de vegetación fueron monitoreadas por un periodo de un año con el fin de determinar los patrones fenológicos de las mismas (ver Capítulo II).

5. RESULTADOS

5.1 Muestreo

Los valores de los estimadores (Cuadro 4) y las curvas de acumulación de especies (Figura 2) indican que los muestreos realizados pueden considerarse representativos. De acuerdo a los estimadores no paramétricos utilizados, Chao1 y ACE, el muestreo del dosel se puede considerar completo en todas las comunidades estudiadas. La completitud del sotobosque y las herbáceas varía de acuerdo a la comunidad. El valor mas bajo se obtuvo en el sotobosque de *Pinus hartwegii* con 78% de representatividad de acuerdo a ACE.

Cuadro 4. Estimadores de riqueza no paramétricos para las cuatro comunidades y los distintos estratos muestreados. SOBs=especies observadas, D=dosel, S=sotobosque y H=herbáceo.

COMUNIDAD	ESTRATO	SOBs	ACE	CHAO1	Completitud %
Pinar mixto	D	9	9	9	100 – 100
	S	12	13.84	13.5	86 – 88
	H	30	32.7	32.5	91– 92
B. de <i>Abies religiosa</i>	D	2	2	2	100 – 100
	S	8	8.4	8	94 – 100
	H	18	18.2	18.92	95 – 98
B. de <i>Pinus hartwegii</i>	D	1	1	1	100 –100
	S	4	5.1	4	78 – 100
	H	17	19.4	17.6	87 – 96
Páramo de altura	S	2	2	2	100 – 100
	H	20	20.18	20	99 – 100

5.2 Diversidad

Dosel. La diversidad de orden 0 diferencia claramente al pinar mixto como el más rico con 9 especies, le siguen el bosque de *Abies religiosa* con 2 especies y el bosque de *Pinus hartwegii* con 1 especie. El páramo de altura no presenta dosel. Al incluir en el análisis las abundancias de la especies ($q=1$ y $q=2$), la tendencia sigue siendo la misma (Cuadro 5 y Figura 3A). Con la medida de la diversidad de orden 1 se encontró que el pinar mixto tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad teórica de 5.81 especies en donde todas ellas tuvieran las mismas abundancias (especies efectivas). El bosque de *A. religiosa* tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad de 1.07 especies efectivas. En el bosque de *P. hartwegii* sólo se encuentra una especie en el dosel por lo que las diversidades de los distintos órdenes son iguales a 1. Dicho de otra manera, para el orden 1 de diversidad

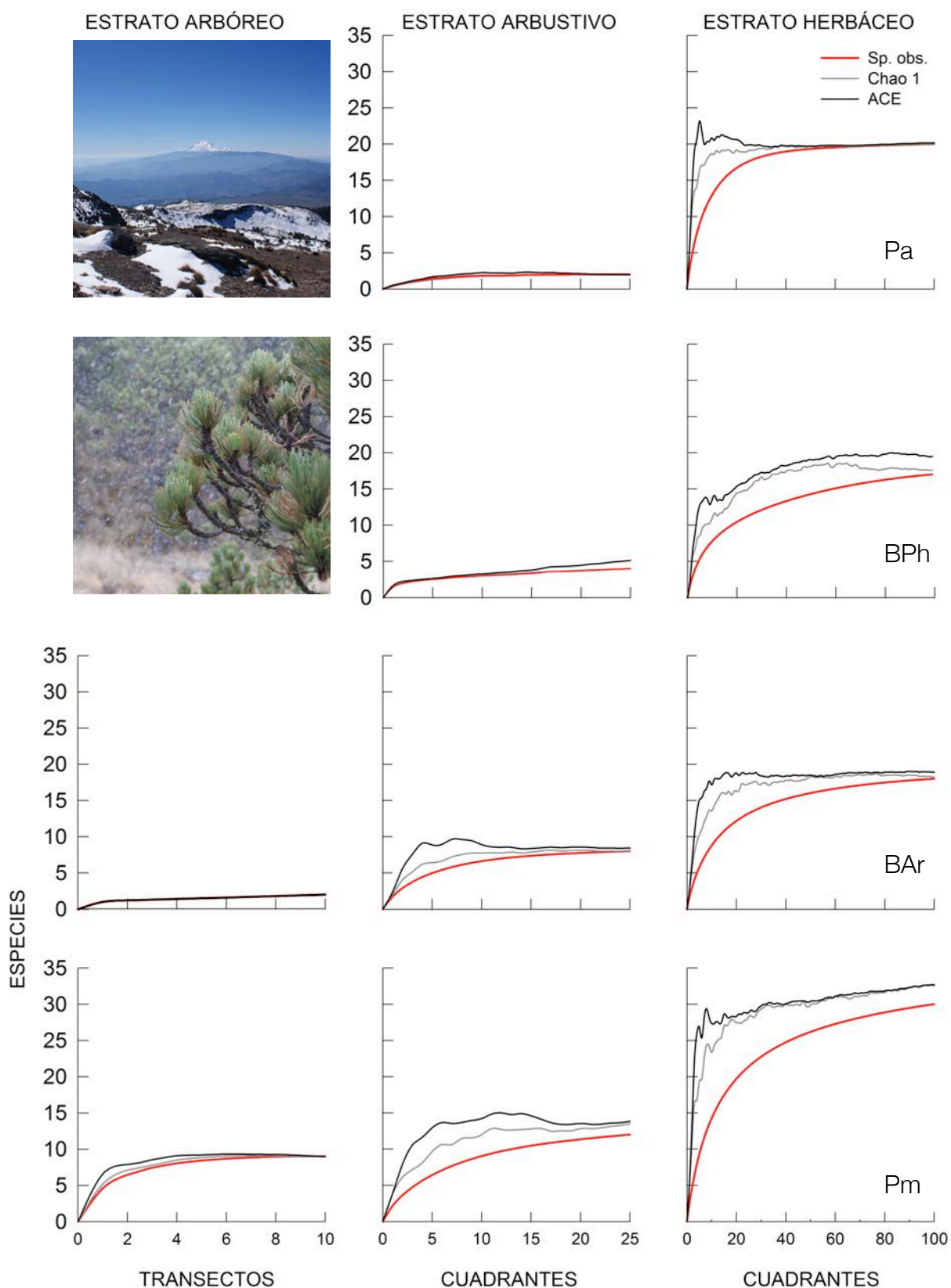


Figura 2. Curvas de acumulación de especies para las cuatro comunidades y distintos estratos estudiados. Pm=Pinar mixto, BAr=Bosque de *Abies religiosa*, BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* y Pa=Páramo de altura.

el pinar mixto es 4.74 y 4.81 más diverso en su estrato arbóreo que los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii*, respectivamente.

Sotobosque. La diversidad de orden 0 define al pinar mixto como el más rico con 12 especies, seguido por los bosques de *A. religiosa* con 8 especies, el bosque de *P. hartwegii* con 4 especies y finalmente del páramo de altura con 2 especies. Al incluir los órdenes de diversidad 1 y 2, la tendencia sigue siendo la misma (Cuadro 5, Figura 3B). Con la diversidad de orden 1 el sotobosque del pinar mixto es 4.04 y 6.26 más diverso que el de los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii*, respectivamente. El estrato arbustivo del páramo tiene menos del 25% de la diversidad del pinar mixto.

Estrato herbáceo. Al igual que en el dosel y sotobosque, el pinar mixto es la más rica con 30 especies, seguido por el páramo de altura con 20 y los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii* con 18 y 17 especies, respectivamente. Los valores obtenidos al incluir las abundancias de las especies ($q=1$ y $q=2$) siguen mostrando al pinar mixto como el más diverso. Tomando como punto de comparación la diversidad de orden 1, se puede decir que el pinar mixto tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad con 19.97 especies efectivas, 5.19 más que el páramo de altura, la segunda comunidad con mayor diversidad. Los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii* tienen el 56.7% y el 46.4% de la diversidad del pinar mixto respectivamente (Cuadro 5 y Figura 3C).

Cuadro 5. Número efectivo de especies y valores del Índice de Shannon para las cuatro comunidades vegetales y sus distintos estratos: D=dosel, S=sotobosque y H=herbáceo.

COMUNIDAD	ESTRATO	$q=0$	$q=1$	$q=2$	H'
Pinar mixto	D	9	5.81	4.29	1.76
	S	12	8.44	6.34	2.13
	H	30	19.97	15.43	2.99
B.de <i>Abies religiosa</i>	D	2	1.07	1.02	0.06
	S	8	4.4	2.93	1.48
	H	18	11.34	7.98	2.43
B. de <i>Pinus hartwegii</i>	D	1	1	1	0
	S	4	2.18	1.8	0.78
	H	17	9.27	6.65	2.23
Páramo de altura	S	2	1.89	1.8	0.64
	H	20	14.78	11.38	2.69

Los valores obtenidos con el índice de Shannon (H'), en los tres estratos, siguen el patrón que se obtuvo mediante el análisis la “diversidad verdadera” (Cuadro 5).

5.3 Similitud entre comunidades

Dosel. Las comunidades que presentan mayor similitud son el pinar mixto y el bosque de *A. religiosa* (Índice de Sorensen= 36%), compartiendo dos especies: *Abies religiosa* y *Alnus jorullensis* (Cuadro 6).

Sotobosque. Las comunidades con mayor similitud en cuanto a la composición de especies del sotobosque son el pinar mixto y el bosque de *A. religiosa* (Iss= 30%), con tres especies compartidas: *Abies religiosa*, *Baccharis conferta* y *Pernettya prostrata*.

Herbáceo. El bosque de *P. hartwegii* y el páramo de altura fueron las comunidades con mayor similitud (Iss=43%). Con ocho especies compartidas: *Senecio roseus*, *Festuca tolucensis*, *Erysimum macradenium*, *Draba jorullensis*, *Cirsium jorullense*, *Calamagrostis rigens*, *Agrostis tolucensis* y *Alchemilla procumbens*.

Cuadro 6. Valores del Índice de similitud de Sorensen para las cuatro comunidades vegetales y sus estratos. Pm=Pinar mixto BAr=Bosque de *Abies religiosa*, BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* y Pa=Páramo de altura.

ESTRATO		Pm	BAr	BPh	Pa
Dosel	Pm	1	-	-	-
	BAr	0.36	1	-	-
	BPh	0	0	1	-
	Pa	-	-	-	-
Sotobosque	Pm	1	-	-	-
	BAr	0.30	1	-	-
	BPh	0	0.16	1	-
	Pa	0	0	0.20	1
Herbáceo	Pm	1	-	-	-
	BAr	0.25	1	-	-
	BPh	0.021	0.4	1	-
	Pa	0.02	0.07	0.43	1

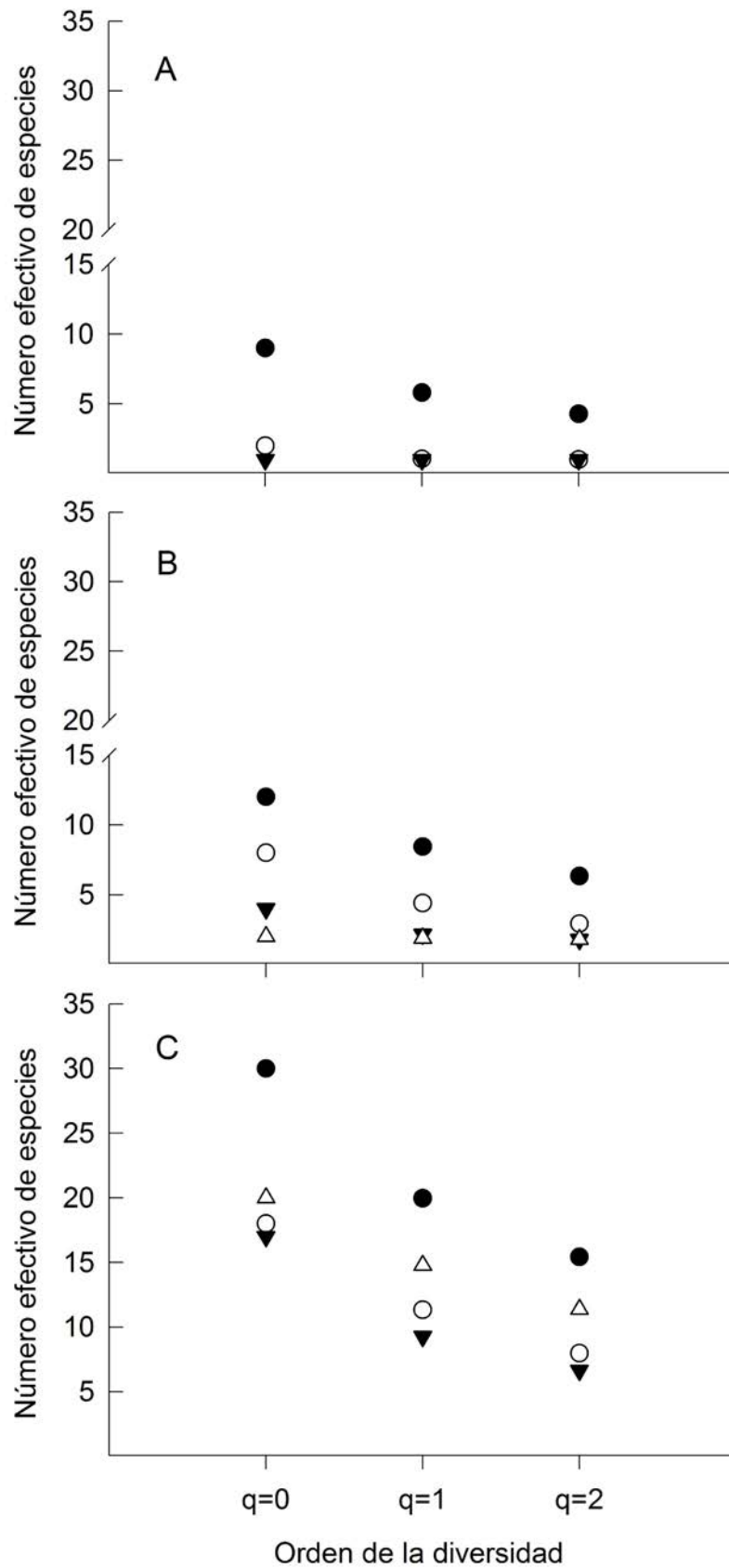


Figura 3. Perfiles de diversidad para las comunidades trabajadas: Pinar mixto (●), bosque de *Abies religiosa* (○), bosque de *Pinus hartwegii* (▼) y páramo de altura (△). En los tres estratos: A) Dosel, B) Sotobosque y C) Herbáceo.

5.4 Estructura y composición florística

En total se registraron 1641 individuos pertenecientes a 80 especies, 57 géneros y 32 familias (Anexo 1).

Pinar mixto.

La densidad del dosel fue de 1180 ind/ha (Cuadro 7). Se registraron un total de 45 especies; 9 forman parte del dosel, 8 componen el sotobosque y 28 el estrato herbáceo (Cuadro 8). En este bosque se pueden distinguir dos estratos en el dosel: uno superior, de 20 a 30 m, y uno inferior, compuesto por especies tolerantes a la sombra, de 10-15 m. El estrato superior se encuentra dominado por *Pinus patula*, *Pinus ayacahuite* y *Pinus montezumae*. Estas tres especies reunieron el 75.37% del total de valor de importancia por lo que se reconocen como los componentes más importantes de este bosque. En menor medida se presentan *Abies hickelii* y *Abies religiosa*. El estrato arbóreo inferior se encuentra dominado por *Quercus rugosa*, *Arbutus xalapensis*, *Quercus crassifolia* y *Alnus jorullensis*.

En la Figura 4 se observa la distribución de los individuos en clases diamétricas para las especies componentes del dosel. En las especies latifoliadas la mayoría de los individuos están en el rango de los 20 cm de diámetro, siendo los encinos los que presentan diámetros menores a 10 cm (*Q. rugosa* y *Q. crassifolia*). Por el contrario las coníferas presentan el mayor número de individuos con diámetros < 40 cm.

Cuadro 7. Densidad (ind./ha) y Área basal (m²/ha) del dosel de las comunidades caracterizadas. Se presenta la media \pm el error estándar.

COMUNIDAD	DENSIDAD	ÁREA BASAL
Pinar mixto	1180 \pm 3.4	126.7 \pm 0.61
Bosque <i>Abies religiosa</i>	850 \pm 5.1	93.3 \pm 0.16
Bosque <i>Pinus hartwegii</i>	670 \pm 2.9	68.8 \pm 0.15

El sotobosque está dominado por *Pernettya prostrata* y *Acaena elongata* con 35% y 16% del total del valor de importancia respectivamente. Otras especies que se presentan en este estrato son: *Rubus trilobus*, *Fuchsia microphylla* y *Senecio barba-johannis*. Se encontró regeneración de las especies arbóreas *Pinus ayacahuite*, *Quercus rugosa* y *Pinus patula*.

El estrato herbáceo se encuentra dominado por *Fleischmannia pycnocephala*, *Alchemilla procumbens*, *Helenium integrifolium*, *Arenaria reptans* y *Galium aschenbornii*. En lugares abiertos y pantanosos se pueden encontrar a *Prunella vulgaris*, *Gentiana bicuspidata*.

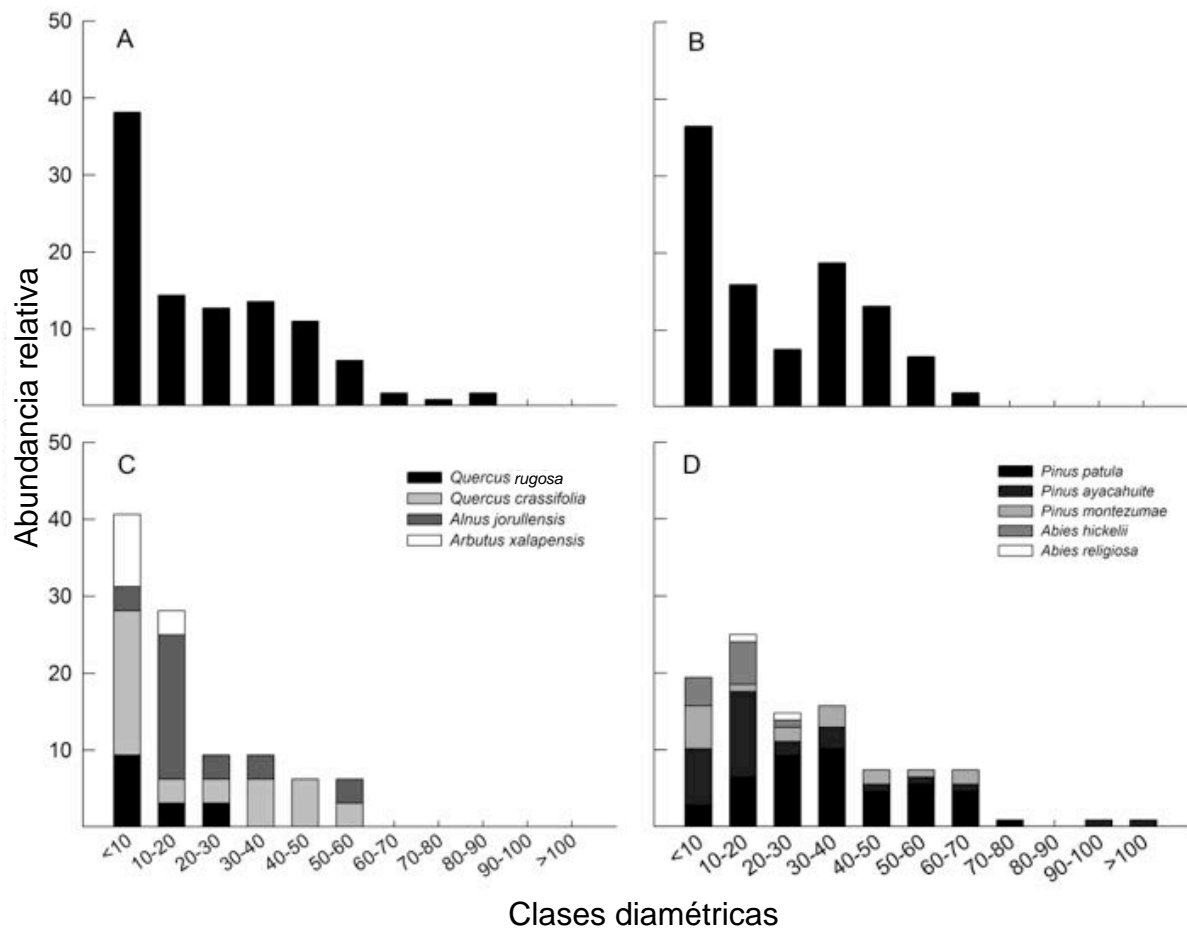


Figura 4. Distribución de clases diamétricas: (A) *Abies religiosa*, (B) *Pinus hartwegii*, (C) latifoliadas del pinar mixto y (D) coníferas del pinar mixto.

Cuadro 8. Atributos de las especies registradas en el pinar mixto ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m²/ha) para dosel y cobertura para sotobosque y estrato herbáceo (m²). Abs=absoluta, Rel=relativa. *Regeneración.

ESTRATO/ESPECIE	IND.	DENSIDAD		DOMINANCIA		FRECUENCIA		IVI
		Abs	Rel	Abs	Rel	Abs	Rel	
DOSEL								
<i>Pinus patula</i>	48	0.048	40.678	260.156	79.594	0.9	21.429	47.23
<i>Pinus ayacahuite</i>	25	0.025	21.186	46.325	14.173	0.9	21.429	18.92
<i>Pinus montezumae</i>	11	0.011	9.322	13.203	4.039	0.6	14.286	9.216
<i>Quercus crassifolia</i>	8	0.008	6.780	3.237	0.990	0.5	11.905	6.558
<i>Abies hickelii</i>	9	0.009	7.627	1.169	0.358	0.4	9.524	5.836
<i>Alnus jorullensis</i>	8	0.008	6.780	2.270	0.694	0.3	7.143	4.872
<i>Arbutus xalapensis</i>	6	0.006	5.085	0.430	0.132	0.3	7.143	4.120
<i>Abies religiosa</i>	2	0.002	1.695	0.049	0.015	0.2	4.762	2.157
<i>Quercus rugosa</i>	1	0.001	0.847	0.018	0.005	0.1	2.381	1.078
TOTAL	118	0.118	100	326.855	100	4.2	100	100
SOTOBOSQUE								
<i>Pernetia prostrata</i>	17	0.027	30.909	34.5	44.602	0.68	31.481	35.664
<i>Acaena elongata</i>	9	0.014	16.364	11.9	15.385	0.36	16.667	16.138

<i>Senecio barba-johannis</i>	5	0.008	9.091	5.15	6.658	0.2	9.259	8.336
<i>Quercus crassifolia</i> *	5	0.008	9.091	4.1	5.301	0.2	9.259	7.884
<i>Fuchsia microphylla</i>	3	0.004	5.455	8.5	10.989	0.12	5.556	7.333
<i>Rubus trilobus</i>	3	0.004	5.455	5	6.464	0.12	5.556	5.825
<i>Baccharis conferta</i>	4	0.006	7.273	1.6	2.069	0.16	7.407	5.583
<i>Pinus ayacahite</i> *	4	0.006	7.273	3	3.878	0.12	5.556	5.569
<i>Pinus patula</i> *	2	0.003	3.636	1	1.293	0.08	3.704	2.878
<i>Cestrum elegans</i>	1	0.001	1.818	1.5	1.939	0.04	1.852	1.870
<i>Salix paradoxa</i>	1	0.001	1.818	1	1.293	0.04	1.852	1.654
<i>Abies religiosa</i> *	1	0.001	1.818	0.1	0.129	0.04	1.852	1.266
TOTAL	55	0.088	100	77.35	100	2.16	100	100

HERBACEO

<i>F. pycnocephala</i>	35	0.35	14.170	4.7	11.268	0.34	13.878	13.105
<i>Helenium integrifolium</i>	19	0.19	7.692	6.34	15.200	0.19	7.755	10.216
<i>Arenaria reptans</i>	22	0.22	8.907	4.3	10.309	0.22	8.980	9.399
<i>Alchemilla procumbens</i>	23	0.23	9.312	3.4	8.152	0.22	8.980	8.814
<i>Alchemilla pectinata</i>	14	0.14	5.668	3.45	8.271	0.14	5.714	6.551
<i>Galium aschenbornii</i>	16	0.16	6.478	1.8	4.316	0.16	6.531	5.775
<i>Arenaria lycopoides</i>	14	0.14	5.668	1.9	4.555	0.14	5.714	5.313
<i>Chimaphylla umbellata</i>	13	0.13	5.263	1.87	4.483	0.13	5.306	5.018
<i>Cirsium subcoriaceum</i>	9	0.09	3.644	2.5	5.994	0.09	3.673	4.437
<i>Prunella vulgaris</i>	9	0.09	3.644	1.6	3.836	0.09	3.673	3.718
<i>Poa sp.</i>	8	0.08	3.239	1.1	2.637	0.08	3.265	3.047
<i>Stevia monardifolia</i>	7	0.07	2.834	1.15	2.757	0.07	2.857	2.816
<i>Chimaphylla sp.</i>	8	0.08	3.239	0.8	1.918	0.08	3.265	2.807
<i>Potentilla ranunculoides</i>	6	0.06	2.439	0.6	1.439	0.06	2.449	2.106
<i>Viola painteri</i>	6	0.06	2.439	0.6	1.439	0.06	2.449	2.106
<i>Muhlenbergia macroura</i>	5	0.05	2.024	0.75	1.798	0.0	2.041	1.954
<i>Bidens serrulata</i>	5	0.05	2.024	0.7	1.678	0.05	2.041	1.914
<i>Eryngium carlinae</i>	3	0.03	1.215	0.9	2.158	0.03	1.224	1.532
<i>Cunila lythrifolia</i>	4	0.04	1.619	0.4	0.959	0.04	1.633	1.404
<i>Sisyrinchium tenuiflorum</i>	4	0.04	1.619	0.4	0.959	0.04	1.633	1.404
<i>Abies religiosa</i> *	3	0.03	1.215	0.3	0.719	0.03	1.224	1.053
<i>Echeveria nebuslarum</i>	3	0.03	1.215	0.3	0.719	0.03	1.224	1.053
<i>Stipa ichu</i>	2	0.02	0.810	0.45	1.079	0.02	0.816	0.902
<i>Juncus effusus</i>	2	0.02	0.810	0.3	0.719	0.02	0.816	0.782
<i>Pinus ayacahite</i> *	2	0.02	0.810	0.2	0.480	0.02	0.816	0.702
<i>Roldana angulifolia</i>	1	0.01	0.405	0.3	0.719	0.01	0.408	0.511
<i>Gentiana bicuspidata</i>	1	0.01	0.405	0.2	0.480	0.01	0.408	0.431
<i>Phacelia platicarpa</i>	1	0.01	0.405	0.2	0.480	0.01	0.408	0.431
<i>Corallorhiza maculata</i>	1	0.01	0.405	0.1	0.240	0.01	0.408	0.351
<i>Geranium potentillaefolium</i>	1	0.01	0.405	0.1	0.240	0.01	0.408	0.351
TOTAL	247	2.47	100	41.71	100	2.45	100	100

Bosque de *Abies religiosa*.

