



# Fenología de *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* en un bosque tropical seco de Chiapas, México

## Phenology of *Bursera simaruba* and *Bursera tomentosa* at a tropical dry forest of Chiapas, Mexico

Zuleima Guadalupe Hernández-Rodríguez<sup>1,2</sup>, Marisol Castro-Moreno<sup>1</sup>,  
Alma Rosa González-Esquinca<sup>1</sup> e Iván de-la-Cruz-Chacón<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Instituto de Ciencias Biológicas. Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

<sup>2</sup> Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Instituto de Ciencias Biológicas. Programa de Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

\* Autor de correspondencia. ivan.cruz@unicach.mx

### RESUMEN

El género *Bursera* es un componente característico de los bosques tropicales secos (BTS) de México y relevante para la conservación de estos hábitats, sin embargo, sus aspectos fenológicos son poco conocidos. Este estudio tuvo como objetivo caracterizar la fenología de *Bursera simaruba* Jacq. ex L. y *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch y evaluar su relación con las variables ambientales. El seguimiento fenológico se realizó en una zona protegida del BTS de la región florística conocida como Depresión Central en Chiapas, México durante un ciclo anual (mayo 2017- abril 2018). Se seleccionaron 50 individuos adultos de cada especie y se registró la intensidad de sus fenofases reproductivas (botón floral, flor abierta, desarrollo de frutos y permanencia de frutos) y fenofases vegetativas (brote foliar, hojas maduras, senescencia) utilizando los métodos de Fournier. La estacionalidad y sincronía de cada fase se estimó mediante estadística circular calculando el vector medio ( $\bar{r}$ ) y la prueba Rayleigh ( $Z$ ). Además, se categorizaron los tipos funcionales de su fenología vegetativa y reproductiva. Las etapas fenológicas en ambas especies fueron estacionales ( $r > 0.5$ ), la floración y brote foliar sucedieron en un periodo breve mientras que el desarrollo vegetativo y las de producción de frutos fueron etapas más extendidas. Las fenofases reproductiva y vegetativa de *Bursera simaruba* y *B. tomentosa* son similares, las variables ambientales más correlacionadas ( $r_s \geq 0.6$ ) a ellas fueron la temperatura y la humedad. El estudio de estas burseras permite conocer su dinámica en el BTS y con esto proponer planes de manejo de estas especies resiníferas.

**PALABRAS CLAVE:** estacionalidad, fenología reproductiva, fenología vegetativa, floración corta, fructificación extendida.

### ABSTRACT

The genus *Bursera* is a characteristic component of the tropical dry forest (TDF) of Mexico, however, despite being relevant for the conservation and management of the species, its biology is little known, among them, their phenological patterns and their associations with seasonal factors. The aim of this research was to characterize the phenology of *Bursera simaruba* Jacq. ex L. and *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch and to evaluate their relationship with environmental variables. The phenological study was realized in a protected area with tropical dry forest of the Central Depression from Chiapas. Fifty adult trees of each specie were selected and the intensity of four reproductive phenophases (flower bud, open flower, fruit development and permanence of fruits) and three vegetative ones (leaf bud, mature leaves, senescence) were recorded using the Fournier method. Seasonality and synchrony in each phase were estimated by circular statistics calculating the mean vector ( $\bar{r}$ ) and the Rayleigh test ( $Z$ ). Also, the functional types of vegetative phenology were categorized and that of reproductive phenology. All the phenological stages were seasonal ( $r > 0.5$ ), in both species, the flowering and leaf bud phenophases occurred in a short period while the vegetative and fruit production phenophases are the more extended stages. The reproductive and vegetative phenology of *Bursera simaruba* and *B. tomentosa* were very similar, and the most correlated environmental variables with them ( $r_s \geq 0.6$ ) were temperature and humidity. These results allow to know the phenological dynamic of *Bursera* species in the TDF, and with this, to promote management and conservation strategies of these important species.

**KEYWORDS:** seasonality, reproductive phenology, vegetative phenology, short flowering, extended fruiting.

## INTRODUCCIÓN

*Bursera* Jacq. ex L. es uno de los 25 géneros más diversos de la flora de México con 94 especies, de las cuales 73 son endémicas (Villaseñor, 2016); aun cuando su tasa de endemismo es alta (78%). Sus especies son abundantes y dominantes en el bosque tropical seco (BTS), el bosque tropical de mayor extensión en México (Miranda y Hernández, 1963; Becerra, 2005; Rzedowski, Lemos y Calderón de Rzedowski, 2005; Hernández-Pérez, González-Espinosa, Trejo y Bonfil, 2011).