La densidad de árboles del dosel corresponde a 850 ind/ha (Cuadro 7). Se registraron un total de 27 especies; 2 forman el dosel, 7 el sotobosque (más regeneración de *A. religiosa*) y 18 el estrato herbáceo. En el Cuadro 9 se muestran los componentes estructurales de este tipo de vegetación.

El dosel alcanza los 30 m de altura y está claramente dominado por *Abies religiosa* que alcanzó un 96.2% del total del valor de importancia. En la Figura 4 se observa la distribución de clases diamétricas para esta especie. La mayor parte de los individuos presentan diámetros menores a los 10 cm. Aún cuando son pocos, se registraron árboles con diámetros de 70 cm a 1m. La otra especie encontrada en el dosel fue *Alnus jorullensis*, la cual se observa con mayor frecuencia en sitios perturbados.

En el sotobosque está dominado por regeneración de *Abies religiosa*, especie que alcanza un 49% de valor de importancia para este estrato. Otras especies que tienen un alto valor de importancia relativa son *Pernettya prostrata*, *Ribes ciliatum* y *Senecio cinerarioides*. En el estrato herbáceo las especies con mayor valor de importancia son: *Alchemilla procumbens*, *Stevia monardifolia*, *Penstemon gentianoides* y *Lupinus montanus*.

Cuadro 9. Atributos de las especies registradas en el bosque de *Abies religiosa* ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m²/ha) para dosel y cobertura para sotobosque y estrato herbáceo (m²). Abs=absoluta, Rel=relativa. *Regeneración

ESTRATO/ESPECIE	IND.	DENSIDAD		DOMINANCIA		FRECUENCIA		I.VI.
		ABS.	REL.	ABS.	REL.	ABS.	REL.	
DOSEL								
<i>Abies religiosa</i>	84	0.084	98.824	620.248	99.978	0.9	90	96.267
<i>Alnus jorullensis</i>	1	0.001	1.176	0.137	0.022	0.1	10	3.733
TOTAL	85	0.085	100	620.385	100	1	100	100
SOTOBOSQUE								
<i>Abies religiosa</i> *	44	0.070	57.895	41	53.040	0.64	36.364	49.099
<i>Ribes ciliatum</i>	10	0.016	13.158	11.4	14.748	0.32	18.182	15.362
<i>Pernettya prostrata</i>	6	0.010	7.895	15.9	20.569	0.2	11.364	13.276
<i>Senecio cinerarioides</i>	5	0.008	6.579	2.6	3.364	0.2	11.364	7.102
<i>Grossularia michophylla</i>	5	0.008	6.579	2.4	3.105	0.16	9.091	6.258
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	3	0.005	3.947	1.8	2.329	0.12	6.818	4.365
<i>Baccharis conferata</i>	2	0.003	2.632	1.5	1.940	0.08	4.545	3.039
<i>Buddleja cordata</i>	1	0.002	1.316	0.7	0.906	0.04	2.273	1.498
TOTAL	76	0.122	100	77.3	100	1.76	100	100
HERBÁCEO								

<i>Alchemilla procumbens</i>	47	0.47	18.800	11.5	24.074	0.45	27.607	23.494
<i>Stevia monardifolia</i>	43	0.43	17.200	4.55	9.525	0.2	12.270	12.998
<i>Stipa ichu</i>	21	0.21	8.400	8.55	17.898	0.12	7.362	11.220
<i>Penstemon gentianoides</i>	22	0.22	8.800	3.75	7.850	0.17	10.429	9.027
<i>Heleniu integrifolium</i>	22	0.22	8.800	3.15	6.594	0.09	5.521	6.972
<i>Geranium potentillaefolium</i>	27	0.27	10.800	2.12	4.438	0.07	4.294	6.511
<i>Senecio roseus</i>	16	0.16	6.400	3.6	7.536	0.09	5.521	6.486
<i>Lupinus montanus</i>	14	0.14	5.600	3.05	6.385	0.12	7.362	6.449
<i>Roldana angulifolia</i>	6	0.06	2.400	1.45	3.035	0.05	3.067	2.834
<i>Arenaria reptans</i>	6	0.06	2.400	0.9	1.884	0.06	3.681	2.655
<i>Oxylobus arbutifolius</i>	5	0.05	2.000	1.2	2.512	0.05	3.067	2.527
<i>Galium aschenbornii</i>	5	0.05	2.000	1.15	2.407	0.05	3.067	2.492
<i>Beschorneria yuccoides</i>	3	0.03	1.200	1.1	2.303	0.02	1.227	1.577
<i>Gnaphalium liebmannii</i>	3	0.03	1.200	0.3	0.628	0.03	1.840	1.223
<i>Bromus carinatus</i>	4	0.04	1.600	0.3	0.628	0.02	1.227	1.152
<i>Bromus sp.</i>	2	0.02	0.800	0.3	0.628	0.02	1.227	0.885
<i>Muhlenbergia macroura</i>	2	0.02	0.800	0.5	1.047	0.01	0.613	0.820
<i>Eryngium proteaflorum</i>	2	0.02	0.800	0.3	0.628	0.01	0.613	0.681
TOTAL	250	2.5	100	47.77	100	1.63	100	100

Bosque de *Pinus hartwegii*.

La densidad en el dosel es de 670 ind/ha (Cuadro 7). Se registraron un total de 21 especies; 1 especie forma el dosel, 3 el sotobosque y 17 el estrato herbáceo. En el Cuadro 10 se muestran todos los componentes estructurales. *Pinus hartwegii*, como único elemento del dosel, llega a alcanzar una altura de 10 m en el sitio de muestreo. En la Figura 4 se observa la distribución de clases diamétricas para esta especie, donde se puede observar que la mayoría de los individuos están dentro de las clases diamétricas pequeñas (<10 cm) e intermedias (de 10 – 50 cm). En el muestreo de plántulas se registró una densidad de 0.13 ± 0.02 ind /m², el 31% de las plántulas muestreadas midió menos de 10 mm de diámetro y el 60% presentó un diámetro de 10 a 50 mm.

El sotobosque está dominado por individuos inmaduros de *Pinus hartwegii* y *Vaccinium geminiflorum*, un arbusto pequeño que alcanzó el 46.4% del total del valor de importancia. En sitios rocosos se llega a presentar *Juniperus monticola*, mientras que en sitios abiertos *Baccharis conferta*.

El estrato herbáceo se compone principalmente por especies de la familia Poaceae como *Festuca tolucensis*, *Calamagrostis schiedeana* y *Calamagrostis rigens*. Seguidos en

valor de importancia por las especies *Ottoa oenanthoides* y *Senecio roseus*.

Cuadro 10. Atributos de las especies registradas en bosque de *Pinus hartwegii* ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Área basal (m²/ha) para dosel y cobertura para sotobosque y estrato herbáceo (m²). Abs=absoluta, Rel=relativa. *Regeneración

ESTRATO/ESPECIE	IND	DENSIDAD		DOMINANCIA		FRECUENCIA		I.V.I.
		ABS	REL	ABS	REL	ABS	REL	
DOSEL								
<i>Pinus hartwegii</i>	67	0.067	100	390.887	100	10	100	100
TOTAL	67	0.067	100	390.887	100	10	100	100
SOTOBOSQUE								
<i>Pinus hartwegii</i> *	31	0.050	27.679	27.05	68.917	0.68	47.222	47.939
<i>Vaccinium geminiflorum</i>	76	0.1216	67.857	10.6	27.006	0.64	44.444	46.436
<i>Baccharis conferta</i>	4	0.006	3.571	1.1	2.803	0.08	5.556	3.977
<i>Juniperus monticola</i>	1	0.002	0.893	0.5	1.274	0.04	2.778	1.648
TOTAL	112	0.1792	100	39.25	100	1.44	100	100
HERBÁCEO								
<i>Calamagrostis schiedeana</i>	85	0.85	32.319	17.55	38.914	0.47	28.834	33.356
<i>Calamagrostis rigens</i>	53	0.53	20.152	10.35	22.949	0.26	15.951	19.684
<i>Ottoa oenanthoides</i>	40	0.4	15.209	4.1	9.091	0.22	13.497	12.599
<i>Senecio roseus</i>	23	0.23	8.745	2.75	6.098	0.17	10.429	8.424
<i>Festuca tolucensis</i>	14	0.14	5.323	2.8	6.208	0.11	6.748	6.093
<i>Oxylobus arbutifolius</i>	12	0.12	4.563	1.6	3.548	0.09	5.521	4.544
<i>Agrostis tolucensis</i>	8	0.08	3.042	1.25	2.772	0.07	4.294	3.369
<i>Lupinus montanus</i>	7	0.07	2.662	0.75	1.663	0.07	4.294	2.873
<i>Eryngium proteaflorum</i>	3	0.03	1.141	0.9	1.996	0.03	1.840	1.659
<i>Cirsium jorullense</i>	2	0.02	0.760	0.6	1.330	0.02	1.227	1.106
<i>Alchemilla procumbens</i>	2	0.02	0.760	0.5	1.109	0.02	1.227	1.032
<i>Penstemon gentianoides</i>	2	0.02	0.760	0.4	0.887	0.02	1.227	0.958
<i>Sedum obcordatum</i>	3	0.03	1.141	0.5	1.109	0.01	0.613	0.954
<i>Muhlenbergia macroura</i>	2	0.02	0.760	0.35	0.776	0.02	1.227	0.921
<i>Draba jorullensis</i>	2	0.02	0.760	0.2	0.443	0.02	1.227	0.810
<i>Erysimum macardenium</i>	1	0.01	0.380	0.3	0.665	0.01	0.613	0.553
<i>Echeveria secunda</i>	2	0.02	0.760	0.1	0.222	0.01	0.613	0.532
<i>Gnaphalium liebmannii.</i>	2	0.02	0.760	0.1	0.222	0.01	0.613	0.532
TOTAL	263	2.63	100	45.1	100	1.63	100	100

Páramo de Altura.

Se registraron un total de 22 especies; no existe un dosel, únicamente se registraron 2 especies en el sotobosque y 20 especies en el estrato herbáceo. En el Cuadro 11 se muestran los componentes estructurales del área.

En el sotobosque y solamente donde existen afloramientos rocosos están presentes *Juniperus monticola* y *Berberis alpina*. En estos sitios también son abundantes algunas especies herbáceas como *Draba nivicola*, *Robinsonecio gerberifolius*, *Lewisia megarhiza* y *Draba jorullensis*. En los lugares abiertos y expuestos a los constantes vientos, abundan gramíneas con crecimiento amacollado como *Calamagrostis rigens*, *Festuca tolucensis* y *Agrostis tolucensis*.

Cuadro 11. Atributos de las especies registradas en el páramo de altura ordenadas por su valor de importancia (IVI). Dominancia: Cobertura para sotobosque y estrato herbáceo (m²). Abs=absoluta, REL=relativa.

ESTRATO/ESPECIE	IND	DENSIDAD		DOMINANCIA		FRECUENCIA		I.VI.
		ABS	REL	ABS	REL	ABS	REL	
ARBUSTIVO								
<i>Juniperus monticola</i>	15	0.024	75	7.2	77.419	0.24	66.667	73.029
<i>Berberis alpina</i>	5	0.008	25	2.1	22.581	0.12	33.333	26.971
TOTAL	20	0.032	100	9.3	100	0.36	100	100
HERBÁCEO								
<i>Calamagrostis rigens</i>	46	0.46	17.293	12	23.952	.46	17.293	19.513
<i>Festuca tolucensis</i>	42	0.42	15.789	10.1	20.160	.42	15.789	17.246
<i>Draba jorullensis</i>	24	0.24	9.023	2.2	4.391	.24	9.023	7.479
<i>Agrostis tolucensis</i>	18	0.18	6.767	3.8	7.585	.18	6.767	7.040
<i>Chionolaena lavandulifolia</i>	16	0.16	6.015	3.3	6.587	.16	6.015	6.206
<i>Draba nivicola</i>	14	0.14	5.263	1.6	3.194	.14	5.263	4.573
<i>Alchemilla procumbens</i>	12	0.12	4.511	1.8	3.593	.12	4.511	4.205
<i>Calamagrostis schiedeana</i>	10	0.1	3.759	2.2	4.391	.10	3.759	3.970
<i>Robinsonecio gerberifolius</i>	10	0.1	3.759	2.1	4.192	.10	3.759	3.903
<i>Castilleja tolucensis</i>	10	0.1	3.759	1.4	2.794	.10	3.759	3.438
<i>Calamagrostis schiedeana</i>	8	0.08	3.008	1.9	3.792	.8	3.008	3.269
<i>Lewisia megarhiza</i>	10	0.1	3.759	0.9	1.796	.10	3.759	3.105
<i>Senecio mairetianus</i>	8	0.08	3.008	1.6	3.194	.8	3.008	3.070
<i>Cirsium jorullense</i>	8	0.08	3.008	0.9	1.796	.8	3.008	2.604
<i>Senecio roseus</i>	8	0.08	3.008	0.8	1.597	.8	3.008	2.537
<i>Arenaria bryoides</i>	6	0.06	2.256	1.1	2.196	.6	2.256	2.236
<i>Gnaphalium liebmannii</i>	6	0.06	2.256	0.8	1.597	.6	2.256	2.036
<i>Erysimum macradenium</i>	4	0.04	1.504	0.6	1.198	.4	1.504	1.402
<i>Sedum minimum</i>	4	0.04	1.504	0.4	0.798	.4	1.504	1.269
<i>Echeveria secunda</i>	2	0.02	0.752	0.6	1.198	.2	0.752	0.900
TOTAL	266	2.66	100	50.1	100	26.6	100	100

6. DISCUSIÓN

6.1 Muestreo

El muestreo del dosel se puede considerar completo en todas las comunidades ya que las especies observadas igualan a las estimadas por ACE y Chao1. En el sotobosque y en el estrato herbáceo el porcentaje de especies observadas con respecto a las estimadas por ACE y Chao1 varía de acuerdo a la comunidad, sin embargo en ningún caso se alcanzó el 100% (excluyendo al páramo). En general los valores de Chao1 son más cercanos a las especies observadas que los valores dados por ACE.

Aunque los estimadores no paramétricos son una técnica para determinar que tan completo es el muestreo y calcular el número de especies que faltarían para tener representada a la comunidad completa, se ha visto que no siempre se acercan a la riqueza real (López-Gómez y Williams-Linera, 2006), por lo que es importante aclarar que en los resultados de esta investigación no están representadas todas las especies existentes en el PNCP, sin embargo las que se presentan se reconocen como los componentes principales de la estructura de las comunidades vegetales estudiadas.

6.2 Diversidad

El uso de la diversidad verdadera y el número efectivo de especies como su unidad de medición, permitieron una mejor interpretación de la diversidad de las comunidades y la comparación entre ellas (Moreno *et al.*, 2011).

En general el dosel obtuvo valores más bajos que el sotobosque y el estrato herbáceo, y a excepción del pinar mixto, los bosques se caracterizan por la dominancia de 1 o 2 especies. Se encontró que la densidad, el área basal y la diversidad de este estrato disminuye conforme aumenta la altitud (Figura 5). Este mismo patrón ha sido observado en otros estudios a lo largo de gradientes altitudinales (Lieberman *et al.*, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Givnish, 1999; Gould *et al.*, 2006).

En las cuatro comunidades el número de herbáceas superó en más del 80% a los árboles y arbustos registrados. La especie con mayor rango de distribución en el sitio de estudio es *Alchemilla procumbens*, se registró en las cuatro comunidades trabajadas y es una especie reportada como maleza de las zonas templadas en México (CONABIO, 2013).

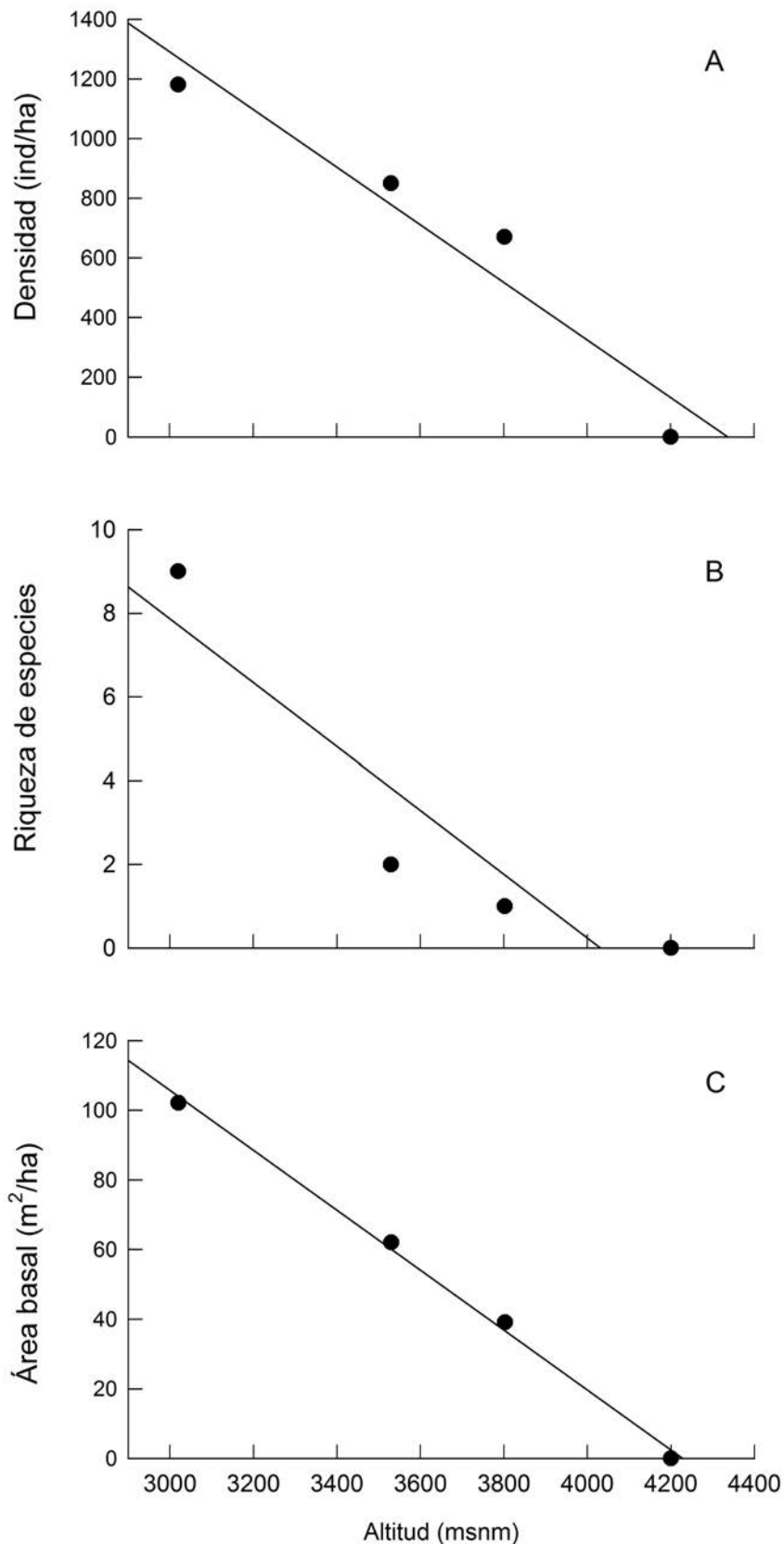


Figura 5. (A) Relación entre la densidad del dosel y la altitud [$y=4353.6x-1.029$, $R^2=0.965$, $P=0.02$]. (B) Relación entre la riqueza de especies del dosel y la altitud [$y=32.455x-0.008$, $R^2=0.884$, $P=0.05$]. (C) Relación entre el área basal total del dosel y la altitud [$y=462.6x-0.108$, $R^2=0.948$, $P=0.03$].

El pinar mixto fue el que presentó mayores valores de diversidad en todos los órdenes y en todos los estratos. Los valores obtenidos mediante el índice de Shannon muestran la misma tendencia.

En el bosque de *Abies religiosa* estudiado la riqueza (27 especies) es menor a la reportada para otros bosques de *Abies* (Cornejo-Oviedo, 1987; Aguirre-Calderón *et al.*, 2003; Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Encina-Domínguez *et al.*, 2008) y a la encontrada por Narave (1985) en la misma zona de estudio.

En el bosque de *Pinus hartwegii* la riqueza (21 especies) es similar a la reportada para el Ajusco (Martínez-Hernández y Rodríguez-Trejo, 2008) y es menor a la mencionada por Narave (1985) quien reporta 38 especies en la misma zona de estudio.

En el páramo de altura la diversidad es menor a la reportada por Narave (1985) pero mayor a la del zacatonal alpino que se encuentra en el mismo rango altitudinal en el Popocatepetl (Almeida *et al.*, 1994). En este tipo de vegetación se reporta la presencia de *Sedum minimun* Rose un nuevo registro para la flora de Veracruz y para el oriente del Eje Neovolcánico Transversal. Es una especie rara que sólo se conocía en tres sitios: el Nevado de Toluca y el Iztaccihuatl, en el Estado de México, y en el Parque Nacional El Chico, en Hidalgo.

La baja riqueza encontrada en comparación con investigaciones realizadas en comunidades vegetales similares y con el único trabajo realizado en la misma zona de estudio (Narave, 1985), se debe principalmente a diferencias metodológicas; las colectas del trabajo de Narave (1985) se realizaron de forma intensiva en todo el PNCP durante un año, mientras que para el presente sólo se realizaron muestreos en una época del año, dentro de una hectárea de cada tipo de vegetación.

6.3 Similitud

Las comunidades con mayor índice de similitud fueron: pinar mixto y el bosque de *A. religiosa* para el estrato arbóreo y arbustivo; y el bosque de *P. hartwegii* y el páramo de altura para el estrato herbáceo. Si se toman en cuenta los tres estratos, las comunidades que mas especies comparten son el pinar mixto y el bosque de *Abies religiosa* con 10.

6.4 Estructura y composición florística

Pinar mixto. Existen dos estratos en el dosel: uno superior, de 20 a 30 m, y uno inferior, compuesto por especies tolerantes a la sombra, de 10-15 m. El estrato arbóreo superior se encuentra dominado por especies del género *Pinus* y en el estrato inferior se encuentran exclusivamente especies latifoliadas. La altura del dosel es similar a la de otros bosques de este tipo en México (Rzedowski, 2006).

Bosque de *Abies religiosa*. La altura del dosel del bosque de *A. religiosa* estudiado es mayor a los de la Sierra de Manantlán en Jalisco, donde Figueroa y Moreno (1993) reportan una altura de 13 a 20 m, y similar a los bosques del Valle de México, donde el dosel va de 20 a 40 m (Rzedowski *et al.*, 2001).

La altitud a la que se encuentra este bosque concuerda con el rango de distribución altitudinal de la mayoría de bosques de *Abies* en México, el cual va entre los 2,400 y los 3,600 msnm (Rzedowski, 2006). La alta dominancia de *A. religiosa* en el dosel se puede explicar por la altitud del sitio donde se realizó el muestreo (3,534 msnm), ya que la dominancia de *Abies* se incrementa conforme se acerca al límite superior de su distribución altitudinal (Cornejo-Oviedo, 1987; Ávila-Bello, 2000; Aguirre-Calderón *et al.*, 2003; Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Encina-Domínguez *et al.*, 2008).

La densidad de *A. religiosa* en el dosel (840 ind/ha) es superior a lo reportado por Hernández-Martínez (1984) para la misma zona de estudio (766 ind/ha). La distribución de clases diamétricas de *A. religiosa* concuerda con la encontrada en el mismo PNCP por Sánchez-Velásquez *et al.* (1991), la cual se ajusta a la de una “J” invertida, típica de una especie tolerante a la sombra que se regenera bajo un dosel cerrado.

Bosque de *Pinus hartwegii*. La altura del dosel es similar a la de otros bosques con la misma composición (Rzedowski, 2006). La altitud a la que se encuentra (3,802msnm), esta dentro del rango en el que se distribuyen los bosques de este tipo en México (Rzedowski, 2006; Iglesias *et al.*, 2012). La dominancia total de *P. hartwegii* en el dosel se debe a que esta especie tiene una alta tolerancia a las bajas temperaturas (Viveros-Viveros *et al.*, 2007; 2009) lo que le permite constituir un bosque monoespecífico en el límite altitudinal de la vegetación arbórea de alta montaña (Lauer, 1973; Narave, 1985; Rzedowski, 2006; Gómez-Pompa y Castillo, 2010).

La densidad de *P. hartwegii* (670 ind/ha) es menor al bosque de *Abies religiosa* y el pinar mixto (Cuadro 7 y Figura 5), esto se debe a las condiciones ambientales y a la altitud en la que esta comunidad se desarrolla. No existen estudios que reporten la densidad de *P. hartwegii* a esa altitud.

La distribución de clases diamétricas de *Pinus hartwegii* se asemeja a la de una “J” invertida, distribución característica de una población en crecimiento, lo cual contradice la idea de que esta especie tiene una baja capacidad de regeneración en el cofre de Perote debido a problemas de reproducción (Iglesias *et al.*, 1999). La densidad de plántulas es más baja a la reportado para *Pinus montezumae* (0.51 ind/m²) en La Malinche (Vela-Correa *et al.*, 2007), *Pinus pinaster* (0.82 ind/m²) y *Pinus nigra* (0.6 ind/ha) en España (Rodríguez-García *et al.*, 2007; Tíscar-Oliver, 2007), sin embargo, esto puede deberse a la altitud en la que se desarrolla este bosque.

Páramo de altura. El sotobosque o estrato arbustivo se encuentra dominado por *Juniperus monticola* y en menor medida se presenta *Berberis alpina*, ambas especies se encuentran casi siempre en afloramientos rocosos. El estrato herbáceo se encuentra dominado por gramíneas amacolladas de 50-60 cm de altura. Por su composición, riqueza de especies y distribución altitudinal el páramo de altura del Cofre de Perote podría considerarse como homólogo al “zacatonal bajo” del volcán Popocatepetl propuesto por Almeida *et al.*, (1994).

7. CONCLUSIONES

El muestreo del dosel se completó al 100%. En el sotobosque y el estrato herbáceo el porcentaje de especies observadas no alcanza el 100% a lo estimado por ACE y Chao1. Lo anterior sugiere que no están representadas todas las especies existentes en el PNCP, pero si los componentes principales de la estructura de sus comunidades vegetales. La baja riqueza encontrada en comparación con otras investigaciones, se debe principalmente a diferencias metodológicas aplicadas.

El Pinar mixto fue el que presentó mayores valores de diversidad en todos los estratos, ya sea utilizando como unidad el número efectivo de especies o los *nats* del Índice de Shannon.

Las comunidades con mayor similitud florística son el bosque mixto y el bosque de *Abies religiosa* en los estratos arbóreo y arbustivo, y bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura en el estrato herbáceo. Se encontró que la riqueza, la densidad y el área basal del dosel disminuye al aumentar la altitud.

La distribución de clases diamétricas de *Pinus hartwegii* es contraria a la idea de que esta especie tiene una baja regeneración en la zona debido a problemas de reproducción. La densidad encontrada corresponde a una población en donde existe regeneración, ya que se presentan individuos en los distintas clases diamétricas incluyendo plántulas como nuevos reclutas.

En páramo de altura se colectó *Sedum minimum* Rose, un nuevo registro para la flora de Veracruz y para el oriente del Eje Neovolcánico Transversal.

8. REFERENCIAS

- Aguirre-Calderón, O., J. Jiménez-Pérez, H. Kramer y A. Akça. 2003. Análisis estructural de ecosistemas forestales en el Cerro del Potosí, Nuevo León, México. *Ciencia-UANL* 6: 219-225.
- Almeida, L., A.M. Cleef, A. Herrera, A. Velásquez e I. Luna. 1994. El zacatonal alpino del Volcán Popocatepetl, Mexico, y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenologia* 22(3): 391-436.
- Ávila-Bello, C.H. 2000. Ecología poblacional de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz, Colegio de Postgraduados. Informe Final SNIB-CONABIO proyecto No. L172. México D.F.
- Ávila-Bello, C. H. y L. López-Mata. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous y Gausson) en México. *Interciencia* 26 (6):244-251.
- Benitez-Badillo, G., A. Hernández-Huerta, M. Equihua-Zamaora, M.T. Pulido-Salas, S. Ibañez-Bernal, L. Miranda-Martín del Campo. 2010. Biodiversidad. En: Atlas del Patrimonio Natural, Histórico y Cultural de Veracruz: vol 1. Patrimonio natural. Griselda Benítez Badillo y Carlos Welsh-Rodríguez (coords). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz, Xalapa, Veracruz. 171-202 pp.
- Cházaro, M., H. Narave y J. Vázquez-Ramírez. 2011. Noteworthy sedums from Veracruz: *Sedum obcordatum* (Crassulaceae). *CactusWorld* 29 (4): 205-209.
- Cházaro, M. 1992. Exploraciones botánicas en Veracruz y estados circunvecinos I. Pisos altitudinales de vegetación en el centro de Veracruz y zonas limítrofes con Puebla. *La Ciencia y el Hombre* 10: 67-115.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: ver. 9.0. Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- CONABIO [Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad]. 2013. Malezas de México [http: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico>](http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico)
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2013. Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote. Documento entregado para su consulta pública. México. 181 p.
- Cornejo-Oviedo, E. 1987. Aspectos ecológicos y dasonómicos del bosque de *Pseudotsuga*

Pinus-Abies, en la sierra la Marta, Arteaga, Coahuila. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila. 196 pp.

Cruz-Paredes, L. y M. Cruzado-Cardiel. 2010. Conociendo las plantas de mi localidad, una experiencia educativa. En: Atlas de la Flora de Veracruz, un patrimonio natural en peligro. A. Gómez-Pompa, T. Krömer y R. Castro-Cortés (coords.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz/Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 77-86 pp.

De Luna, E. 1988. Los Musgos del volcán Cofre de Perote. (México). *Biotica* 13(1-2): 103-119.

Dirzo, R. 1994. La diversidad de la flora mexicana. CEMEX/Agrupación Sierra Madre A.C. México D.F. 189 p.

Encina-Domínguez, J., F. Encina-Domínguez, E. Mata-Rocha y J. Valdez-Reyna. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de Oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83:13-24.

Escalante-Espinosa, T. 2003. ¿Cuántas especies has? Estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos* 52: 53-56.

Figueroa-Rangel, B. y G.S. Moreno. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* (Kunt.) Schlecht. et Cham. y *Abies religiosa* var. *emarginata* Loock. ex Martínez, de la sierra de Manantlán. Jalisco. *Agrociencia*, serie Recursos Naturales Renovables 3: 49-63.

Gentry, A. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.

Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87: 193–210.

Gómez-Pompa A. y G. Castillo. 2010. La Vegetación de Veracruz. En: Atlas de la Flora de Veracruz, un patrimonio natural en peligro, A. Gómez-Pompa, T. Krömer y R. Castro-Cortés (coords.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz/ Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 25-42 pp.

Gould, W. A., G. González y G. Carrero Rivera. 2006. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*

17:653–664.

- Hernández-Martínez, A. 1984. Estructura y regeneración del bosque natural de oyamel (*Abies religiosa* (HBK.) Schl. et Cham.) en el Cofre de Perote, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila.
- Hill, M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Iglesias, L. G., J. Alba-Landa y J.L. Enríquez. 1999. Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Iglesias, L. G. y Y. Tivo F. 2006. Variación morfométrica de la población de *P. hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ra-Ximhai* 2: 449-468.
- Iglesias, L. G. y Y. Tivo F. 2008. Polimorfismo proteico en *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 5-9.
- Iglesias, L.G. y M. Luna R. 2008. Polimorfismo isoenzimático en la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ecosistemas* 17: 115-122.
- Iglesias, L.G., L. Solís-Ramos y H. Viveros-Viveros. 2012. Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *Revista Internacional de Botánica Experimental* 81: 239-246.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Krömer, T., A. Acebey y A. Gómez-Pompa. 2010. Introducción. En: Atlas de la Flora de Veracruz, un patrimonio natural en peligro, A. Gómez-Pompa, T. Krömer y R. Castro-Cortés (coords.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz/ Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. Pp. 25-42.
- Lara-González, R, L. R. Sánchez-Velásquez, J. Corral-Aguirre. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, Parque Nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia* 43: 739-747.
- Lauer, W. 1973. The altitudinal belts of the vegetation in the central Mexican highlands and their climatic conditions. *Arctic Alpine Research* 5: 99-113.

- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137–152.
- López-Gómez, A. M. y G. Williams-Linera. 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 7-15.
- Martínez-Hernández, H.C. y D.A. Rodríguez-Trejo. 2008. Species diversity after prescribed burns at different intensities and seasons in a high altitude *Pinus hartwegii* forest. *Interciencia* 33(5): 337-344.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T – Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO. Ed. GORFI. Zaragoza. 250 p.
- Moreno, C. E., F. Barragán, E. Pineda y N. P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249–1261.
- Mostacedo B. y T. Fredericksen. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 150 p.
- Narave, H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Ver., México. *Biótica* 10:35-63
- Pedraza, R., R. Álvarez y A. Hoyos. 1997. Diagnóstico y propuesta para la gestión del manejo sustentable de los ecosistemas de la montaña Cofre de Perote (Nauhcampatépétl) caso: Extracción irregular de madera en la cuenca alta del Río la Antigua. Universidad Veracruzana. Fondos CONACYT-CONAFOR. 110 p.
- Rodríguez-García, E., L. Juez, B. Guerra y F. Bravo. 2007. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán-Bayubas (Soria-España). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16(1): 25-3.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias*. Núm. especial 6: 47-56.
- Rzedowski, J, G.C de Rzedowski y colaboradores. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán. 1406 p.

- Rzedowski, J., 2006. La Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Sánchez-Velásquez, L., Ma. Pineda-López y A. Hernández-Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.
- SEMARNAT [Secretaría de Medio ambiente y Recursos Naturales]. 2005. Compendio de estadísticas ambientales. México D.F. 375 p.
- SEMARNAT [Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres –Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio –Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, segunda sección; 78 p.
- Tiscar-Oliver, P.A. 2007. Dinámica de regeneración de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* al sur de su área de distribución: etapas, procesos y factores implicados. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16(2): 124-150.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Diciembre 2013 <<http://www.tropicos.org>>
- Vázquez-García, J. A. y T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86(6): 999-1020.
- Vela-Correa, G., E. Vázquez-Martínez, M.L. Rodríguez-Gamiño e I.V. Dominguez-Rubio. 2007. Caracterización edáfica de sitios con regeneración natural de *Pinus montezumae* Lamb. en el volcán La Malinche, México. *Agrociencia* 41: 371-383.
- Viveros-Viveros, H., C. Saénz-Romero, J. López-Upton y J.J. Vargas-Hernández. 2007. Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest Ecology and Management* 253: 81-88.
- Viveros-Viveros, H., C. Saénz-Romero, J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde y A. Santacruz-Varela. 2009. Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257: 836-842.

Capítulo II

Fenología reproductiva de cuatro comunidades vegetales en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote



1. INTRODUCCIÓN

La fenología es el estudio de los eventos periódicos que ocurren en el ciclo de vida de los seres vivos y su relación con factores bióticos y abióticos (Newstrom *et al.*, 1994; Williams-Linera y Meave, 2002; Schwartz, 2003). Para su estudio, los eventos fenológicos son divididos de acuerdo a su naturaleza y dentro del ciclo de vida de las plantas se reconocen dos tipos: los eventos vegetativos, crecimiento y caída de las hojas; y los eventos reproductivos, floración y fructificación (Williams-Linera y Meave, 2002). El presente capítulo se enfocara a los eventos reproductivos.

La fenología reproductiva está influenciada por la selección natural que se acota en la historia filogenética de la plantas, por lo que se conoce que plantas relacionadas filogenéticamente tienen fenologías muy similares (McIntosh, 2002). Aunque es frecuente que la fenología reproductiva en éstas puede ser divergente funcionando como un mecanismo de aislamiento (Sanmartín-Gajardo y Morellato, 2003; Parra-Tabla y Vargas, 2007).

El estudio de la floración y fructificación se realiza a partir de observar directamente a los individuos en campo y reconocer las fenofases o etapas de desarrollo, por ejemplo el crecimiento de las yemas florales o la maduración de los frutos. La presencia de las fenofases se puede definir de una forma cuantitativa (ej. “el número de frutos de una rama”), semi-cuantitativa (ej. “el 50% de la copa con frutos”) o de una forma cualitativa (ej. “presencia o ausencia de frutos”).

No existe un acuerdo general sobre el tamaño de la muestra de los individuos a observar, ya que generalmente depende del nivel de organización al que se realiza el estudio. Es decir, si se trata del análisis de una comunidad, de una familia, de un gremio o de una sola especie (Williams-Linera y Meave, 2002; Brügger *et al.*, 2003). Morellato *et al.*, (2010a) propusieron que para estudios a nivel población en ecosistemas tropicales el mínimo de individuos a monitorear es de 15; mientras que en ecosistemas templados se ha utilizado un mínimo de 10 individuos por especie (Bello-González, 1988). Además la frecuencia del monitoreo en campo depende de los objetivos del estudio y de los patrones de floración de las especies en estudio.

Al estudiar los eventos fenológicos es importante tener presente que pueden ocurrir simultáneamente o pueden estar interrelacionados (Williams-Linera y Meave, 2002). Por ejemplo, el tiempo y la intensidad de la fructificación son una consecuencia directa de los

patrones de floración y el éxito de la polinización. A su vez, el inicio de la floración esta asociada con la estacionalidad de la precipitación y se considera que las plantas han evolucionado para florecer en respuesta a diferentes periodos de lluvia (McIntosh, 2002).

La floración también está influenciada por factores biológicos como la fauna o la historia evolutiva de las especies, ocasionando la minimización o la maximización del solapamiento fenológico entre individuos de una población o especies de una comunidad vegetal (Días *et al.*, 2005). Por un lado se puede hablar de un patrón de floración individual, que es el número de flores en un individuo y la distribución temporal de estas. Por otro lado de un patrón de floración poblacional, que es la sincronía y duración de la floración de los individuos de una misma especie en determinado lugar o del patrón de floración de una comunidad que es la sincronía y solapamiento de la floración de distintas especies (Augspurger, 1983; McIntosh, 2002; Escobedo-Sarti, 2007).

Los patrones de floración se clasifican de acuerdo a su frecuencia, regularidad, duración, amplitud y sincronía. La frecuencia se refiere a el número de veces que el ciclo de floración se presenta durante el año, la regularidad a la variabilidad en la longitud del ciclo de floración, la duración al tiempo que permanece presente las flores, la amplitud a la intensidad o cantidad de flores y la sincronía a la ocurrencia simultánea de la floración (Augspurger, 1983; Newstrom *et al.*, 1994).

Newstrom *et al.*, (1994) reconocen cuatro tipos de floración en base a algunas de las variables anteriores: 1) Floración continua: en floración durante todo el año, con pequeños intervalos; 2) Floración sub-anual o múltiple *big-bang*: floración de múltiples ciclos irregulares por año. Poco predecibles y ocurren en cualquier época del año; 3) Floración anual: una sola fase principal de floración, la cual se repite cada año de manera regular, puede ser corta (con una duración menor de un mes), intermedio (de uno a cinco meses) o prolongado (más de cinco meses); y 4) Floración supra-anual: ciclos multianuales de floración que pueden ser alternos o raros.

En este sentido la importancia de realizar estudios fenológicos radica en el aporte al conocimiento sobre la reproducción y crecimiento, principalmente de las especies económicamente importantes (McIntosh, 2002; Escobedo-Sarti, 2007; Alcalá-Guerra, 2011), en la contribución al entendimiento de los patrones y las interacciones que existen entre los distintos componentes de los ecosistemas (León de la Luz *et al.*, 1996; Ramírez, 2002;

Montavani, 2003; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Ochoa-Gaona *et al.*, 2008; Cortés-Flores *et al.*, 2011; Cortés-Flores *et al.*, 2012). Además la información de los patrones observados permite conocer los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas (Nautiyal *et al.*, 2001; Sparks y Menzel, 2002; Menzel, 2003; Bedeck *et al.*, 2004; Forrest *et al.*, 2010; Körner y Basler, 2010).

La identificación de la sincronía entre patrones floración es de amplia utilidad, ya que el éxito reproductivo de las plantas depende de ésta. Además la sincronía en la floración incrementa la eficiencia y el número de visitas de los polinizadores o puede ser también, una forma de escape a la herbivoría (Augspurger, 1983; Parra-Tabla y Vargas, 2007).

2. ANTECEDENTES

El termino fenología fue utilizado por primera vez en 1849 por el botánico Charles Morren (1807-1858) durante una lectura pública en la *Academie royale des Scienses, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* titulada 'Le globe, le temps et la vie'. En 1853 el termino fue publicado en Los Anales de la Real Sociedad de Agricultura y Botánica de Ghent por mismo Morren en su trabajo titulado 'Souvenirs phénologiques de l'hiver 1852-1853'. (Demarée y Rutishauser, 2011; Keatley y Hudson, 2010). Esté termino fue adoptado rápidamente por científicos de distintos países como Italia, Finlandia, Reino Unido y Estados Unidos de América (Demarée y Rutishauser, 2011).

Las observaciones de carácter fenológico son tan antiguas como la humanidad misma. En tiempos donde la supervivencia dependía de reconocer y aprovechar los ciclos anuales de la naturaleza, es probable que ya se reconocieran eventos como la aparición de hojas o de frutos comestibles (Williams-Linera y Meave, 2002; Schwartz, 2003). Los primeros registros que se tienen sobre la existencia de observaciones con carácter fenológico son de las antiguas China, Grecia y Roma (Schwartz, 2003). En China existieron observaciones no sistemáticas, descripciones de eventos fenológicos, y un calendario para las actividades agrícolas desde el siglo XXI A.C. (Yoshino y Ono, 1996; Demarée y Rutishauser, 2011). También se prestaba especial atención a eventos fenológicos anormales en forma de proverbios, por ejemplo en Eurasia, la Biblia hace referencias a la fenología reproductiva del árbol del higo y lo relaciona con el paso de las estaciones, 'De la higuera aprended la parábola: cuando ya su rama enternece, y brotan las hojas, sabéis que el verano está

cerca' (Marcos 13:28; Demarée y Rutishauser, 2011).

Probablemente es en Japón donde se tienen los registros fenológicos más completos contenidos en la fecha del festival japonés del cerezo. La fecha de realización de este festival está relacionado con la floración del árbol del cerezo o 'sakura' (*Prunus serrulata* Lindl.). Los registros comienzan en el 705 D.C. aunque se encuentran incompletos en algunos años (Schwartz, 2003; Demarée y Rutishauser, 2011).

A partir del siglo XVIII D.C. y con el florecimiento de las ciencias naturales se empiezan a desarrollar, principalmente en Europa, observaciones fenológicas sistemáticas de especies de interés comercial como la vid (*Vitis sp.*) o la manzana (*Malus domestica* Borkh.). Los datos fenológicos eran utilizados para planear y mejorar practicas agrícolas con el objetivo de incrementar el volumen y la calidad de las cosechas (Schwartz, 2003). Durante milenios las personas realizaron observaciones en las plantas y sus ciclos, sin embargo no existía un término en común para referirse a estas actividades (Demarée y Rutishauser, 2011).

Por un largo tiempo los estudios fenológicos se utilizaron exclusivamente con fines agrícolas y casi siempre a una escala local. Sin embargo con el establecimiento de programas de observación fenológica a escala continental y mundial a mediados de siglo pasado y la aparición de investigaciones en este rubro, la fenología emergió como una ciencia ambiental (Schwartz, 2003).

En un inicio los estudios fenológicos se interesaban principalmente en el aspecto descriptivo, posteriormente y quizás por el interés de explicar los fenómenos fenológicos, se incluyó en los estudios la relación entre la temporalidad de estos fenómenos y la estacionalidad climática. Recientemente se empezó a reconocer el papel de las interacciones biológicas, los factores endógenos y las relaciones filogenéticas en la determinación de la periodicidad biológica de las plantas (Williams-Linera y Meave, 2002). Los estudios fenológicos a nivel comunidad empezaron a desarrollarse en la segunda mitad del siglo pasado y generalmente se basan en la observación de un número limitado de especies (Williams y Meave, 2002). La selección de especies se puede hacer bajo un criterio taxonómico (Gentry, 1974; Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994), ecológico (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2012) o morfológico (Ibarra-Manriquez *et al.*, 1991; Cortés-Flores *et al.*, 2011).

En México los estudios fenológicos a nivel comunidad para zonas templadas-frías son escasos (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011; Cortés-Flores *et al.*, 2012), y no existen antecedentes de trabajos fenológicos a nivel comunidad para el bosque de *Pinus hartwegii* y el páramo de Altura. En el caso del sitio de estudio, Parque Nacional Cofre de Perote, existe un estudio de vegetación (Narave,1985) y otras investigaciones que se centran en la biología y ecología de especies como *Abies religiosa* (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Lara-González *et al.*, 2009) y *Pinus hartwegii* (Iglesias *et al.*, 1999; Iglesias y Tivo, 2006; Iglesias y Tivo, 2008; Iglesias y Luna, 2008; Iglesias *et al.*, 2012). Sin embargo no existen antecedentes de estudios fenológicos en la zona.

3. OBJETIVO

3.1 Objetivo general

Describir los patrones fenológicos reproductivos de las principales especies de las cuatro comunidades vegetales presentes en el PNCP: pinar mixto, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii* y páramo de altura.

3.2 Objetivos particulares

- Describir y comparar los patrones fenológicos reproductivos de las cuatro comunidades.
- Determinar si hay correlación entre la floración y fructificación con variables ambientales.
- Evaluar la sincronía reproductiva intraespecífica de las especies leñosas más importantes del PNCP.

4. METODO

4.1 Sitio de estudio

Se estudió la fenología reproductiva de las principales especies de cuatro comunidades vegetales distribuidas en un gradiente altitudinal (3,000-4,200 msnm) dentro del Parque Nacional Cofre de Perote: pinar mixto (3,000 msnm), bosque de *Abies religiosa* (3,400 msnm), bosque de *Pinus hartwegii* (3,800 msnm) y páramo de altura (4,200 msnm). Las características ambientales del sitio, la estructura, composición y diversidad de las comunidades se describen detalladamente en la Introducción general y en el Capítulo I de este trabajo.