Una de las características del BTS es la alternancia de las estaciones de lluvia y estiaje, que condiciona casi en su totalidad los patrones fenológicos de las plantas que lo habitan (Bezaury-Creel, 2010). La mayoría de las especies en el BTS son deciduas con la foliación en la temporada de lluvias y la senescencia al inicio o durante la temporada de estiaje, mientras que su fase reproductiva sucede durante el periodo de sequía (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Trejo-Vázquez, 1999; Singh y Kushwaha, 2006; Singh y Chaturvedi, 2018). Sin embargo, ciertas especies muestran fenología menos común, como follaje perenne o la reproducción durante el periodo de lluvias (Choat, Ball, Luly y Holtum, 2005; Rojas-Jiménez *et al.*, 2007). Los patrones fenológicos foliares en los BTS según Borchert, Rivera y Hagnauer, (2002) están relacionados con la distribución de la precipitación y con la fisiología de cada especie. Rivera y Borchert (2001) y Singh y Kushwaha (2005) han observado varios patrones fenológicos foliares en estos ambientes, que incluyen las especies deciduas, brevedeciduas, semi-siempreverdes, perennes y de hojas intercambiables. Con relación a la fenología reproductiva, hay especies que florecen y fructifican junto con la senescencia foliar, generalmente durante la estación seca, pero otras florecen y fructifican durante la estación lluviosa (Borchert, Meyer, Felger y Porter-Bolland, 2004).

Los estudios de fenología han sido de utilidad para entender la temporalidad de los eventos biológicos cíclicos y su relación con la estacionalidad (Williams-Linera y Meave, 2002); el patrón fenológico de las plantas es el indicador biológico más mencionado del cambio climático

antropogénico, porque es susceptible a las variables ambientales en espacio y tiempo (Alvarado Foroughbakhch, Jurado-Ybarra y Rocha, 2002; Workie y Debella. 2018). El conocimiento de esta variación es fundamental para los modelos globales de captura de carbono, la predicción precisa del cambio climático futuro y la estimación de los cambios en los principales servicios del ecosistema (Wolkovich y Ettinger, 2014).

*Bursera simaruba* Jacq. ex L. (palo mulato) y *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch (estoraque) son especies comunes del bosque tropical seco del sureste de México (Rzedowski *et al.*, 2005; Bezaury-Creel, 2010). *B. simaruba* se ha registrado en 40 municipios del Estado de Chiapas, mientras que *B. tomentosa* en ocho (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio], 2019). Ambas especies tienen importancia ecológica y económica debido a que son especies pioneras con una densidad alta en sus comunidades (Gutiérrez-Granados, Perez-Salicrup y Dirzo, 2011), además de su empleo en la medicina tradicional y utilización como cercas vivas, forraje y en la producción de miel (Rzedowski y Calderón, 1996; Porter-Bolland, 2003; Castillo, Sanabria, Hidalgo y Perozo, 2005

Se conoce la descripción fenológica de pocas especies del género *Bursera* y de los factores que la determinan (Núñez-Cruz, Meave y Bonfil, 2018), en general se sabe que son de follaje caducifolio en época de seca, que florecen de marzo a junio y fructifican a lo largo del año principalmente en mayo y junio (Rzedowski *et al.*, 2005; Rojas-Rodríguez y Torres-Córdoba, 2011, Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2015). Particularmente con *B. simaruba* se han realizado algunos estudios fenológicos: Daubenmire (1972), en un bosque tropical semideciduo al noroeste de Costa Rica, caracterizó la fenología vegetativa, señalando que el rebrote de hojas sucede antes de que termine la estación seca. Borchert *et al.* (2002) monitorearon la fenología durante una sequía severa anormal en bosques semicaducifolios de Costa Rica, a diferencia de otras especies que respondieron con cambios en su fenología vegetativa, *B. simaruba* conservó sus patrones fenológicos. De manera consistente, Valdez-Hernández *et al.* (2011) observaron que la fenología



vegetativa y reproductiva fueron similares en años consecutivos y en sitios con diferencias microclimáticas, su fenología foliar fue catalogada como decidua con brotación de hojas en primavera y senescencia foliar durante la estación seca y fría. La floración sucedió en los meses más calientes de la estación seca, mientras que los frutos se desarrollan durante todo el año. De *B. tomentosa* solo se ha señalado su fenología decidua sin datos de su patrón fenológico (Werger, de-Bok y Orange, 1991).