4.2 Selección de especies

Las especies incluidas en el estudio fueron seleccionadas en base a los valores del IVI (Índice de Valor de Importancia). Se seleccionaron las 15 especies con mayor valor en cada comunidad, cinco de cada estrato. En caso de que en un estrato no existieran cinco especies, el faltante se tomó del estrato inmediatamente inferior. Las especies que resultaron seleccionadas en más de una comunidad, se estudiaron en donde se registro un mayor valor de importancia (Cuadro 1 y ver Capítulo 1).

Cuadro 1. Especies seleccionadas mediante el IVI, la comunidad en la que fueron monitoreadas y el estrato al que pertenecen: D=Dosel, S=Sotobosque y H=Herbáceo.

COMUNIDAD/ESPECIE	ESTRATO	COMUNIDAD/ESPECIE	ESTRATO
Pinar mixto		Bosque de <i>Abies religiosa</i>	
<i>Pinus patula</i>	D	<i>Abies religiosa</i>	D
<i>Pinus ayacahuite</i>	D	<i>Alnus jorullensis</i>	D
<i>Pinus montezumae</i>	D	<i>Ribes ciliatum</i>	S
<i>Quercus crassifolia</i>	D	<i>Senecio cinerarioides</i>	S
<i>Abies hickelii</i>	D	<i>Grossularia microphylla</i>	S
<i>Pernetia prostrata</i>	S	<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	S
<i>Acaena elongata</i>	S	<i>Buddleja cordata</i>	S
<i>Senecio barba-johannis</i>	S	<i>Alchemilla procumbens</i>	H
<i>Fuchsia microphylla</i>	S	<i>Stevia monardifolia</i>	H
<i>Rubus trilobus</i>	S	<i>Stipa ichu</i>	H
<i>Fleischmannia pycnocephala</i>	H	<i>Penstemon gentianoides</i>	H
<i>Helenium integrifolium</i>	H	<i>Geranium potentillaefolium</i>	H
<i>Arenaria reptans</i>	H	<i>Beschorneria yuccoides</i>	H
<i>Galium aschenbornii</i>	H	<i>Lupinus montanus</i>	H
<i>Alchemilla pecnitata</i>	H	<i>Roldana angulifolia</i>	H

Bosque de <i>Pinus hartwegii</i>		Páramo de altura	
<i>Pinus hartwegii</i>	D	<i>Juniperus monticola</i>	S
<i>Baccharis conferta</i>	S	<i>Berberis alpina</i>	S
<i>Vaccinium geminiflorum</i>	S	<i>Calamagrostis schiedeana</i>	H
<i>Calamagrostis schiedeana</i>	H	<i>Draba jorullensis</i>	H
<i>Calamagrostis rigens</i>	H	<i>Gnaphalium lavandulaceum</i>	H
<i>Ottoa oenanthoides</i>	H	<i>Draba nivicola</i>	H
<i>Senecio roseus</i>	H	<i>Robinsonecio gerberifolius</i>	H
<i>Festuca tolucensis</i>	H	<i>Castilleja tolucensis</i>	H
<i>Oxylobus arbutifolius</i>	H	<i>Lewisia megarhiza</i>	H
<i>Agrostis tolucensis</i>	H	<i>Senecio mairetianus</i>	H
<i>Eryngium proteaeflorum</i>	H	<i>Agrostis tolucensis</i>	H
<i>Cirsium jorullense</i>	H	<i>Arenaria bryoides</i>	H
<i>Sedum obcordatum</i>	H	<i>Gnaphalium liebmannii</i>	H
<i>Muhlenbergia macroura</i>	H	<i>Erysimum macradenium</i>	H
<i>Echeveria secunda</i>	H	<i>Sedum minimum</i>	H

4.3 Procedimiento en campo

Datos climáticos. Para determinar las posibles correlaciones entre la fenología reproductiva de las especies y las variables ambientales se obtuvieron datos de la estación climatológica número 00030175 ubicada en la comunidad de Tembladeras, municipio de Xico, (coordenadas 19°31'10" N y 097°07'05"O) la cual se encuentra a una altitud de 3,160 msnm. Además para tener información más precisa y cercana al sitio de estudio se instalaron cuatro pluviómetros, uno en cada comunidad en la que se trabajó (Cuadro 2). Los datos sobre las horas luz al día fueron obtenidas del programa Daylight Hours Explorer de la Universidad de Nebraska-Lincoln.

Cuadro 2. Localización y altitud en la que fueron instalados pluviómetros.

COMUNIDAD	LOCALIZACIÓN	ALTITUD
Pinar mixto	19° 32' 09.11" N; 97° 06' 16.88" O	3,029 msnm
Bosque de <i>Abies religiosa</i>	19° 31' 08.15" N; 97° 09' 23.65" O	3,518 msnm
Bosque de <i>Pinus hartwegii</i>	19° 30' 08.59" N; 97° 09' 11.46" O	3,890 msnm
Páramo de altura	19° 29' 40.06" N; 97° 09' 01.22" O	4,125 msnm

Datos fenológicos. La floración y fructificación de 60 especies fueron registradas durante un año (Septiembre 2012–Agosto 2013). Las observaciones se realizaron la primera semana de cada mes. Para registrar la floración y fructificación se estableció en cada comunidad un

transecto de entre 1-3 km de longitud, con un cambio en el gradiente altitudinal no mayor a 150 m. La ubicación de los transectos se determinó por observaciones de exploraciones previas, seleccionándose sitios característicos de cada comunidad y donde no existiera evidencia de algún grado de perturbación reciente, generalmente causada por la tala, el pastoreo, el fuego y la agricultura

En cada transecto se seleccionaron 10 individuos de cada una de las especies a estudiar. La distancia mínima entre individuos de la misma especie fue de 50 m. Cada individuo fue geo-referenciado y marcado para facilitar su posterior identificación. Para el dosel y el sotobosque los datos fenológicos fueron tomados de una manera semi-cuantitativa, en donde el ciclo reproductivo de las especies fue dividido de acuerdo al Cuadro 3. Para determinar la intensidad de cada fenofase se utilizó una escala del 0 al 4 que representa el porcentaje de la copa/follaje en la que se presenta cada una:

1. - - - Ausencia de la fenofase
2. - - - Presencia de la fenofase con una magnitud entre 1-25 %
3. - - - Presencia de la fenofase con una magnitud entre 26 -50 %
4. - - - Presencia de la fenofase con una magnitud entre 51-75 %
5. - - - Presencia de la fenofase con una magnitud entre 76-100 %

Cuadro 3. Fenofases a estudiar para coníferas: 1) Aparición de conos masculinos, 2) Dispersión de polen, 3) Conos femeninos receptivos y 4) Dispersión de semillas. Para latifoliadas las fenofases monitoreadas son: 1) Floración y 2) Fructificación.

COMUNIDAD	DOSEL	SOTOBOSQUE	HERBÁCEO
Pinar mixto	Coníferas y Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Cualitativa
Bosque de <i>A. religiosa</i>	Coníferas y Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Cualitativa
Bosque de <i>P. hartwegii</i>	Coníferas (Semi-cuantitativa)	Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Cualitativa
Páramo de altura	-----	Coníferas y Latifoliadas (Semi-cuantitativa)	Cualitativa

Para el estrato herbáceo los datos fueron tomados de una manera cualitativa, se tomó como floración el momento en que la flor se encontraba totalmente abierta y como fructificación cuando el fruto se encontraba maduro.

4.4 Análisis de datos

Datos climáticos. Las variables climáticas del periodo de estudio (Septiembre 2012 – Agosto 2013) y los datos históricos de la estación (1970-2011) se compararon con una prueba de t pareada para detectar posibles diferencias. Se obtuvo un climograma de las condiciones climatológicas del sitio y de los patrones de precipitación de los pluviómetros instalados.

Datos fenológicos. Se utilizó estadística circular para describir la floración y fructificación a nivel comunidad y por estratos. Los meses fueron convertidos a ángulos, en donde se asignaron 30° a cada mes (Septiembre, 0° ; Octubre, 30° ; Noviembre, 60° , etc.) y se calculó el ángulo medio ($\bar{\alpha}$), valor que indica la tendencia central de los datos. La concentración de las frecuencias alrededor del ángulo medio está dado por r , el valor de r no tiene unidades y va de cero (cuando existe tanta dispersión que el ángulo medio no puede ser detectado) y uno (cuando todos los datos están concentrados en la dirección del ángulo medio; Morellato *et al.*, 2010b). Para determinar si existían diferencias significativas entre el ángulo medio y el resto del año se utilizó la prueba de Rayleigh (Zar, 1999). Para comparar los patrones fenológicos a nivel comunidad, cuando los ángulos medios fueron significativos, se utilizó la prueba Watson-Williams para dos muestras (Morellato *et al.*, 2010b).

Se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman para determinar la relación entre el número de especies en floración y fructificación en las comunidades con la precipitación, temperatura y fotoperiodo a lo largo del año. Se utilizó la temperatura máxima registrada ya que fue la que resultó significativa. Para coníferas la liberación de polen se tomó como floración y la dispersión de semillas como fructificación.

Se estimó el Índice de intensidad o porcentual de Fournier para el dosel y sotobosque. Este método requiere que los datos de campo sean semi-cuantitativos y permite obtener el porcentaje de intensidad de las distintas fenofases en cada individuo. Para cada mes se sumaron los valores obtenidos para todos los individuos de cada especie y se dividió por el valor máximo posible, el valor obtenido se multiplicó por cien para tener una escala porcentual. Para el estrato herbáceo se estimó el Índice de Actividad (Bencke y Morellato, 2002). Se correlacionó el porcentual de Fourier o el Índice de Actividad de cada uno de los estratos con la precipitación, temperatura máxima y fotoperiodo.

Sincronía intraespecífica especies arbórea. El Índice de actividad se utilizó para analizar la fenología reproductiva de las principales especies del dosel. Este método tiene carácter cuantitativo cuando se trabaja a nivel poblacional, indica el porcentaje de individuos de la población que presentan una determinada fenofase (Bencke y Morellato, 2002; Cuadro 4). Se utilizaron los software SigmaStat y Oriana para realizar los análisis y gráficos.

Cuadro 4. Categorías de Índice de Actividad.

CATEGORIA	DESCRIPCIÓN
Asincronía	Menos del 20% de los individuos presentan estructuras reproductivas.
Baja sincronía	Del 21-60% de los individuos presentas estructuras reproductivas.
Alta sincronía	Más del 61% de los individuos presentan estructuras reproductivas.

5.RESULTADOS

5.1 Condiciones climáticas

El sitio de estudio tiene una marcada estación de lluvias (Junio a Septiembre) periodo durante el cual también se registran las temperaturas más altas del año (Figura 1). No hay diferencias significativas entre la precipitación ($t=0.51$, $p=0.61$) y la temperatura media ($t=1.1$, $p=0.25$) del periodo de estudio y los datos históricos de la estación.

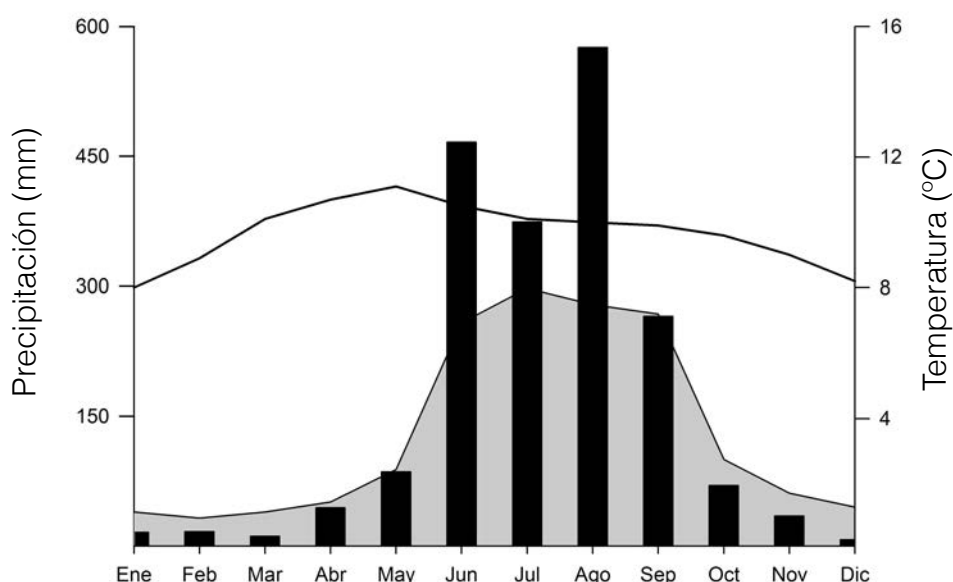


Figura 1. Valores de precipitación media mensual del periodo 1970-2011 (área gris), temperatura media mensual del periodo 1970-2011 (línea oscura) y precipitación registrada durante el periodo de estudio Septiembre 2012- Agosto 2013 (barras oscuras). Datos de la estación meteorológica localizada en Tembladeras, Veracruz, México, ubicada a los 19°31'10"N, 097°07'05"O y a los 3,160 msnm. Los datos se obtuvieron de la Comisión Nacional del Agua.

Los patrones de precipitación obtenidos de los pluviómetros instalados en cada comunidad vegetal son similares al reportado por la estación meteorológica (Figura 2). En el páramo de altura se registraron dos nevadas en el mes de Enero de 2013.

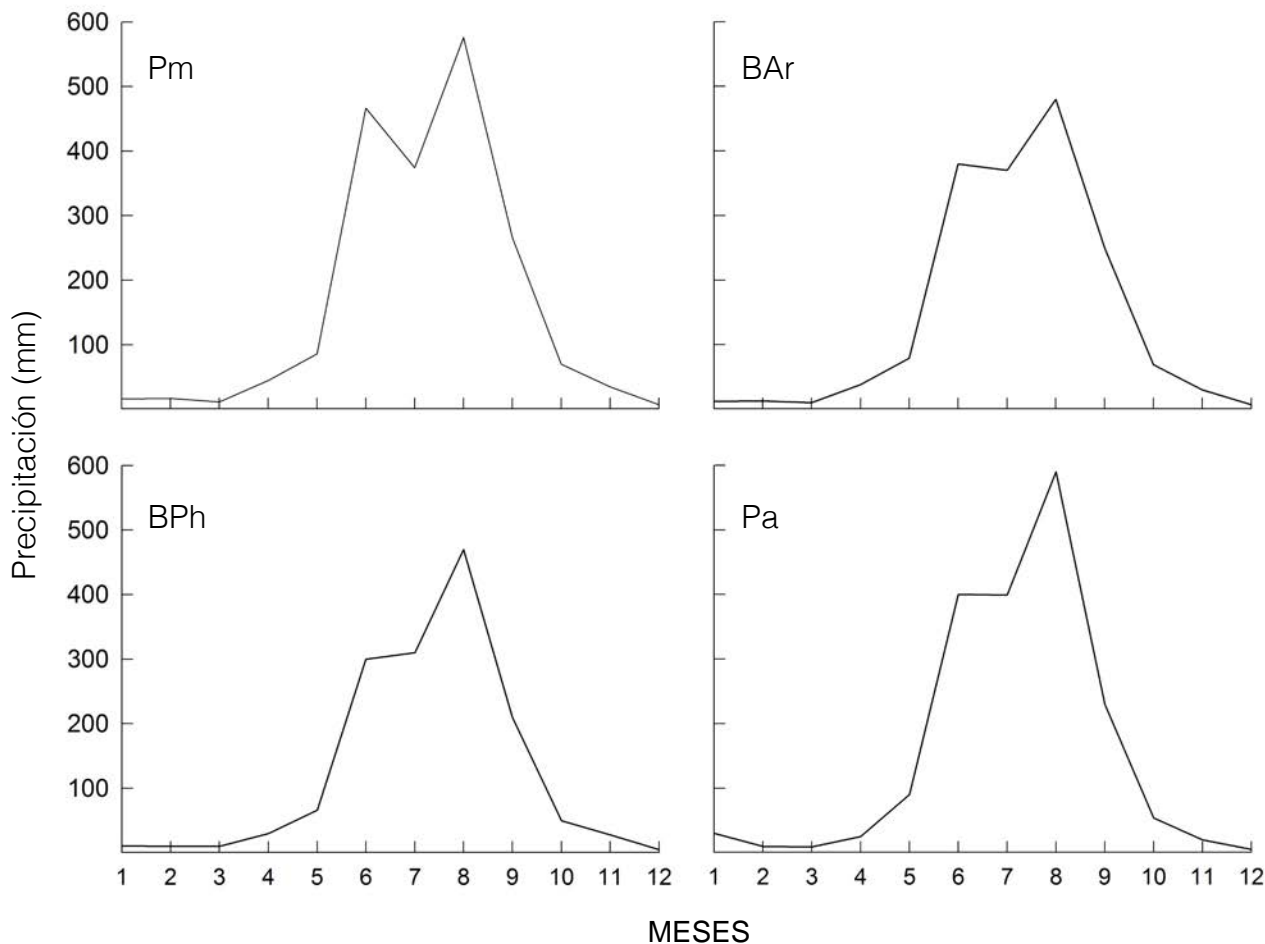


Figura 2. Patrones de precipitación mensual en el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 para: Pm=Pinar mixto (1,904 mm anuales), BAr=Bosque de *Abies religiosa* (1,440 mm anuales), BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* (1,264 mm anuales) y Pa=Páramo de altura (1,593 mm anuales). Los meses se indican con número (1:Enero, 2:Febrero, etc.).

5.2 Fenología reproductiva.

Pinar mixto.

Comunidad. Todas las especies tuvieron flor y fruto durante el periodo de muestreo. El ángulo medio para la floración corresponde al mes de junio y el de fructificación al mes de agosto (Figura 3A). La floración correlacionó con la temperatura ($r=0.84$, $P=0.001$) y el fotoperiodo ($r=0.75$, $P=0.003$) y la fructificación correlacionó con la precipitación ($r=0.62$, $P=0.02$, Cuadro 5).

Forma de vida. Las especies muestreadas están distribuidas equitativamente en los tres estratos estudiados (Figura 7). A continuación se describe por estrato: *Dosel*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de abril y el de fructificación al mes de marzo (Figura 3B). La floración correlacionó con la temperatura ($r=0.61$, $P=0.03$) y la fructificación no está correlacionada con ninguna variable ambiental (Cuadro 5). *Sotobosque*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de mayo y el de fructificación al mes de agosto (Figura 3C). La floración correlacionó con la temperatura ($r=0.76$, $P=0.002$) y la fructificación correlacionó con la precipitación y el fotoperiodo ($r=0.91$ y 0.72 , $P=0.0001$ y 0.006 , Cuadro 5). *Estrato herbáceo*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de julio y el de fructificación al mes de septiembre (Figura 3D). La floración correlacionó con la precipitación y el fotoperiodo ($r=0.89$ y 0.82 ; $P=0.0001$ y 0.0001) y la fructificación correlacionó con la precipitación ($r=0.57$, $P=0.04$, Cuadro 5).

Bosque de *Abies religiosa*.

Comunidad. Las 15 especies de esta comunidad tuvieron flor y fruto durante el periodo de estudio. El ángulo medio para la floración corresponde al mes de marzo y el de fructificación al mes de agosto, ninguno tuvo contraste estadístico (Figura 4A). La floración a nivel comunidad no correlacionó con ninguna de las variables ambientales, la fructificación correlacionó con la precipitación ($r=0.58$, $P=0.03$) y el fotoperiodo ($r=0.56$, $P=0.04$, Cuadro 5).

Forma de vida. El 13.2% de las especies muestreadas en esta comunidad pertenecen al dosel, el 33.3% al sotobosque y el 53.3% al estrato herbáceo (Figura 7). A continuación se describe por estrato: *Dosel*) El ángulo medio de floración corresponde al mes abril y el de fructificación al mes de marzo (Figura 4B). La floración no correlacionó con ninguna variable ambiental y la fructificación si se asoció con la precipitación pero de forma negativa ($r=-0.63$, $P=0.02$). *Sotobosque*) Los ángulos medios de floración y fructificación no tuvieron contraste estadístico y se encuentran en los meses de abril y junio respectivamente. La floración no se asoció con las variables ambientales y la fructificación se correlacionó con la precipitación ($r=0.59$, $P=0.03$), temperatura ($r=0.69$, $P=0.01$) y con el fotoperiodo ($r=0.73$, $P=0.005$). *Estrato herbáceo*) Los ángulos medios de floración y fructificación corresponden a octubre y noviembre y no tuvieron contraste estadístico (Figura 4), además la floración y la fructificación no correlacionaron con ningún parámetro ambiental (Cuadro 7).

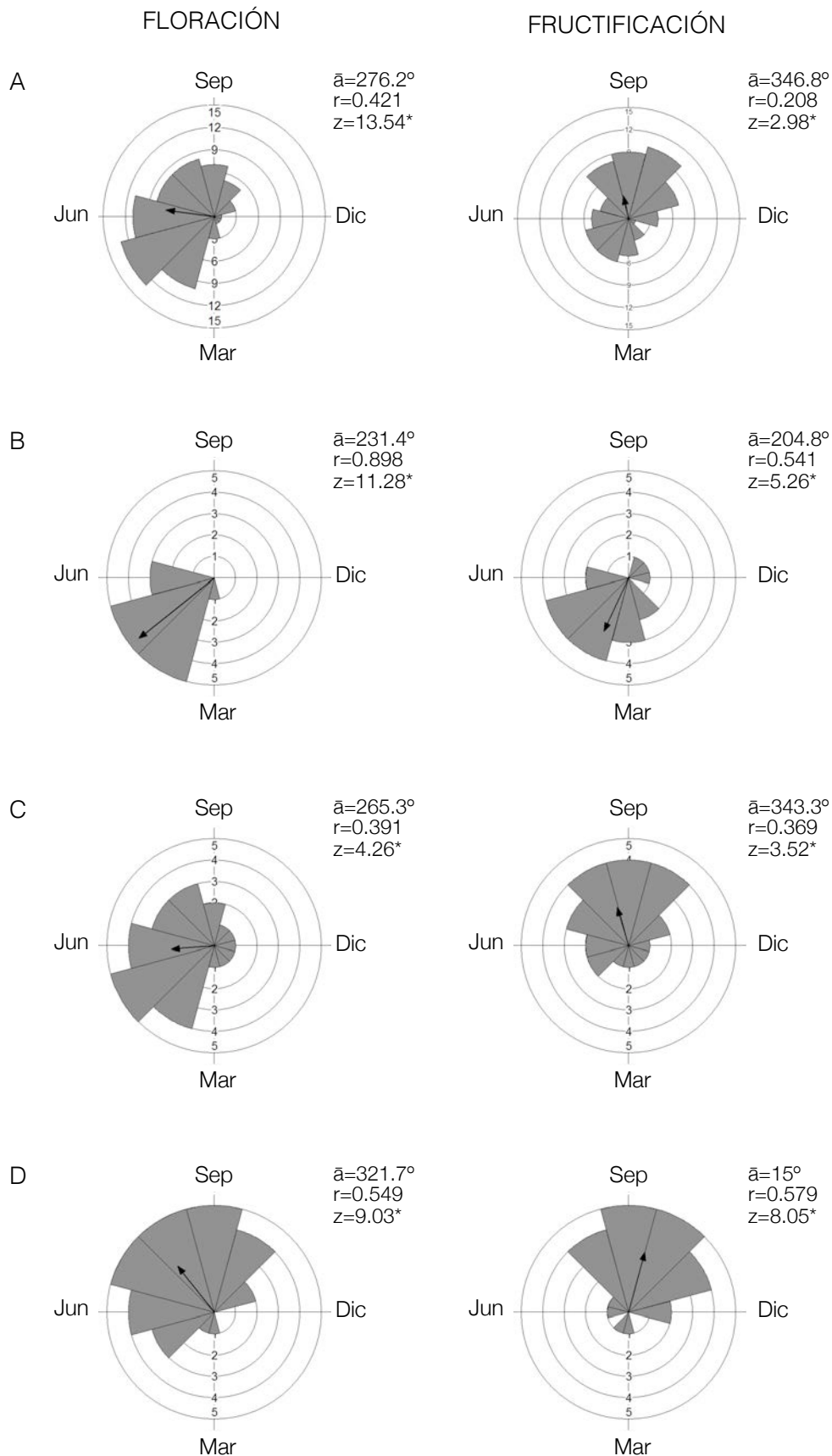


Figura 3. Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Pinar mixto: A=Comunidad, B=Dosel, C=Sotobosque y D=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular: \bar{a} =ángulo medio (0° a 30°:Septiembre, 30° a 60°:Octubre, 60° a 90°: Noviembre, etc.), r =concentración de las frecuencias alrededor del ángulo medio (flecha negra), z =significancia del ángulo medio dada por la prueba de Raleigh, * es $P < 0.05$

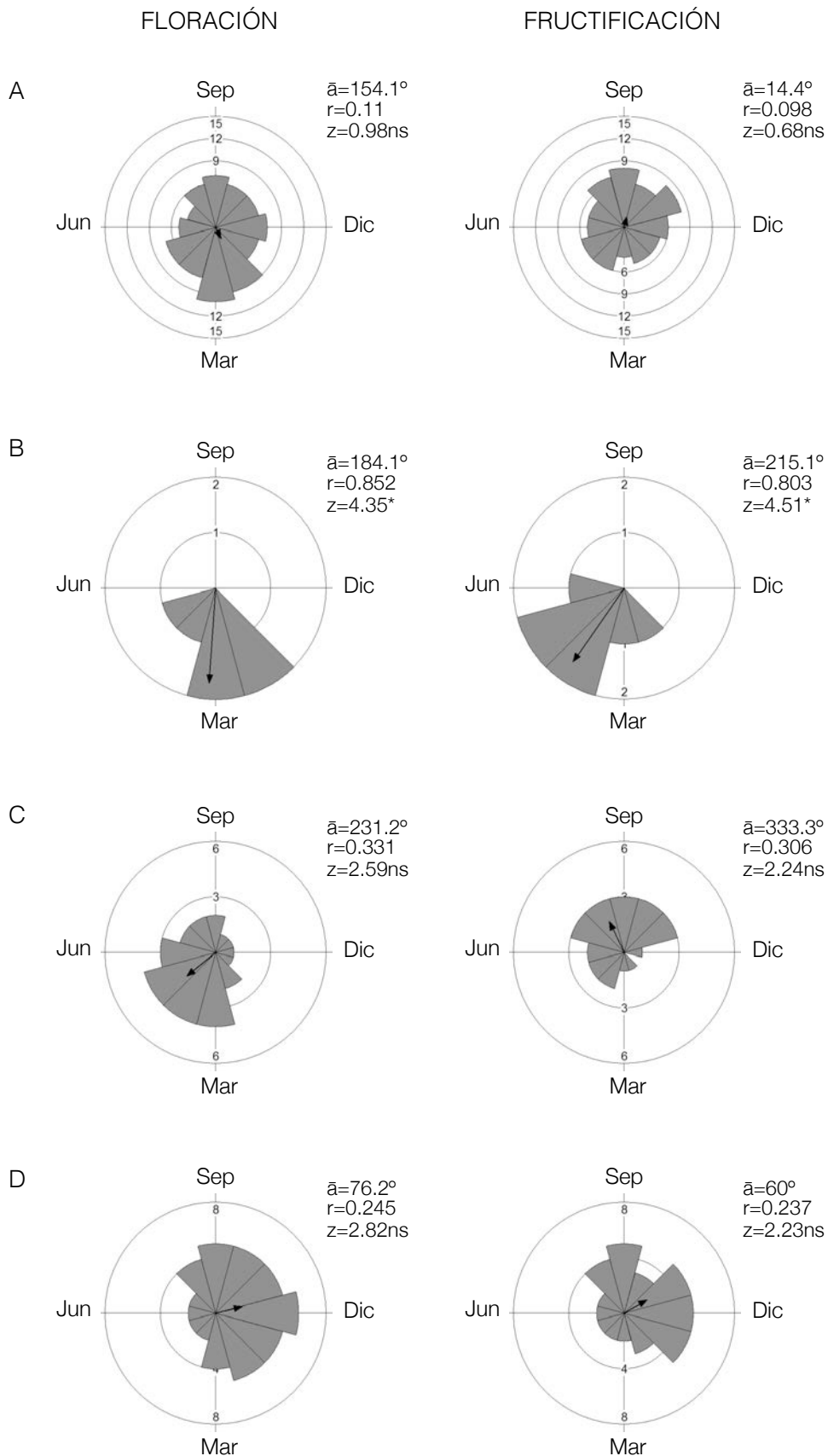


Figura 4. Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Bosque de *Abies religiosa*: A=Comunidad, B=Dosel, C=Sotobosque y D=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular: \bar{a} =ángulo medio (0° a 30° :Septiembre, 30° a 60° :Octubre, 60° a 90° : Noviembre, etc.), r =concentración de las frecuencias alrededor del ángulo medio (flecha negra), z =significancia del ángulo medio dada por la prueba de Raleigh, * es $P < 0.05$.

Bosque de *Pinus hartwegii*.

Comunidad. Todas las especies tuvieron flor y fruto durante el periodo de estudio. El ángulo medio para la floración y fructificación corresponden al mes de mayo, ninguno fue estadísticamente significativo. La floración y la fructificación están correlacionadas con la temperatura ($r=0.76$ y 0.58 ; $P=0.002$ y 0.04 correspondientemente), pero no hubo una relación entre la floración y fructificación con la precipitación y el fotoperiodo (Cuadros 5 y 6).

Forma de vida. El 6.7% de las especies monitoreadas pertenecen al dosel, el 13.3% al sotobosque y el 80% al estrato herbáceo (Figura 7). *Dosel*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de mayo y el ángulo medio de fructificación corresponde al mes de marzo, además la floración se correlacionó con la temperatura ($r=0.69$, $P=0.01$) y la fructificación se asoció de forma negativa con la precipitación ($r=-0.56$, $P=0.04$). *Sotobosque*) Los ángulos medios de floración y la fructificación, junio y julio respectivamente, no tuvieron contraste estadístico, además ninguna de estas fenofases se asociaron con las variables ambientales. *Estrato herbáceo*) Las hierbas mostraron un comportamiento similar al sotobosque.

Páramo de altura.

Comunidad. Todas las especies tuvieron flor y el 93% tuvieron fruto. El ángulo medio para la floración y fructificación corresponde al mes de noviembre, aunque para la floración se observa un pico en el mes de septiembre y para la fructificación en el mes de octubre (Figura 6A). No se encontró relación entre la floración y alguna de las variables ambientales y la fructificación correlacionó negativamente con la temperatura ($r=-0.68$, $P=0.01$).

Forma de vida. El 13.2% de las especies estudiadas son arbustos y el 86.8% hierbas (Figura 7). *Sotobosque*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de marzo y el ángulo medio de fructificación al mes de julio (Figura 6B). La floración correlacionó de forma negativa con la precipitación ($r=-0.68$, $P=0.01$) y la fructificación correlacionó con la precipitación ($r=0.87$, $P=0.001$) y con el fotoperiodo ($r=0.65$, $P=0.01$). *Estrato herbáceo*) El ángulo medio de floración corresponde al mes de octubre y el de fructificación al mes de noviembre (Figura 6C). No hubo asociación entre la floración y las variables ambientales, mientras que la fructificación estuvo correlacionada negativamente con la temperatura ($r=0.63$, $P=0.02$, Cuadro 5).

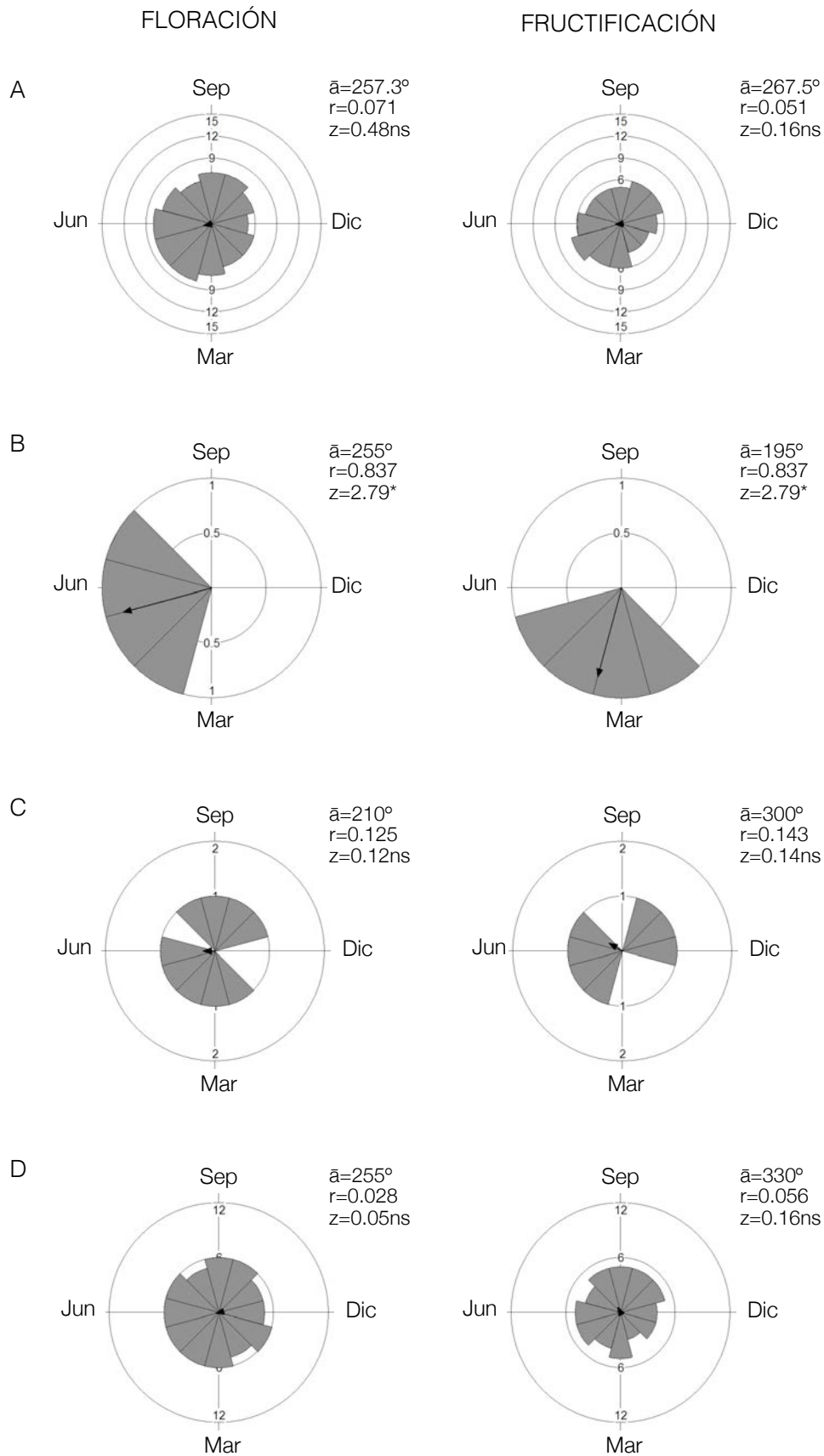


Figura 5. Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en bosque de *Pinus hartwegii*: A=Comunidad, B=Dosel, C=Sotobosque y D=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular: \bar{a} =ángulo medio (0° a 30°:Septiembre, 30° a 60°:Octubre, 60° a 90°: Noviembre, etc.), r=concentración de las

FLORACIÓN

FRUCTIFICACIÓN

r la

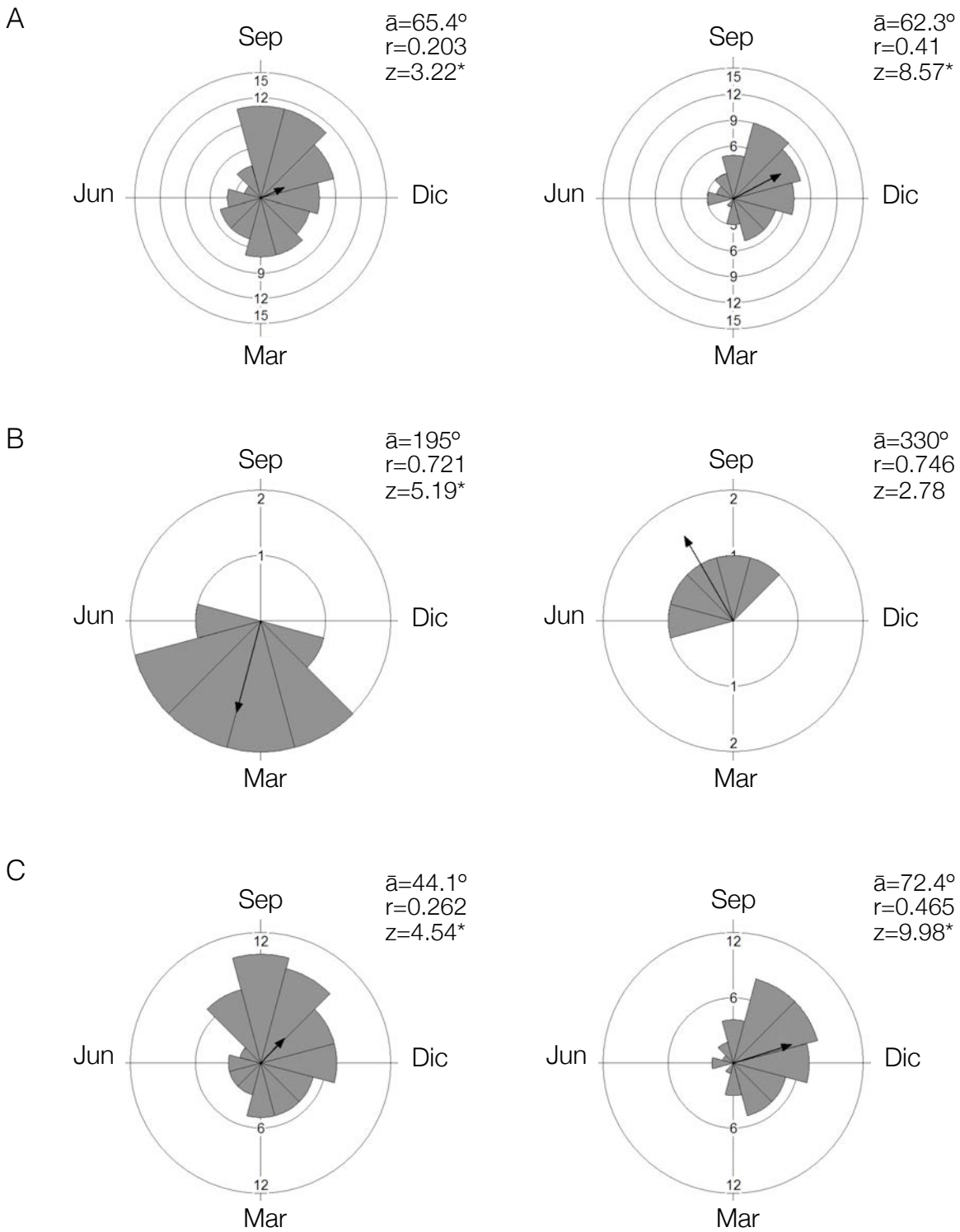


Figura 6. Distribución de la frecuencia absoluta de especies en floración y fructificación durante el periodo Septiembre 2012-Agosto 2013 en Páramo de altura: A=Comunidad, B=Sotobosque y C=Estrato herbáceo. Se presentan los valores de estadística circular: $\bar{\alpha}$ =ángulo medio (0° a 30°:Septiembre, 30° a 60°:Octubre, 60° a 90°: Noviembre, etc.), r=concentración de las frecuencias alrededor del ángulo medio (flecha negra), z=significancia del ángulo medio dada por la prueba de Raleigh, * es $P < 0.05$

Comparación entre comunidades. Se utilizó la prueba de Watson-Williams para comparar los patrones fenológicos comunitarios en el gradiente altitudinal. Se excluyeron los bosques de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* ya que sus ángulos medios no fueron significativos, es decir, en estas comunidades no se puede rechazar la hipótesis nula de que la floración y fructificación están distribuidas uniformemente durante todo el año (Figuras 4 y 5).

El resultado de la prueba pinar mixto vs. páramo de altura, no aportó diferencias entre los ángulos medios de floración ($F=0.679$, $P=0.41$) y fructificación ($F=0.931$, $P=0.34$).

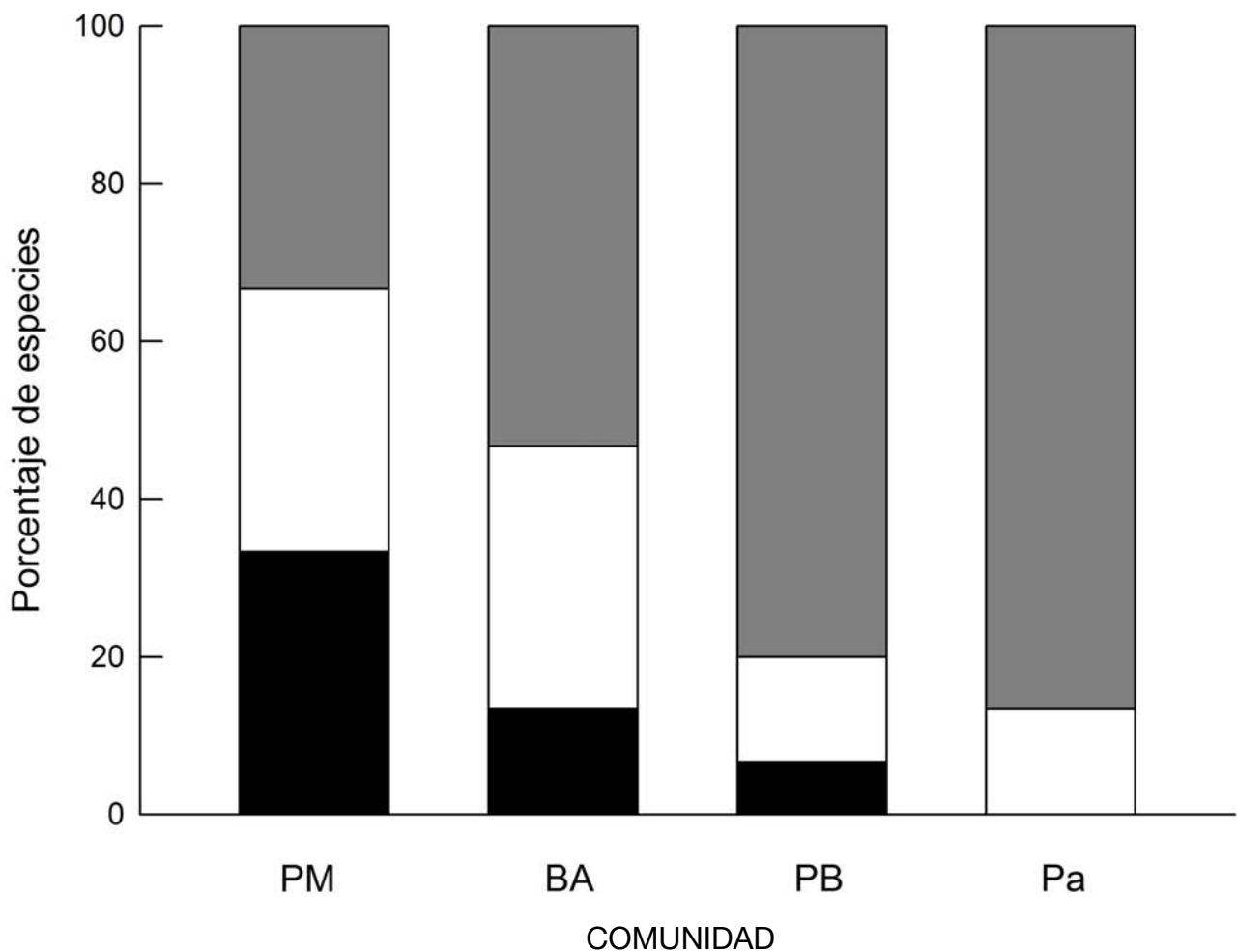


Figura 7. Frecuencia relativa de formas de vida (Árboles o dosel: barras negras, arbustos o sotobosque: barras blancas y hierbas: barras grises) de especies estudiadas en el Parque Nacional Cofre de Perote. Pm=Pinar mixto, BA=Bosque de *Abies religiosa*, BPh=Bosque de *Pinus hartwegii* y Pa=Páramo de altura

Cuadro 5. Coeficiente de correlación de Spearman entre el número de especies en floración y fructificación mensual (comunidad) o entre el porcentual de Fournier de los distintos estratos de las cuatro comunidades vs. precipitación mm² (P), temperatura máxima °C (T) y fotoperiodo (F) para el mismo mes, *P< 0.05.

	FLORACIÓN			FRUCTIFICACIÓN		
	P	T	F	P	T	F
Pinar mixto						
Comunidad	0.33	0.84*	0.75*	0.62*	0.26	0.51
Dosel	-0.31	0.61*	0.13	-0.42	0.46	-0.07
Sotobosque	0.00	0.76*	0.48	0.91*	0.34	0.72*
Herbáceo	0.89*	0.48	0.82*	0.57*	-0.18	0.21
B. de <i>Abies religiosa</i>						
Comunidad	-0.4	0.17	-0.21	0.58*	0.17	0.56*
Dosel	-0.55	0.17	-0.23	-0.63*	0.30	-0.22
Sotobosque	-0.33	0.55	0.15	0.59*	0.69*	0.73*
Herbáceo	-0.24	-0.37	-0.30	0.47	-0.20	0.36
B. de <i>Pinus hartwegii</i>						
Comunidad	0.04	0.76*	0.38	-0.02	0.58*	0.19
Dosel	0.01	0.69*	0.46	-0.56*	-0.21	-0.44
Sotobosque	-0.07	0.31	0.06	0.02	0.44	0.27
Herbáceo	-0.02	0.03	0.08	0.29	-0.17	-0.15
Páramo de altura						
Comunidad	-0.07	-0.5	-0.4	-0.05	-0.68*	-0.4
Sotobosque	-0.68*	0.19	-0.34	0.87*	0.15	0.65*
Herbáceo	0.05	-0.55	-43	-0.09	-0.62*	-0.55

5.3 Sincronía intraespecífica de especies arbóreas.

La floración de la mitad de las ocho especies de árboles fue muy sincrónica, el resto se comportó de una manera poco sincrónica. Todas las especies son anemófilas y presentaron un periodo de floración intermedio de entre dos y cinco meses. En cuanto a la fructificación solo dos especies tuvieron una alta sincronía (*Abies hickelii* y *Pinus patula*) mientras las seis restantes son poco sincrónicas (Cuadro 8).

Cuadro 6. Valores del Índice de actividad para la floración y fructificación de las especies leñosas estudiadas. Pm=Pinar mixto, BAr=Bosque de *Abies religiosa* y BPh=Bosque de *Pinus hartwegii*. Los meses se indican con número (1:Enero, 2:Febrero, etc.). Las categorías del Índice de actividad son asincrónico (<20%), poco sincrónico (>20 pero <60%) y muy sincrónico (>60%). Para coníferas floración= liberación de polen y fructificación=dispersión de semillas.

ESPECIES	COMUNIDAD	FLORACIÓN	FRUCTIFICACIÓN	Índice de Actividad (%) Floración/Fructificación
<i>Abies hickelii</i>	Pm	4-6	1-4	70/70
<i>Abies religiosa</i>	BAr	3-4	1-4,12	90/60
<i>Alnus jorullensis</i>	BAr	1-3	3-5	50/40
<i>Pinus ayacahuite</i>	Pm	3-6	1-4	80/60
<i>Pinus hartwegii</i>	BPh	4-7	1-3	50/50
<i>Pinus montezumae</i>	Pm	3-5	2-5	60/40
<i>Pinus patula</i>	Pm	3-4	3-5	80/80
<i>Quercus crassifolia</i>	Pm	3-4	9-11	50/30

En la mayoría de las especies de coníferas el pico de liberación de polen coincidió con el pico de aparición de conos femeninos receptivos, en *P. hartwegii* se observa un desfase entre el pico de estas dos fenofases lo que se puede traducir como un bajo éxito reproductivo (Figura 6).