Por lo antes mencionado, estudiar los aspectos fenológicos de estas burseras en otros sitios puede contribuir a tener un panorama más completo de la biología de estas especies dominantes en el BTS. En este estudio se planteó responder ¿Cuáles son los patrones fenológicos de estas especies y cuál su asociación a los factores estacionales, humedad relativa, temperatura y precipitación? ¿Cuáles son sus similitudes y diferencias? ¿Siguen los mismos patrones de otras especies de burseras en los diferentes BTS? Dados los antecedentes se hipotetizó que la floración y el inicio de la foliación se asocian con las variables ambientales del final de la temporada seca (aumento de la humedad relativa y temperaturas altas), mientras que la senescencia foliar con las temperaturas más bajas de la estación seca. También se intuyó que ambas especies, debido a que comparten características genéticas y ambiente, se comportarían de manera similar en la mayoría de sus fenofases foliares y reproductivas, sin embargo, algunas fenofases deberían tener particularidades en la duración.

## OBJETIVOS

El presente estudio tuvo como objetivos caracterizar la fenología de *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* y evaluar la relación de las fenofases reproductivas (botón floral, flor abierta, desarrollo de frutos y permanencia de frutos) y fenofases vegetativas (brote foliar, hojas maduras, senescencia) con las variables ambientales del BTS del Área Natural Protegida “Villa Allende” en Chiapas, México donde se desarrollan.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio se localiza dentro de los límites del vértice 4 “La Chacona” en el Área Natural Protegida “Los terrenos forestales de Villa Allende” (Zona Protectora Forestal Vedada), que abarca parte de los Municipios de Tuxtla Gutiérrez, San Fernando y Berriozábal, Chiapas, México (Diario Oficial de la Federación [DOF], 1939). Dentro del vértice 4 se identificó un sendero ya establecido con una extensión cercana a 5 km, la zona de observación inicia en las coordenadas 16°48'11.7''N, 093°11'18.7''O y finaliza en las coordenadas 16°47'28.5''N, 093°11'16.1''O. Ambas especies conviven en esta zona de estudio. Un ejemplar de cada especie fue ingresado al herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, para su confirmación.

Las condiciones climáticas fueron caracterizadas en dos temporadas: la temporada de lluvias (mayo a octubre) con eventos de precipitación por arriba de los 40 mm mensuales y la temporada de estiaje (noviembre a abril) con eventos de precipitación menores a 40 mm mensuales (Fig. 1). Los valores diarios de temperatura y humedad relativa se registraron cada 30 minutos en el sitio de estudio con un sensor electrónico de datos marca Extech modelo RHT 10 colocado en la parte media del transecto, mientras que los datos de precipitación se tomaron de la estación meteorológica cercana (16°47'10''N, 093°07'00''O, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México).

### Observaciones fenológicas

Dentro de los límites establecidos como zona de recolecta, se reconoció a una población con alrededor de 200 individuos de cada especie de *Bursera*, ambas cohabitando de manera estrecha y con una distribución mezclada. Se seleccionaron 50 individuos al azar de cada especie (con diámetro a la altura de pecho mayor a 20 cm), de tal forma que quedaran homogéneamente distribuidos desde el inicio

hasta el fin del transecto. Las fenofases consideradas para la fenología vegetativa fueron, brote foliar, hoja madura, senescencia. Para la fenología reproductiva fueron botón floral, flor abierta, desarrollo de frutos y permanencia de frutos. El estudio se realizó de mayo de 2017 a abril de 2018. Las observaciones se realizaron mensualmente (fenología vegetativa) y quincenalmente (fenología reproductiva) por dos observadores.