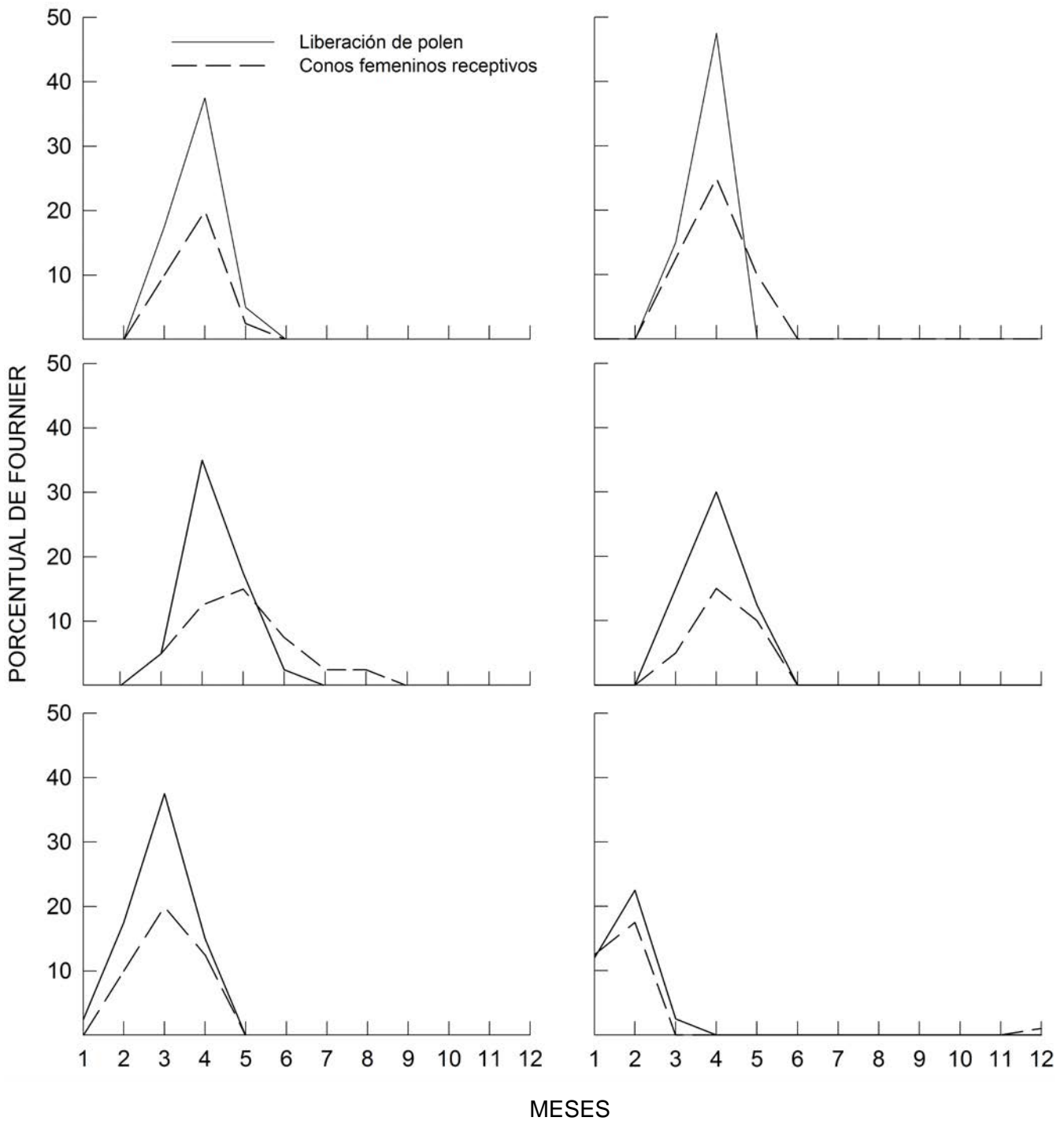


Figura 8. Sincronía entre la liberación de polen y la aparición de conos femeninos receptivos en: (A) *Pinus ayacahuite*, (B) *Pinus patula*, (C) *Pinus hartwegii*, (D) *Pinus montezumae*, (E) *Abies hickellii* y (F) *Abies religiosa*. Los meses se indican con numero (1: Enero, 2: Febrero, etc).

6. DISCUSIÓN

6.1 Condiciones climáticas

La mayoría de los resultados de estudios fenológicos dependen de las condiciones climáticas en el sitio de estudio durante el tiempo de muestreo, por lo que extrapolar o inferir conclusiones generales puede ser riesgoso (Mehltreter, 2008). No se encontraron diferencias significativas entre las condiciones climatológicas del año de estudio y las condiciones históricas aun cuando la cantidad de precipitación varía, los meses del periodo de lluvias coinciden. Los resultados presentados son exclusivos para el periodo de Septiembre 2012-Agosto 2013. Este estudio permite establecer información básica para realizar estudios a mediano o largo plazo que permitan inferir y contrastar temporalmente los cambios fenológicos.

Se obtuvieron datos de precipitación específicos para cada comunidad, los presentados para el páramo de altura son de gran importancia para este y futuros estudios ya que no existen datos publicados de precipitación a esa altitud en el país (4,125 msnm). Se observó que después de finalizado el monitoreo en campo las precipitaciones continuaron hasta el mes de Noviembre (2013) y la duración de la floración de algunas de las especies herbáceas se presentó por más tiempo, por lo que es importante realizar investigaciones con una duración mayor a un año con la finalidad de encontrar patrones generales.

6.2 Fenología reproductiva

Comunidades. En el pinar mixto la floración se correlacionó positivamente con la temperatura y el fotoperiodo, lo cual difiere con lo reportado por Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez (2007) para un bosque templado en el estado de Michoacán, en donde la precipitación es el factor ambiental que más influyó en la floración a nivel comunidad. La fructificación se correlacionó con la precipitación, lo que también difiere con lo encontrado por los mismos Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez (2007), quienes reportan que la fructificación se presentó a inicios de sequía. El ángulo medio de la floración y fructificación fueron significativos, sin embargo, los valores del vector r muestran una baja estacionalidad en la fenología reproductiva comunitaria (Morellato *et al.*, 2010b), aunque estos valores son mayores que los encontrados para otros bosques neotropicales (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007).

Las diferencias encontradas con otros estudios realizados en bosques con una

composición similar se deben principalmente a el número de especies monitoreadas en cada estrato, por ejemplo: Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez (2007) monitorearon un mayor número de especies en comparación con el presente estudio, sin embargo la mayoría de estas tenían una forma de vida herbácea, por lo que los patrones que encontraron a nivel comunidad y su relación con las factores ambientales están altamente influenciados por la respuesta del estrato herbáceo, en cambio en el presente estudio el número de especies en monitoreado en cada estrato es equitativo, por lo que los resultados a nivel comunidad no influenciados por algún estrato en particular.

La floración a nivel comunidad en el bosque de *Abies religiosa* no se relacionó con ninguna variable ambiental, pero la fructificación si se asoció con la precipitación lo que es opuesto a lo que Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez (2007) registraron, donde las especies fructificaban al inicio de la sequía, probablemente por el alto número de especies herbáceas que monitorearon. Para el bosque de *Pinus hartwegii* no existen antecedentes de estudios fenológicos. Los ángulos medios de floración y fructificación en los bosques de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii* no tuvieron contraste estadístico, lo cual probablemente se debe a que una gran parte de las especies monitoreadas en el sotobosque y estrato herbáceo tienen una fenología reproductiva continua o sub-anual (Newstrom *et al.*, 1994) y esto hace que la floración y fructificación se distribuyan uniformemente durante el año. Es importante mencionar que en el dosel de ambas comunidades, compuesto por *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* respectivamente, si existe una estacionalidad muy marcada en la liberación de polen y semillas, eventos que se presentan durante la época de sequía.

En el páramo de altura a pesar de que el ángulo medio de floración es significativo, no se encontró relación entre esta fenofase y alguna de las variables ambientales. La fructificación esta correlacionada negativamente con la temperatura lo que difiere con las otras tres comunidades estudiadas. No existen antecedentes de estudios fenológicos para esta comunidad, sin embargo, estudios realizados en una latitud mayor (Forrest *et al.*, 2010) han encontrado que en praderas sub-alpinas el derretimiento de la nieve esta relacionado directamente con el inicio de la floración de algunas especies, en el sitio de estudio no se observó cambios en la fenología reproductiva de ninguna especie como consecuencia de las nevadas registradas. Hay que aclarar que la cantidad de precipitación en forma de nieve y la duración de esta en el suelo en el Cofre de Perote no es comparable con la reportada por Forrest *et al.*, (2010) en las montañas rocallosas. Nautiyal *et al.*, (2001) reportan que en una

pradera alpina, en los Himalayas, la mayoría de las especies presentan flor en temporada de lluvias, lo que difiere en menor medida con lo observado en el presente estudio donde el mayor número de especies en flor se encontró a finales de lluvias y principios de sequía.

Comparación entre comunidades. Al no ser significativos los ángulos medios de floración y fructificación de los bosques de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*, es difícil encontrar evidencia sobre si el gradiente altitudinal en el que se distribuyen las comunidades estudiadas afecta o no afecta la estacionalidad de estas. Si se toman en cuenta las comunidades en las que el ángulo medio es significativo se puede observar una tendencia en la que a mayor altitud más tarde en el año se encuentra el ángulo medio de floración y fructificación (Figura 3A y 6A). Esta tendencia debe tomarse con cautela debido a la carencia de contraste estadístico, ya que no se puede descartar que esto sea efecto de eventos asociados al azar.

Forma de vida. Todas las especies monitoreadas en el dosel son anemófilas. Numerosos estudios han encontrado que el factor que más influye en la floración de especies arbóreas polinizadas por el viento es la ausencia de precipitación (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011). En el presente estudio el contraste estadístico entre la floración del dosel y la precipitación difirió en cada comunidad, sin embargo, todas las especies iniciaron la liberación de polen durante la época de sequía (Figura 3B, 4B, 5B, 8 y Cuadro 6), lo que concuerda con lo reportado para otras especies de árboles de bosques templados en México (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Cortés-Flores *et al.*, 2011). Además, los valores obtenidos para el vector r indican un alto grado de estacionalidad en la floración y fructificación del dosel de las tres comunidades que presentan este estrato (Figura 3B, 4B y 5B).

El tiempo y la intensidad de fructificación dependen de la floración, pero también esta influenciada por variables ambientales que permitan la dispersión y establecimiento de semillas (Ibarra-Manríquez, 1991). Varios autores han encontrado que la liberación de semillas de las especies anemócoras se produce durante la época más seca del año (Vilchez *et al.*, 2008; Cortés-Flores *et al.*, 2012), comportamiento que muestran la mayoría de las especies del dosel, las cuales liberan semillas a la mitad y final de la temporada de sequía que ocurre de diciembre a mayo. Sin embargo, *Quercus crassifolia* contrastó en su

respuesta pues es una especie autócora, la fecha en que inicio su dispersión es similar a la reportada en otros trabajos (Cortés-Flores *et al.*, 2012), la cual ocurre a finales de lluvias y principios de la sequía (Figura 3B).

No hubo un patrón general de floración de las especies arbustivas y como han encontrado numerosos estudios (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011), ésta fenofase se presento a lo largo del año en dos comunidades (bosque de *Abies religiosa* y bosque de *Pinus hartwegii*). En el pinar mixto se encontró que existe un pico de floración en el mes de mayo, sin embargo el valor de r indica una baja estacionalidad. En el páramo de altura la floración correlacionó de forma negativa con la precipitación, lo cual puede ser consecuencia de que una de las dos especies estudiadas en este estrato es anemófila (*Juniperus monticola*) y este tipo de polinización esta influenciado por la ausencia de lluvia (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Bello-González, 1994; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011). En cuanto la fructificación, se encontró que en tres comunidades (pinar mixto, bosque de *Abies religiosa* y páramo de altura) está correlacionada con la precipitación y el fotoperiodo, lo cual podría deberse a que las semillas de estos arbustos requieren altos valores de precipitación y luz para su germinación. En el sotobosque del bosque de *P. hartwegii* se monitorearon únicamente dos especies y se encontró que existen dos picos de floración y fructificación en el año, cada pico corresponde a una especie: los picos de floración y fructificación en temporada de sequía corresponden a *Baccharis conferta* especie anemócora y los picos de floración y fructificación en temporada de lluvias corresponden a *Vaccinium geminiflorum* especie zoocora (Figura 5C).

La fenología reproductiva de las herbáceas se caracteriza por estar relacionada con la precipitación (Croat, 1975; Ramírez, 2002; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007). En el presente estudio no hubo un patrón de floración general para las comunidades. Una explicación en este sentido es que los pastos son las especies predominantes en algunas comunidades y no suelen tener una estacionalidad muy delimitada en sus eventos reproductivos (Ramírez, 2002), lo que no permite detectar relación entre la fenofases estudiadas y los factores ambientales. Un claro ejemplo de esto es el pinar mixto, donde se monitorearon solamente especies de hierbas anuales y si existió una correlación entre la floración y fructificación con la precipitación, además de que el ángulo medio calculado para

ambas fenofases es significativo y los valores de r indican una alta estacionalidad durante la temporada de lluvias (Figura 3D), resultado que concuerda por lo reportado por Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez (2007) para otro bosque templado de México. En el páramo de altura el pico de floración de las especies herbáceas (Septiembre) difiere con el reportado por Nautiyal *et al.*, (2001) para una pradera alpina en los Himalayas, en donde la mayoría de las especies presentan flor entre Junio y Agosto.

6.3 Sincronía intraespecífica de especies arbóreas

Todas las especies de árboles muestreadas son anemófilas y anemócoras, excepto *Quercus crassifolia* que es autocora. Estos tipos de polinización y dispersión tienen un alto grado de sincronía intraespecífica y sus periodos floración y fructificación son cortos o intermedios (Ramírez-García y Nepamuceno-Martínez, 1986; Ávila-Bello, 2000; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manriquez, 2007; Cortés-Flores *et al.*, 2011).

De acuerdo a las categorías del Índice de Actividad, la floración de la mitad de las especies de árboles muestreadas fue muy sincrónica (*Abies hickelii*, *Abies religiosa*, *Pinus ayacahuite* y *Pinus patula*), la otra mitad fue poco sincrónica (*Alnus jorullensis*, *Pinus hartwegii*, *Pinus montezumae* y *Quercus crassifolia*). En cuanto a la fructificación, dos especies fueron muy sincrónicas (*Abies hickelii* y *Pinus patula*), las otras seis son poco sincrónicas.

En este sentido, todas las especies tienen un periodo de floración intermedio (Newstrom, 1994), aunque se delimitan tres grupos por los meses de amplitud de floración: 1) *Pinus patula*, *Quercus crassifolia* y *Abies religiosa* con 2 meses de duración; 2) *Abies hickelii*, *Alnus jorullensis* y *Pinus montezumae* con 3 meses y 3) *Pinus ayacahuite* y *Pinus hartwegii* con 4 meses.

La fenología reproductiva de las coníferas es generalmente supra-anual (Newstrom *et al.*, 1994), el ciclo reproductivo que va desde desde la formación de conos hasta la liberación de semillas dura cerca de 24 meses y existen los denominados “años semilleros” en los cuales la producción de flores y semillas es mayor a la de otros años (Vela, 1999). Por la intensidad en que se presentaron la liberación de semillas y la producción de conos masculinos, el 2012 probablemente fue año semillero para *Abies religiosa*. En las especies

del genero *Pinus* se observó liberación de semillas casi siempre en menos del 50% de la copa, se requieren estudios de mediano y largo plazo para definir que años son semilleros y su asociación con las condiciones ambientales.

En la mayoría de las especies de coníferas estudiadas el pico de liberación de polen coincidió con el pico de aparición de conos femeninos receptivos (Figura 8). La sincronía entre estas fenofases es una respuesta a señales o disparadores ambientales próximos como la ausencia de precipitación, temperatura y radiación solar y factores últimos como la necesidad de reproducción cruzada (Vilchez *et al.*, 2008). En *P. hartwegii* existe un desfase entre el pico de liberación de polen y el de aparición de conos femeninos receptivos. Herrerías-Diego *et al.*, (2006), afirman que el aislamiento causado por la fragmentación de bosques y la baja sincronía en la floración causan la reducción de poblaciones naturales y afectan el éxito reproductivo de la mayoría de las especies de plantas. En este contexto Iglesias *et al.*, (1999) mencionan que *Pinus hartwegii* tiene problemas de reproducción en el Cofre de Perote y esta puede ser una de sus explicaciones.

Sin embargo, lo observado en la distribución de clases diamétricas y la densidad de plántulas encontradas para *P. hartwegii* (ver Capítulo I) no son características de una población a la baja. Los resultados obtenidos en el Capítulo I pueden ser consecuencia del éxito reproductivo de un año semillero, por lo que la baja intensidad y sincronía registrada este año se vera reflejada en una menor producción de semillas y por lo tanto una menor densidad de plántulas en el futuro, ya que como mencionan Vilchez *et al.*, (2008), los patrones de diseminación y brote de plántulas dependen de los patrones de floración y fructificación. Se requiere realizar un estudio en *P. hartwegii* con un tamaño de muestra más amplio y en diferentes altitudes, además de contrastar entre edades para evaluar el éxito reproductivo de esta población.

La temporalidad en la que ocurre la liberación de polen en la mayoría de las especies es similar a la de otras regiones del país, exceptuando *A. hickelii* en la que esta fenofase se presenta antes que en la población del Pico de Orizaba. En cuanto a la ocurrencia de dispersión de semillas fue notorio la amplia variabilidad que existe entre las poblaciones de distintas zonas geográficas y se observa una tendencia en la que en la zona de estudio este evento se retrasa en *Pinus ayacahuite*, *Pinus montezumae* y *Pinus patula* (Cuadro 6 y 7). Lo anterior puede ser consecuencia de: 1) altos niveles de humedad ambiental, se ha reportado

que los vientos húmedos y la precipitación retrasan la apertura de los conos de estas especies (Niembro-Rocas,1986); 2) efecto de la altitud y latitud, existen reportes que los conos de árboles localizados en el extremo sur de su rango natural de distribución y en lugares de baja altitud tienden a madurar antes (Cuadro 7, Niembro-Rocas,1986) y 3) efecto del cambio climático, se ha reportado que las bajas temperaturas en invierno son un requerimiento para el inicio de algunos eventos fenológicos y si estas bajas temperaturas no se presentan antes del fin del invierno la aparición de eventos como la floración se retrasa, por lo que el proceso normal de fructificación y liberación de semillas tiende a comportarse de manera similar (Andrew *et al.*, 2012).

Es necesario realizar estudios en diferentes áreas geográficas para entender como los patrones fenológicos cambian a nivel especie o comunidad en diferentes latitudes y altitudes. Este conocimiento es fundamental para el manejo y conservación de especies (al relacionarse con las tasas de regeneración) y para entender cambios futuros como las posibles consecuencias del cambio climático (Mehltreter, 2008).

Cuadro 7. Antecedentes de estudios fenológicos reproductivos para las especies estudiadas, el sitio donde se realizaron y las fechas en que fueron observadas las distintas fenofases. Los meses se indican con número (1:Enero, 2:Febrero, etc.).

ESPECIE	Autores	Sitio	Altitud (msnm)	Tipo de Vegetación	Formación de conos masculinos	Liberación de polen	Conos femeninos receptivos	Dispersión de semillas
<i>A. hickelii</i>	Ávila-Bello, 2000	Pico de Orizaba, Veracruz	3,200	Bosque de <i>Abies</i>	3-7	7-9	7-9	2-4
<i>A. religiosa</i>	Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007	Michoacán	+3,000	Bosque de <i>Abies</i>	--	3-5	--	1-4
<i>A. jorullensis</i>	Cortés-Flores <i>et al.</i> , 2011	Michoacán	3,000	<i>Quercus-Pinus</i>	--	1-3	--	3-5
<i>P. ayacahuite</i>	Ramírez-García y Nepamuceno Martínez, 1986	“Los Altos” Chiapas	2,400	Bosque de <i>Pinus</i>	3-5	5	5	9-10
<i>P. montezumae</i>	Ramírez-García y Nepamuceno Martínez, 1986	“Los Altos” Chiapas	2,400	Bosque de <i>Pinus</i>	3-5	5-6	4-5	12-1
<i>P. patula</i>	Vela, 1999	--	--	--	1-3	3	--	12-1

7. CONCLUSIONES

Las comunidades vegetales estudiadas presentaron una baja (pinar mixto y páramo de altura) o una nula (bosque de *A. religiosa* y bosque de *P. hartwegii*) estacionalidad. En general hubo mayor relación entre la floración y la temperatura, y entre la fructificación y precipitación. Resulta difícil que el patrón encontrado a nivel comunidad este dado por la sincronía de los tres estratos ya que se trata de especies con distinta forma de vida. Para el caso del pinar mixto el pico de floración en secas esta dado principalmente por el dosel y sotobosque, mientras que el pico de fructificación en época de lluvia esta dado por el sotobosque y estrato herbáceo. En el páramo de altura el pico de fructificación de octubre a noviembre esta dado principalmente por las especies herbáceas, que aumentan la producción de frutos al descender la temperatura. Para el caso de los bosques de *A. religiosa* y *P. hartwegii*, donde la estacionalidad no fue estadísticamente significativa, si se observa en el dosel un pico en floración y fructificación en la época de secas (debido a la dominancia de especies anemófilas y anemócoras), sin embargo la baja estacionalidad en el sotobosque y estrato herbáceo no permiten que se observe un patrón general cuando se trabaja a nivel comunidad.

No se encontró evidencia suficiente de que el gradiente altitudinal afecte la estacionalidad de las comunidades, aunque se observó una tendencia en la que a mayor altitud los picos de floración y fructificación se presentan mas tarde en el año. Es importante destacar que además del síndrome de polinización y dispersión, la forma de vida influye en la fenología reproductiva de las especies. Los pastos mostraron poca estacionalidad en la aparición de sus eventos reproductivos.

La floración de la mitad de las ocho especies de árboles fue muy sincrónica, el resto se comportó de una manera poco sincrónica. En cuanto a la fructificación solo dos especies tuvieron una alta sincronía mientras las seis restantes son poco sincrónicas. En todas las especies excepto *P. hartwegii* el pico de liberación de polen coincidió con el pico de aparición de conos femeninos receptivos.

La temporalidad de la floración de la mayoría de las especies arbóreas es similar a la de otras regiones del país, exceptuando *A. hickelii*. En la ocurrencia de la fructificación fue notorio la amplia variabilidad entre las poblaciones de distintas zonas geográficas.

8. REFERENCIAS

- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 256-267.
- Ávila-Bello, C. H. 2000. Ecología poblacional de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz. Colegio de Postgraduados. Informe SNIB-CONABIO No. L172. México D. F.
- Bello-González, M. A. 1988. Consideraciones fenológicas para estudios fenológicos en bosques templados de coníferas. *Ciencia Forestal* 64:89-109.
- Bello-González, M. A. 1994. Fenología y biología del desarrollo de cinco especies de *Quercus* en Paracho y Uruapan, Michoacán. *Ciencia Forestal* 75: 3-40.
- Bedeck F.W., A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber y S. Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295–309.
- Bencke, C. y P. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenología de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269-275.
- Brügger, R., M. Dobbertin y N. Kräuchi. 2003. Phenological variation of forest trees. En: Schwartz, M. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 255-267
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Plant reproductive phenology in temperate forest of the monarch butterfly biosphere reserve, México. *Interciencia* 32: 445-452.
- Cortés-Flores J, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manriquez. 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque neotropical. *Interciencia* 6: 608-606.
- Cortés-Flores J, E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manriquez. 2012. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* 289: 445-454.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes of Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- Demarée, G.R. y T. Rutishauser. 2011. From “Periodical Observations” to “Anthochronology” and “Phenology”- the scientific debate between Adolphe Quetelet and Charles Morren on the Origin of the word “Phenology”. *International Journal of Biometeorology* 55:753-761.
- Días, D., M. Mello y S. Van. 2005. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora* 201: 519-527.

- Escobedo-Sarti, G. Y. 2007. Biología de la Reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. 83p.
- Forrest, J., D. Inouye y I. Thomson. 2010. Flowering phenology in subalpine meadows: Does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecology* 91(2): 431–440.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Herrerías-Diego, Y., M. Quesada, K.E. Stoner y J.A. Lobo. 2006. Effects of forests Fragmentation on Phenological Patterns and Reproductive Success of the tropical Dry Forest Tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology* 20(4):1111-1120.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Iglesias, L. G., J. Alba-Landa y J.L. Enríquez. 1999. Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Iglesias, L. G. y Y. Tivo F. 2006. Variación morfométrica de la población de *P. hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ra-Ximhai* 2: 449-468.
- Iglesias, L. G. y Y. Tivo F. 2008. Polimorfismo proteico en *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 5-9.
- Iglesias, L.G. y M. Luna R. 2008. Polimorfismo isoenzimático en la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ecosistemas* 17: 115-122.
- Iglesias, L.G., L. Solís-Ramos y H. Viveros-Viveros. 2012. Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *Revista Internacional de Botánica Experimental* 81: 239-246.
- Keatley, M.R. y I. L. Hudson. 2010. Introducción and overview. En: I.L. Hudson y M.R. Keatley (eds.) Phenology Research. Springer Science. Melbourne, Australia. Pp. 1-13.
- Körner, C. y D. Basler. 2010. Phenology Under Global Warming. *Science*. 327:1462-1463.
- Lara-González, R, L. R. Sánchez-Velásquez y J. Corral-Aguirre. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, Parque Nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia* 43: 739-747.

- León de la Luz J.L., R. Coria-Benet y M. Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad arido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 45-64.
- McIntosh, M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.
- Mehlreter, K. 2008. Phenology and habit specificity of tropical ferns. En: Biology and evolution of ferns and lycophytes. Tom A. Ranker and Christopher H Haufler (eds.) Cambridge University Presss 201-218 pp.
- Menzel, A. 2003. Plant Phenological “Fingerprints” En: Schwartz, M. (ed.). Phenology: An Integrative Environmental Science. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 255-267 pp.
- Mantovani M., A. Roberto, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski y R. Onofre. 2003. Reproductive phenology of woody species of a secondary forest in the Atlantic rain forest. *Revista Arvore* 27(4): 451-458.
- Morellato, L., M.G. Camargo, F. F. Neves, B. G. Luize, A. Montavani e I. L. Hudson. 2010a. Chapter 5: The Influence of Sampling Method, Sample Size, and Frequency of Observations on Plant Phenological Patterns and Interpretation in Tropical Forest Trees. En: Phenological Research. I. Hudson y M. Keatley (eds.). Springer Science. 99-121 pp.
- Morellato, L., L.F. Alberti e I. L. Hudson. 2010b. Chapter 16: Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach. En: Phenological Research. I.L. Hudson, M.R. Keatley (eds.). Springer Science. 339-359 pp.
- Narave, H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Ver., México. *Biótica* 10:35-63
- Nautiyal, M.C., B.P. Nautiyal y V. Prakash. 2001. Phenology and Growth Form Distribution in an Alpine Pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. *Mountain Research and Development* 21(2): 168–174.
- Newstrom L.E., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Base on Flowering Patterns in Lowland Tropical Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Niembro-Rocas, A.1986. Mecanismos de reproducción sexual en pinos. Ed. Limusa. Mexico, D.F. 130 p.
- Ochoa-Gaona S, I. Péez- Hernández y B. de Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arboreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de*

Biología Tropical 56 (2): 657-663.

- Parra-Tabla, V. y C.Vargas. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica* 32 (1): 26-35.
- Ramírez-García, J. A. y F., Nepamuceno-Martínez. 1986. Fenología de tres especies de coníferas en "Los Altos de Chiapas". *Ciencia Forestal* 60: 21-50.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89: 836–842.
- Sánchez-Velásquez, L., Ma. Pineda-López y A. Hernández-Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.
- Sanmartín-Gajardo, I. y L. P. Morellato. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biología Tropical* 51:3-4.
- Schwartz, M. 2003. Introduction. En: Schwartz, M. (ed.). Phenology: An Integrative Environmental Science. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 3-7.
- Sparks, T.H. y A. Mezel. 2002. Observed Changes in Seasons: An Overview. *International Journal of Climatology* 22:1715-1725.
- Vela G., L. 1999. Contribución a la ecología de *Pinus patula*. Publicación especial No. 19. INIFAP. México, D.F.
- Vílchez, B., R. Chazdon y W. Alvarado. 2008. Fenología reproductiva de las especies del dosel en bosques secundarios y primarios de la región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal. *Kuru Revista Forestal* 5(15): 1-18.
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata, M. y G. Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica. Pp. 407- 431.
- Yoshino, M. y H.S. Ono. 1996. Variations in the plant phenology affected by global warming en K. Omasa, K. Kai, H. Taoda, Z. Uchijima, and M. Yoshino (eds.) Climate change and plants in East Asia. Springer-Verlag, Tokyo, Japan. 93–107 pp.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, USA. 663 p.



Capítulo III

Fenología reproductiva de tres plantas alpinas mexicanas: una aproximación al uso de ejemplares de herbario como indicadores de Cambio Climático



1. INTRODUCCIÓN

La temperatura media en la superficie terrestre se incrementó aproximadamente 0.6°C durante el siglo pasado, un cambio causado por el aumento de CO₂ y otros gases de efecto invernadero resultantes de actividades antropogénicas (IPCC, 2001). Algunas consecuencias que se atribuyen al cambio climático son el incremento del nivel del mar, el derretimiento de glaciares y cambios en los patrones globales del viento, temperatura y precipitación. Estos cambios tienen efectos en numerosos aspectos del ciclo de vida de distintos taxa en diferentes áreas geográficas (Bertin, 2008). El proceso biológico más sensible al cambio climático y el más simple de detectar es la fenología (Primack y Miller-Rushing, 2012).

La fenología es el estudio de los eventos periódicos y repetitivos que ocurren dentro del ciclo de vida de cualquier ser vivo y de cómo éstos están influenciados por factores bióticos y abióticos (Newstrom *et al.*, 1994; Williams-Linera y Meave 2002; Schwartz, 2003). Eventos fenológicos como la floración o la apertura de yemas foliares han recibido amplia atención como bio-indicadores del cambio climático. (Sparks y Menzel, 2002; Menzel, 2003; Bedeck *et al.*, 2004; Körner y Basler, 2010). La principal forma de documentar cambios en la fenología de las plantas es la observación directa de un taxa en particular por largos periodos de tiempo, de ser posible décadas o siglos (Sparks y Menzel, 2002). Además de que las observaciones pueden ser registradas por uno o varios observadores en una o varias localidades (Bertin, 2008).

Las observaciones a largo plazo muestran como las plantas responden a temperaturas más cálidas cambiando el tiempo en que se presentan eventos fenológicos como la apertura de yemas foliares o el inicio de la floración. Además la amplitud de respuesta difiere entre especies y es de mucho interés el documentar cuales están o no están respondiendo rápidamente y el porqué de los cambios (Gallagher *et al.*, 2009). En algunas ocasiones ante la falta de registros de observaciones a largo plazo, se utilizan otros métodos como comparar observaciones actuales con registros antiguos como fotografías o ejemplares de herbario (Miller-Rushing *et al.*, 2006).

En este sentido, un herbario contiene colecciones curadas y organizadas sistemáticamente que sirven de apoyo en numerosas investigaciones y proyectos educativos. Las plantas que fueron ingresadas al herbario deben de aparecer en gavetas siempre y cuando estas colectas hayan sido prensadas, secadas, montadas, identificadas y

se haya elaborado su ficha informativa, a partir de ese momento es un ejemplar de herbario.

Ante la falta de programas de monitoreo fenológico a largo plazo en México, y el desconocimiento de los posibles impactos del cambio climático sobre la fenología de cualquiera de las especies que se distribuyen en el país, es que en el presente capítulo se realizó una aproximación al uso de ejemplares de herbario de especies alpinas como indicadores de cambio climático. Se utilizaron especies alpinas (que se distribuyen en el páramo de altura), no solo porque se trabajó con esta comunidad en los capítulos anteriores, sino porque la fenología de estas especies es muy sensible a los cambios de temperatura (Gallagher *et al.*, 2009).

2. ANTECEDENTES

Los efectos del cambio climático en la actividad estacional de los ecosistemas terrestres han sido bien documentados (Peñuelas y Filella, 2001; Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003), al igual que los cambios en la fenología de diversas especies de plantas (Walkovsky, 1998; Bradley *et al.*, 1999; Menzel y Fabian, 1999; Schwartz y Reiter, 2000; Chmielewski y Ratzert, 2001; Menzel *et al.*, 2001; Fitter y Fitter, 2002; Penuelas *et al.*, 2002; Matsumoto *et al.*, 2003).

El primer antecedente que existe sobre el uso de ejemplares de herbario para determinar la respuesta fenológica al cambio climático es el trabajo de Primack *et al.*, (2004), los cuales utilizaron numerosas colectas botánicas realizadas entre 1885 y 2002 en el *arboretum* de la Universidad de Harvard para comparar los patrones históricos de floración con los observados en 2003. A partir de esa investigación se han publicado en diferentes partes del mundo una amplia cantidad de artículos basados en el análisis de ejemplares de herbario en el que se proponen distintos análisis de datos (Borchert, 1996; Rivera y Borchert 2001; Bolmgren y Lönnberg, 2005; Lavoie y Lachance, 2006; Buggs, 2007; Gallagher *et al.*, 2009).

El páramo de altura (*sensu* Miranda y Hernández, 1963) o zacatonal alpino (*sensu* Rzewnowski, 1978) es una comunidad vegetal que se desarrolla entre los bosques de coníferas y la zona de nieves perpetuas. Se distribuye en un rango altitudinal va de los 4,000 y los 4,500 msnm, por lo que se encuentra restringido a la parte alta de los volcanes más

elevados del país, como lo son: el Pico de Orizaba, el Popocatepetl, el Sierra Negra, la Malinche, el Nevado de Toluca, el Nevado de Colima, el Cofre de Perote, entre otros. Su extensión total es de 197 km², lo que representan el 0.01% del territorio nacional (Sampieri, 1978).

Factores ambientales como las drásticas fluctuaciones de temperatura, la poca disponibilidad de nutrientes en suelos arenosos, la alta radiación ultravioleta que junto con el intenso y constante viento ocasionan un alto nivel de evapotranspiración, constituyen un filtro ecológico que pocas especies pueden tolerar, por lo que fisonómicamente este tipo de vegetación carece de un estrato arbóreo y esta dominado por especies herbáceas (Gómez-Pompa, 1978; Almeida *et al.*, 1994). Además, las plantas tienen un lento crecimiento, un tamaño reducido y se presentan en arreglos como macollas, cojines y rosetas. La mayoría de las especies son crasas, pubescentes y perennes.

La estructura, diversidad y fenología comunitaria del páramo de altura del Cofre de Perote se describe en los dos primeros capítulos de esta trabajo. Desde el punto de vista biogeográfico, este tipo de vegetación es el límite de distribución al sur de las especies de alta montaña con afinidad neártica, lo que explica la adaptación de estas a los factores ambientales extremos (Gómez-Pompa, 1978).

3.OBJETIVO

Evaluar si han existido cambios en la fenología reproductiva de tres plantas distribuidas en el páramo de altura del Cofre de Perote como consecuencia del cambio climático.

4. METODO

4.1 Obtención de datos

Se visitaron los herbarios XAL (Instituto de Ecología) y XALU, (Facultad de Biología, Universidad Veracruzana) ambos en la ciudad de Xalapa, Veracruz. Se consultaron ejemplares de herbario de las especies que de acuerdo al Capítulo 1 se distribuyen en el páramo de altura. Los ejemplares tuvieron que haber sido colectados en el Cofre de Perote a más de 4,000 msnm; el límite establecido mediante la altitud restringe la búsqueda a los especímenes colectados bajo condiciones ambientales similares.



Con la información incluida en las fichas de herbario se realizó una base de datos, se utilizaron únicamente los ejemplares que fueron colectados cuando más del 50% de sus flores estuvieran abiertas y no presentaran frutos. Solamente los especímenes que no presentaran partes faltantes fueron incluidos en la base de datos. Se descartó a las especies que tuvieran menos de seis ejemplares útiles para el estudio. Se seleccionaron especies que presentan un patrón de floración anual; este patrón es el más predecible de los que existen, tiene solamente una fase principal, la cual se repite cada año de manera regular. Además se añadió a la base de datos las colectas realizadas durante la realización de este trabajo.

4.2 Análisis de datos.

Se convirtió el día de colecta a día juliano (Jul 1=1, Jun 31=365), se creó un diagrama de dispersión con este dato y el año en que fueron colectados los ejemplares para visualizar las tendencias a lo largo del tiempo. Posteriormente se realizó un análisis de regresión lineal para determinar la relación entre estas dos variables.

5. RESULTADOS

Únicamente tres de las 22 especies distribuidas en el páramo estuvieron representados por más de 6 ejemplares de herbario útiles para esta investigación, mismas que tienen un patrón de floración anual: *Robinsonecio gerberifolius*, *Draba nivicola* y *Senecio mairetianus*. Dos de las especies pertenecen a la familia Asteraceae (*R. gerberifolius* y *S. mairetianus*) y una a la familia Brassicaceae (*D. nivicola*).

5.1 *Robinsonecio gerberifolius* (Sch. Bip. ex Hemsl.) T.M. Barkley & Janovec

Se encontró que los ejemplares de herbario son colectados cada vez más tarde en el año, lo que sugiere que la floración de *R. gerberifolius* se está retrasando. La pendiente de la recta indica que por cada año que pasa los ejemplares incluidos en el análisis fueron colectados 1.32 días más tarde. El valor de R^2 indica que el 57% de la variación en la fecha de colecta se explica por el año en el que los ejemplares fueron colectados. El valor de $P(0.03)$ aportó efecto y da un 97% de confiabilidad de que *R. gerberifolius* está floreciendo más tardíamente en el año (Figura 1A).

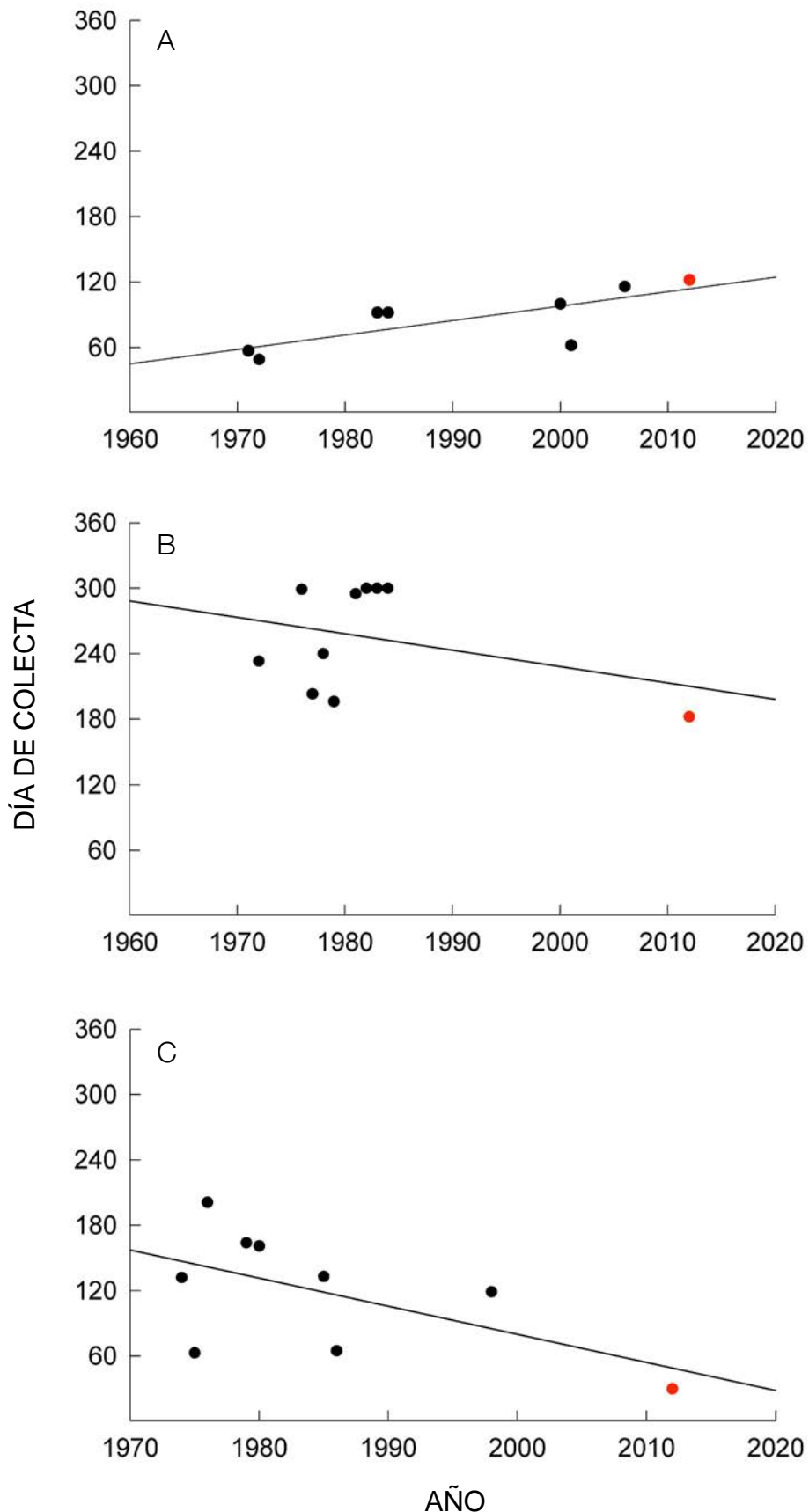


Figura 1. Relación entre el año y el día de colecta (Jul 1=1, Jun 31=365) para: A) *Robinsonecio gerberifolius* [$y=1.327x-2557.3$, $R^2=0.578$, $P=0.03$, $N=8$]; B) *Draba nivicola* [$y=-1.505x-3238.5$, $R^2=0.11$, $P=0.3$, $N=10$] y C) *Senecio mairertianus* [$y=-2.582x-5243.1$, $R^2=0.33$, $P=0.09$, $N=9$]. El punto rojo representa la colecta realizada durante este estudio.

5.2 *Draba nivicola* Rose

Los ejemplares de *D. nivicola* fueron colectados cada vez más temprano en el año, lo cual sugiere que la floración se está adelantando. La pendiente de la recta muestra que por cada año que pasa los ejemplares son colectados 1.5 días más temprano. Solamente el 11.3% de la variación en la fecha de colecta se explica por el año en el que los ejemplares fueron colectados. El valor de $P(0.3)$ no aportó efecto pero existe una confiabilidad del 70% de que sea cierto que *D. nivicola* está adelantando su floración (Figura 1B).

5.3 *Senecio mairetianus* D.C.

Los ejemplares de herbario de *S. mairetianus* fueron colectados más temprano en el año conforme pasa el tiempo, lo que sugiere que la floración se está adelantando. La pendiente de la recta muestra que por cada año que pasa los ejemplares son colectados 1.2 días más temprano. El 33% de la variación en la fecha de colecta se asocia con el año en el que los ejemplares fueron colectados y el valor de $P(0.61)$ da con una confiabilidad del 91% de ser cierto que *S. mairetianus* está floreciendo antes (Figura 1C).



6. DISCUSIÓN y CONCLUSIÓN

Como consecuencia del bajo número de ejemplares de herbario útiles para la metodología utilizada y a la dispersión de los datos, solamente se obtuvo correlación entre el año y el día de colecta para *Robinsonecio gerberifolius*, asociación que indica que la floración de esta especie se ha retrasado en el año, un efecto que ya otros autores han reportado para algunas especies (Fitter y Fitter, 2002; Keatley *et al.*, 2002).

Para *D. nivicola* y *S. mairetianus* se observa una tendencia en la que su floración se ha adelantado en el año, lo cual ha sido un efecto recurrente en distintas especies estudiadas en diferentes partes del mundo (Walkovsky, 1998; Bradley *et al.*, 1999; Beaubien y Freeland, 2000; Menzel, 2000; Abu-Asab *et al.*, 2001; Fitter y Fitter, 2002; Peñuelas *et al.*, 2002). Las tendencias observadas en el análisis de ejemplares para estas dos últimas especies, deben tomarse con cautela debido a la carencia de contraste estadístico, ya que no se puede descartar que lo observado sea efecto de eventos asociados al azar. Distintos estudios que han utilizado la misma metodología obtuvieron resultados similares y se argumenta que hay poca evidencia estadística a causa de la naturaleza de este tipo de datos (Gallagher *et al.*, 2009).

Durante la exploración de ejemplares de herbario se registró que especies como *Sedum mínimum* y *Senecio roseus* tienen una floración menor de tres meses, lo cual las hace ser buenos indicadores de cambios ambientales. Sin embargo, el bajo número de colecta impidió realizar los análisis propuestos. En particular *Sedum mínimum* tiene las características deseables como especie candidata a ser objeto de un monitoreo fenológico a largo plazo, ya que su aparición, floración y fructificación son muy fáciles de observar y parecen ser sensible a los cambios ambientales. Además al ser una especie con una amplitud de floración corta y anual se recomienda realizar observaciones mensuales durante el año e incrementar la intensidad de éstas en el periodo de Junio-Agosto a una visita por semana para registrar con mayor precisión la fecha en la que inicia la floración y fructificación.

Realizar monitoreos o colectas sistemáticas de especies que se encuentren dentro de áreas naturales protegidas, en especial en comunidades sensibles a los cambios en el clima (como es el caso del páramo de altura) es de suma importancia para entender como el cambio climático esta afectando a los ecosistemas y a las plantas distribuidas en el país, ya

que como mencionan algunos autores (Price y Waser, 1998; Saavedra *et al.*, 2003; Forrest *et al.*, 2010) los cambios en los patrones de floración y fructificación ocasionados por el cambio climático afectan el éxito reproductivo de las especies, dado que el desfase o la co-ocurrencia de estas fenofases seguramente afecta las interacciones ecológicas con polinizadores y dispersores. En este contexto, la utilidad real de los ejemplares de herbario esta en proporcionar un punto de referencia histórico el cual sirva de complemento para el contraste de nuevos registros de colecta (Gallagher *et al.*, 2009).

Es importante mencionar que en México no existen sitios donde se colecten ejemplares botánicos de forma sistemática, si no que casi siempre se realizan en un solo tiempo de manera aislada. Además, no existe una red fenológica como en otros países en las que participan no solo personas del ámbito académico si no población civil, los cuales realizan y reportan observaciones de eventos fenológicos en diferentes latitudes y altitudes.

Por lo anterior, es necesario impulsar la creación de este tipo de red y la observación y colecta sistemática de eventos fenológicos en los distintos comunidades vegetales del país. Sin registros fenológicos a largo plazo es muy difícil predecir los impactos que el cambio climático tendrá en la diversidad y sus consecuencias en los procesos ecológicos, en la agricultura, en la salud humana y en la economía global.



Robinsonsoncio gerberifolius

7. REFERENCIAS

- Abu-Asab M.S., P.M. Peterson, S.G. Shetler y S.S. Orli. 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity Conservation* 10: 597-612.
- Almeida, L., A.M. Cleef, A. Herrera, A. Velázquez e I. Luna. 1994. El zacatonal alpino del Volcán Popocatepetl, México, y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenologia* 22(3): 391-436.
- Bedeck W., A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber y S. Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295-309.
- Bertin, R.I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 126-146.
- Beaubien E.G. y H.J. Freeland. 2000. Spring phenology trend in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology* 44: 53-59.
- Bolmgren, K y K. Lönnberg. 2005. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *International Journal Plant Science* 166: 663-670.
- Borchert, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology* 12: 65-80.
- Bradley, N.L., A.C. Leopold, J. Ross y W. Huffaker. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Science* 96: 9701-9704.
- Buggs, R.J.A. 2007. Empirical study of hybrid zone movement. *Heredity* 99: 301-312.
- Chmielewski, F.M. y T. Ratzer. 2001. Phenological trends in Europe in relation to climatic changes. *Agricultural and Forest Meteorology* 108: 101-113.
- Fitter, A.H. y R.S.R. Fitter. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296: 1689-1691.
- 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(2): 431-440.

- Gallagher, R.V., L. Hughes y M.R. Leishman. 2009. Phenological trends among Australian alpine species: using herbarium records to identify climate-change indicators. *Australian Journal of Botany* 57: 1-9.
- Gómez-Pompa, A. 1978. Ecología de la Vegetación del Estado de Veracruz. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C. (INIREB), Jalapa, Veracruz. 91 p.
- Intergovernmental Panel on Climatic Change (IPCC). 2001. Third assessment report climate change. In Mc Carthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS (eds.) Impacts, adaptation and vulnerability. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keatley, M.R., T.D. Fletcher, I.L. Hudson y P.K. Ades .2002. Phenological studies in Australia: potential application in historical and future climate analysis. *International Journal of Climatology* 22:1769–1780.
- Körner, C. y D. Basler. 2010. Phenology Under Global Warming. *Science*. 327: 1462-1463.
- Lavoie, C. y D. Lachance. 2006. A new herbarium-based method for reconstructing the phenology of plant species across large areas. *American Journal of Botany* 93(4): 512–516.
- Matsumoto, K., T. Ohta y T. Nakamura. 2003. Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan. *Global Change Biology* 9: 1634-1642.
- Menzel, A. y P. Fabian. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- Menzel A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951-1996. *International Journal of Biometeorology* 44: 76-81.
- Menzel, A., N. Estrella y P. Fabian. 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951–1996. *Global Change Biology* 7: 657-666.
- Menzel, A. 2003. Plant Phenological “Fingerprints” En: Schwartz, M. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 255-267.
- Miller-Rushing, A.J., R.B. Primack, D. Primack y S. Mukunda. 2006. Photographs and herbarium specimens as a tool to document phenological changes in response to Global Warming. *American Journal of Botany* 93(11): 1667-1674.

- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Newstrom L.E., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Base on Flowering Patterns in Lowland Tropical Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Peñuelas J. y I. Filella. 2001. Phenology: responses to a warming world. *Science* 294: 793-794.
- Peñuelas, J., I. Filella y P. Comas. 2002. Changed plants and animal cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Primack, D., C. Imbres, R.B. Primack, A.J. Miller-Rushing, y P. Del Tredici. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* 91: 1260-1264.
- Primack, D. y A.J. Miller-Rushing. 2012. Uncovering, Collecting, and Analyzing Records to Investigate the Ecological Impacts of Climate Change: A Template from Thoreaus's Concord. *BioScience* 62(2): 170-181.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology* 79:1261–1271.
- Rivera, G. y R. Borchert. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* 21: 201-212.
- Root, T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig y J.A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on the wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México D. F., 432 pp.
- Sampieri, L.V. 1978. El Pico de Orizaba, estudio geográfico. Dirección General de Asuntos Ecológicos, Gobierno del estado de Veracruz. *Boletín Panorama* (6). 35 pp.
- Saavedra, F., D. W. Inouye, M. V. Price y J. Harte. 2003. Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttalianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. *Global Change Biology* 9:885–894

- Schwartz, M. y B.E. Reiter. 2000. Changes in North American spring. *International Journal of Climatology* 20: 929-932.
- Schwartz, M. 2003. Introduction. En: Schwartz, M. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 3-7.
- Sparks, T.H. y A. Menzel. 2002. Observed Changes in Seasons: An Overview. *International Journal of Climatology* 22: 1715-1725.
- Walkovsky, A. 1998. Changes in the phenology of locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) in Hungary. *International Journal of Biometeorology* 41: 155-160.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O.H. Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata, M. y G. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica. Pp. 407- 431.



Discusión y Conclusiones Generales

1. DISCUSIÓN y CONCLUSIONES GENERALES

El uso de la diversidad verdadera y el número efectivo de especies como su unidad de medición, permitieron una mejor interpretación de la diversidad de las comunidades y la comparación entre ellas (Moreno *et al.*, 2011).

En total se registraron 80 especies, 57 géneros y 32 familias incluyendo *Sedum minimum* como un nuevo registro para la flora de Veracruz. La comunidad con mayores valores de diversidad en todos los estratos y en todos los ordenes de diversidad fue el pinar mixto, seguido por el bosque de *Abies religiosa*. En las cuatro comunidades el número de herbáceas superó en más del 80% a los árboles y arbustos registrados. La densidad, el área basal y la diversidad de este estrato disminuye conforme aumenta la altitud.

Las comunidades estudiadas tienen una baja estacionalidad, esto es probablemente resultado de el número de especies monitoreadas (15) y su temporalidad de floración y fructificación (3 a 5 meses). Si se quieren obtener resultados diferentes lo más recomendable será monitorear un mayor número de especies y trabajar un menor número de comunidades. No se encontró evidencia de que el gradiente altitudinal afecte a la estacionalidad de las comunidades.

El ciclo reproductivo de la mayoría de las especies del género *Pinus* dura cerca de 24 meses, variando un poco por la temperatura y humedad ambiental de determinado sitio (Niembro-Rocas, 1986). Además, existen los denominados “años semilleros” en los cuales la producción de conos y semillas es mayor a la de otros años (Vela, 1999) por lo que para poder determinar la ocurrencia de este evento en las coníferas del Parque Nacional Cofre de Perote, es necesario realizar estudios fenológicos con un mayor tiempo de duración, por lo menos 6 años.

Pinus hartwegii es una especie adaptada a las condiciones ambientales que existen entre los 3,600 y 4,000 msnm, como lo son las bajas temperaturas y constante viento, algunos autores han reportado que la población del Cofre de Perote tiene problemas de reproducción (Iglesias *et al.*, 1999). En este contexto, la distribución de clases diamétricas y la densidad de plántulas reportadas en el Capítulo I contradice esta idea. Se requiere realizar un estudio fenológico a nivel poblacional en *P. hartwegii* con un tamaño de muestra más amplio, por un mayor tiempo, en diferentes altitudes, además de contrastar entre edades

para determinar la frecuencia de años semilleros y el efecto de estos en el reclutamiento de individuos y la estructura poblacional ya que lo encontrado en el capítulo I es probablemente consecuencia de estos.

La fenología es el proceso biológico más sensible al cambio climático (Primack y Miller-Rushing, 2012). La forma más fácil de detectar cambios en la fenología de cualquier especie es la observación de eventos como la floración o la apertura de yemas foliares durante décadas o siglos. Si no se cuentan con datos a largo plazo se pueden comparar observaciones actuales con registros antiguos como fotografías o ejemplares de herbario (Miller-Rushing *et al.*, 2006). En México, y en Veracruz, no existen programas de monitoreo fenológico a largo plazo, además de que las colectas botánicas incluidas en los herbarios no son realizadas de una forma sistemática, si no más bien como eventos aislados, por lo que el utilizar ejemplares de herbario para detectar cambios en la fenología resulta bastante complicado.

Por lo anterior, es necesario impulsar la creación de una red fenológica en el país. En principio la red debería estar integrada por investigadores de distintas universidades y centros de investigación públicos, y tener como objetivo el establecer programas de monitoreo y colecta sistemática de eventos fenológicos en especies y comunidades vegetales sensibles al cambio climático. Las observaciones se tienen que realizar en distintas latitudes y altitudes del país y de ser posible en sitios en los que se pueda asegurar la continuidad de los monitores como en Áreas Naturales Protegidas. Posteriormente se podrían integrar a esta red personas de la sociedad civil que estuvieran interesadas en realizar observaciones en sus lugares de origen aumentando así el número de datos.

2. ¿Y PARA QUÉ?

-“¿Y qué? ¿Para que sirve esto? Este es otro trabajo aburrido de ecología”- Estas fueron las primeras palabras que me dijo un compañero después de leer la presente tesis. *Cantinfleando* logré contestarle que el conocimiento generado en este trabajo es gran de importancia para el manejo, conservación y restauración de los ecosistemas del Parque Nacional Cofre de Perote.

Sin embargo, esas palabras se quedaron en mi mente por un tiempo y para

convencerme a mi mismo y a cualquiera que revise este trabajo realicé la siguiente lista:

1) Estructura y diversidad de comunidades. Los resultados del Capítulo I son de utilidad para la restauración del PNCP, esto al ser una guía en la que se indican las proporciones y la mezcla de especies que deberían tener futuras reforestaciones dependiendo el sitio donde se realicen;

2) Sincronía intraespecífica de especies arbóreas. Se dan a conocer fechas para la colecta eficiente de semillas de especies utilizadas en la restauración ecológica y en plantaciones forestales;

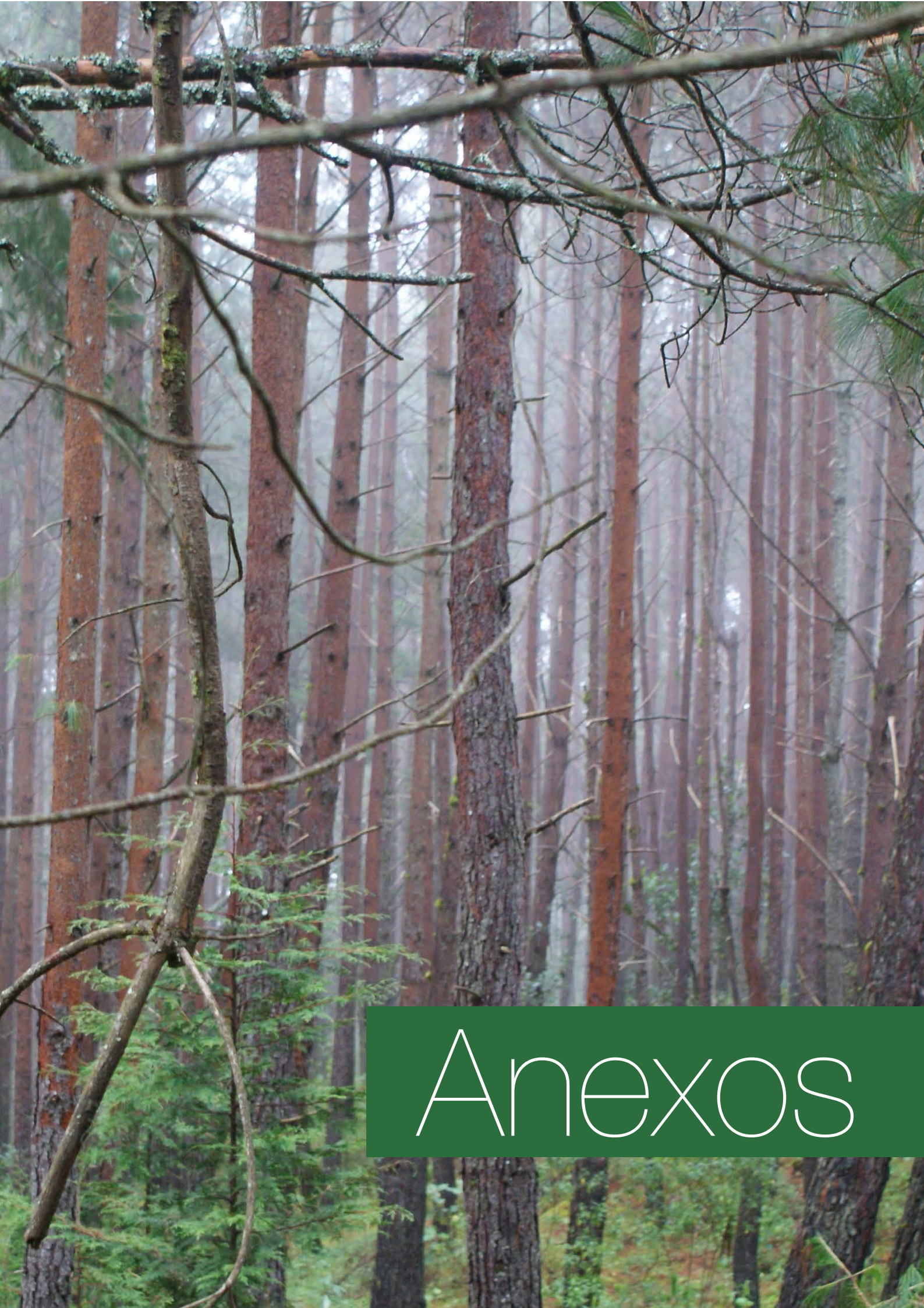
3) La estructura, diversidad, fenología y en general cualquier conocimiento generado para el páramo de altura es de suma importancia ante la carencia de estudios en este tipo de vegetación y la situación de riesgo en la que se encuentra por el calentamiento global;

4) Herbario y cambio climático. Se reportan cambios en la fecha de floración de tres especies que se distribuyen en el PNCP, lo cual demuestra que existen consecuencias del aumento de la temperatura a nivel local y no solo en el derretimiento de glaciares en los lejanos polos. Este conocimiento puede ser utilizado en campañas de concientización ambiental y para fortalecer las acciones locales en mitigación del cambio climático. Además es conocimiento que podría servir como base para elaborar investigaciones sobre interacción planta-animal o de estructura poblacional.

5) En general este estudio establece información básica para realizar estudios a mediano o largo plazo que permitan inferir y contrastar temporalmente los cambios fenológicos y estructurales ocasionados por el cambio climático y actividades antropogénicas. Además, se proponen especies y metodologías para los monitoreos a largo plazo y la creación de una red mexicana de fenología

3. REFERENCIAS

- Mehltreter, K. 2008. Phenology and habit specificity of tropical ferns. En: Biology and evolution of ferns and lycophytes. Tom A. Ranker and Christopher H Haufler (eds.) Cambridge University Presss 201-218 pp.
- Miller-Rushing, A.J., R.B. Primack, D. Primack y S. Mukunda. 2006. Photographs and herbarium specimens as a tool to document phenological changes in response to Global Warming. *American Journal of Botany* 93(11): 1667-1674
- Niembro-Rocas, A.1986. Mecanismos de reproducción sexual en pinos. Ed. Limusa. Mexico, D.F. 130 p.
- Iglesias, L. G., J. Alba-Landa y J.L. Enríquez.1999. Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Primack, D. y A.J. Miller-Rushing. 2012. Uncovering, Collecting, and Analyzing Records to Investigate the Ecological Impacts of Climate Change: A Template from Thoreaus's Concord. *BioScience* 62(2): 170-181.
- Vela G., L. 1999. Contribución a la ecología de *Pinus patula*. Publicación especial No. 19. INIFAP. México, D.F.



Anexos

Anexo 1. Listado de especies presentes en los cuatro sitios de estudio dentro del Parque Nacional Cofre de Perote. Se indica la forma biológica (FB: A=árbol, Ar=arbusto, H=hierba) y la comunidad vegetal en la que fue registrada (Pm=Pinar mixto, BAr=bosque de *Abies religiosa*, BPh= bosque de *Pinus hartwegii* y PA= Páramo de altura). *Nuevo registro para Veracruz.

FB	FAMILIA / Especie	Pm	BAr	BPh	Pa
APIACEAE					
H	<i>Eryngium carlinae</i> F. Delaroche	X			
H	<i>Eryngium proteaeflorum</i> F. Delaroche		X	X	
H	<i>Ottoa oenanthoides</i> Kunth			X	
ASPARAGACEAE					
H	<i>Beschorneria yuccoides</i> subsp. <i>dekosteriana</i> (K. Koch) García-Mend		X		
ASTERACEAE					
Ar	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	X	X	X	
Ar	<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell		X		
H	<i>Bidens serrulata</i> (Poir.) Desf.	X			
H	<i>Chionolaena lavandulifolia</i> (Kunth) Benth. & Hook. f. ex B.D. Jacks.				X
H	<i>Cirsium jorullense</i> (Kunth) Spreng.			X	X
H	<i>Cirsium subcoriaceum</i> (Less.) Sch. Bip.	X			
H	<i>Fleischmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M. King & H. Rob.	X			
H	<i>Gnaphalium liebmannii</i> Sch. Bip. ex Klatt		X		X
H	<i>Gnaphalium</i> sp.			X	
H	<i>Helenium integrifolium</i> (Kunth) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.	X	X		
H	<i>Oxylobus arbutifolius</i> (Kunth) A. Gray		X	X	
H	<i>Robinsonecio gerberifolius</i> (Sch. Bip. ex Hemsl.) T.M. Barkley & Janovec				X
H	<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	X	X		
H	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	X			
H	<i>Senecio cinerarioides</i> Kunth		X		
Ar	<i>Senecio mairetianus</i> DC.				X
H	<i>Senecio roseus</i> Sch. Bip.		X	X	X
H	<i>Stevia monardifolia</i> Kunth	X	X		
BERBERIDACEAE					
Ar	<i>Berberis alpina</i> Zamudio				X
BETULACEAE					
A	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	X	X		
BORAGINACEAE					
H	<i>Phacelia platycarpa</i> (Cav.) Spreng.	X			
BRASSICACEAE					
H	<i>Draba jorullensis</i> Kunth			X	X
H	<i>Draba nivicola</i> Rose				X
H	<i>Erysimum macradenium</i> J. Gay			X	X
CARYOPHYLLACEAE					
H	<i>Arenaria bryoides</i> Willd. ex D.F.K. Schtdl.				X
H	<i>Arenaria lycopodioides</i> Willd. ex D.F.K. Schtdl.	X			
H	<i>Arenaria reptans</i> Hemsl.	X	X		
CRASSULACEAE					
H	<i>Echeveria nebulorum</i> Moran & Kimnach	X			
H	<i>Echeveria secunda</i> Booth ex Lindl.				X
H	<i>Sedum minimum</i> Rose *				X
H	<i>Sedum obcordatum</i> R.T. Clausen			X	
CUPRESSACEAE					
Ar	<i>Juniperus monticola</i> Martínez			X	X
ERICACEAE					
A	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	X			
H	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.P.C. Barton	X			
Ar	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	X	X		
Ar	<i>Vaccinium geminiflorum</i> Kunth			X	
FABACEAE					
H	<i>Lupinus montanus</i> Kunth		X	X	

FB	FAMILIA / Especie	Pm	BAr	BPh	Pa
	FAGACEAE				
A	<i>Quercus rugosa</i> Bonpl.	X			
A	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	X			
	GENTIANACEAE				
H	<i>Gentiana bicuspidata</i> (G. Don) Briq.	X			
	GERANIACEAE				
H	<i>Geranium potentillifolium</i> DC.	X	X		
	GROSSULARIACEAE				
Ar	<i>Grossularia microphylla</i> (Kunth) Coville & Britton		X		
Ar	<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.		X		
	IRIDIACEAE				
H	<i>Sisyrinchium tenuifolium</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	X			
	JUNCACEAE				
H	<i>Juncus effusus</i> L.	X			
	LAMIACEAE				
H	<i>Cunila lythrifolia</i> Benth.	X			
H	<i>Prunella vulgaris</i> L.	X			
	MONTIACEAE				
H	<i>Lewisia megarhiza</i> (Hemsl.) MacBryde				X
	ONAGRACEAE				
Ar	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	X			
	ORCHIDACEAE				
H	<i>Corallorhiza maculata</i> (Raf.) Raf.	X			
	OROBANCHACEAE				
H	<i>Castilleja toluensis</i> Kunth				X
	PINACEAE				
A	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen	X			
A	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.	X	X		
A	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl.	X			
A	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.			X	
A	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	X			
A	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.	X			
	PLANTAGINACEAE				
H	<i>Penstemon gentianoides</i> (Kunth) Poir.		X	X	
	POACEAE				
H	<i>Agrostis toluensis</i> Kunth			X	X
H	<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.		X		
H	<i>Calamagrostis rigens</i> Lindgr.			X	X
H	<i>Calamagrostis schiedeana</i> (Rupr.) Steud				X
H	<i>Festuca toluensis</i> Kunth			X	X
H	<i>Muhlenbergia macroura</i> (Kunth) Hitchc.	X	X	X	
H	Poaceae 1	X			
H	<i>Stipa ichu</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	X	X		
	ROSACEAE				
Ar	<i>Acaena elongata</i> L.	X			
H	<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	X			
H	<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	X	X	X	X
H	<i>Potentilla ranunculoides</i> Kunth	X			
Ar	<i>Rubus trilobus</i> Ser.	X			
	RUBIACEAE				
H	<i>Galium aschenbornii</i> S. Schauer	X	X		
	SALICACEAE				
Ar	<i>Salix paradoxa</i> Kunth	X			
	SCROPHULARIACEAE				
Ar	<i>Buddleja cordata</i> Kunth		X		
	SOLANACEAE				
Ar	<i>Cestrum elegans</i>	X			
	VIOLACEAE				
H	<i>Viola painteri</i> Rose & House	X			

Anexo 2. Fenología reproductiva de 60 especies monitoreadas en el PNCP. Se indica la forma biológica (FB: A=árbol, Ar=arbusto, H=hierba). Los meses se indican con número (1:Enero, 2:Febrero, etc.)

FB	FAMILIA / Especie	Floración	Fructificación
	APIACEAE		
H	<i>Eryngium proteaeflorum</i> F. Delaroché	3-6	7-10
H	<i>Ottoa oenanthoides</i> Kunth	5-8	8-10
	ASPARAGACEAE		
	<i>Beschorneria yuccoides</i> subsp. <i>dekosteriana</i> (K. Koch)		
H	García-Mend	3-5	6-8
	ASTERACEAE		
Ar	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	1-5	3-6
Ar	<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell	2-4	3-6
	<i>Chionolaena lavandulifolia</i> Benth. & Hook. f. ex B.D.		
H	Jacks.	8-12	1, 9-12
H	<i>Cirsium jorullense</i> (Kunth) Spreng.	5-9	5-9
H	<i>Fleischmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M. King & H. Rob.	4-9	5, 6-10
H	<i>Gnaphalium liebmannii</i> Sch. Bip. ex Klatt	1-2, 8-12	1,3,10-12
	<i>Helenium integrifolium</i> (Kunth) Benth. & Hook. f. ex		
H	Hemsl.	5-8	4-7
H	<i>Oxylobus arbutifolius</i> (Kunth) A. Gray	2-6, 8-12	2-7, 10-12
	<i>Robinsonecio gerberifolius</i> (Sch. Bip. ex Hemsl.) T.M.		
H	Barkley & Janovec	1-2, 4, 11-12	1-3, 5
H	<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	1-4, 11-12	1-5, 12
H	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	1-4, 11-12	1-5
H	<i>Senecio cinerarioides</i> Kunth	1-3, 10-12	1-5
Ar	<i>Senecio mairetianus</i> DC.	1, 7-21	1, 9-12
H	<i>Senecio roseus</i> Sch. Bip.	1-2, 12	1-2
H	<i>Stevia monardifolia</i> Kunth	1, 8-12	1, 10-12
	BERBERIDACEAE		
Ar	<i>Berberis alpina</i> Zamudio	1-5, 12	5-9
	BETULACEAE		
A	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	1-3	3-5
	BRASSICACEAE		
H	<i>Draba jorullensis</i> Kunth	4-9	5, 7-10
H	<i>Draba nivicola</i> Rose	1-5, 7, 12	1-3, 5, 8
H	<i>Erysimum macradenium</i> J. Gay	3-8	5-9
	CARYOPHYLLACEAE		
H	<i>Arenaria bryoides</i> Willd. ex D.F.K. Schltldl.	7-10	8-12
H	<i>Arenaria reptans</i> Hemsl.	2,4, 6-9	5, 8-10
	CRASSULACEAE		
H	<i>Echeveria secunda</i> Booth ex Lindl.	3-8	4-9
H	<i>Sedum minimum</i> Rose	8-9	9-10
H	<i>Sedum obcordatum</i> R.T. Clausen	1-6, 12	3-7
	CUPRESSACEAE		
Ar	<i>Juniperus monticola</i> Martínez		
	ERICACEAE		
Ar	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	3-9	4-10
Ar	<i>Vaccinium geminiflorum</i> Kunth	7-11	9-11
	FABACEAE		
H	<i>Lupinus montanus</i>	1-5, 9-12	1-7, 10-11
	FAGACEAE		
A	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	3-4	9-11
	GERANIACEAE		
H	<i>Geranium potentillifolium</i> DC.	5-9	7-10
	GROSSULARIACEAE		
Ar	<i>Grossularia microphylla</i> (Kunth) Coville & Britton	2-5	6-11

FB	FAMILIA / Especie	Floración	Fructificación
Ar	<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult. MONTIACEAE	1-8	7-11
H	<i>Lewisia megarhiza</i> (Hemsl.) MacBryde ONAGRACEAE	7-10	9-11
Ar	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth OROBANCHACEAE	4-7	6-9
H	<i>Castilleja toluensis</i> Kunth PINACEAE	7-11	9-12
A	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gausson	2-5	1-4
A	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltld. & Cham.	3-4	1-4
A	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltld.	3-5	1-4
A	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	3-6	1-3
A	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	3-5	2-5
A	<i>Pinus patula</i> Schltld. & Cham. PLANTAGINACEAE	3-4	3-5
H	<i>Penstemon gentianoides</i> (Kunth) Poir. POACEAE	4-5, 7-11	5-6,8-12
H	<i>Agrostis toluensis</i> Kunth	1-4, 11-12	1-5
H	<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.		
H	<i>Calamagrostis rigens</i> Lindgr.	1-4, 9-12	2-4, 10-11
H	<i>Calamagrostis schiedeana</i>	1-2, 8-12	1-2, 11-12
H	<i>Festuca toluensis</i> Kunth	2-5, 7-11	4-5, 8-11
H	<i>Muhlenbergia macroura</i> (Kunth) Hitchc.		
H	<i>Poaceae 1</i>	1-3, 5,	1-4,6,8-9,11-1
H	<i>Stipa ichu</i> (Ruiz & Pav.) Kunth ROSACEAE	7-8,10-12	2
Ar	<i>Acaena elongata</i> L.	3-8	7-12
H	<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	1, 5-10, 12	1-3, 7-12
H	<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	6-12	6-7, 10-12
Ar	<i>Rubus trilobus</i> Ser. RUBIACEAE	3-5	6-9
H	<i>Galium aschenbornii</i> S. Schauer SCROPHULARIACEAE	4-9	5-10
Ar	<i>Buddleja cordata</i> Kunth	4-9	6-11