El índice de intensidad o frecuencia relativa de cada fenofase se estimó mediante el método de Fournier (1974) con la escala semicuantitativa de cinco categorías (0-4), considerando a la copa total de cada árbol como el total (100%) con intervalos de 25% entre las categorías, como se describe a continuación: 0= ausencia de la fenofase observada (0%); 1= una cuarta parte de la copa presenta la fenofase observada (25%); 2= la mitad de la copa presenta la fenofase observada (50%); 3= tres cuartas partes de la copa del árbol presenta la fenofase (75%); 4= el total de la copa presenta la fenofase (100%). Con la estimación del

índice de intensidad de cada fenofase, se calculó el índice de actividad (IA) mediante la siguiente ecuación (RB):

$$IA = \left[ \frac{\sum \text{categorías fenológicas}}{\text{total de categorías}} \right] \times 100$$

(número de individuos)

También se determinó el tipo funcional de la fenología vegetativa de acuerdo con las categorías utilizadas por Rivera *et al.* (2002) y Kushwaha y Singh (2005): brevicaducifolio cuando el periodo de caducidad foliar es menor a 4 meses; caducifolio: árboles sin hojas por más de cuatro meses; semisiempreverde: cuando pierden las hojas por un periodo breve (de días a pocas semanas).

El patrón de duración de la fenología reproductiva (floración y fructificación) se categorizó de acuerdo con las clases de amplitud y regularidad establecidas para la floración por Newstrom *et al.* (1994): floración o fructificación breve: <1 mes; floración o fructificación intermedia: 1 mes - 5 meses; y floración o fructificación extendida: >5 meses.

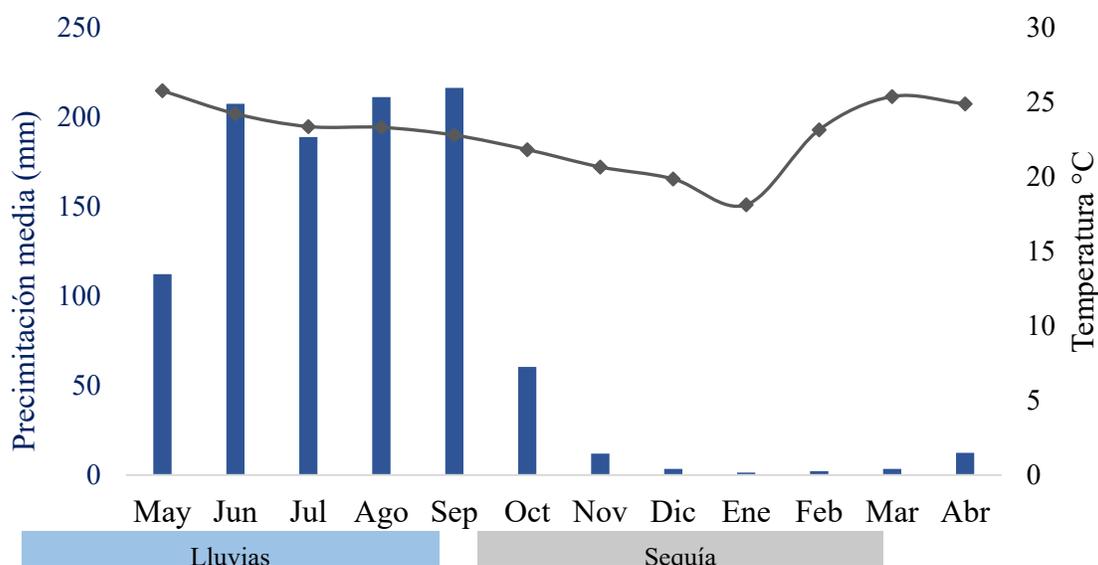


FIGURA 1. Caracterización ambiental del bosque tropical seco (BTS) Área Natural Protegida “Villa Allende”, Chiapas, México de acuerdo con la temperatura y precipitación.



## Análisis estadístico

Los datos fenológicos del índice de actividad fenológica fueron analizados mediante estadística circular con una versión de prueba del software Oriana 4.0 (Kovach, 2018), de acuerdo con Morrellato *et al.* (2010); para describir los patrones fenológicos de las especies se calculó el ángulo o vector medio ( $\mu$ ), para ello inicialmente cada uno de los días muestreados se convirtió a un ángulo ( $\alpha$ ) de la escala circular mediante la fórmula

$$\alpha = (360^\circ)(X)/k$$

donde:

X = día del mes en que ocurrió el muestreo

k = número total de días del año

posteriormente, el ángulo promedio se calculó de acuerdo con Zar (2010). El ángulo medio representa el promedio de los datos de actividad fenológica (índice de intensidad).

También se determinó la longitud del vector ( $r$ ) que varía entre 0 y 1, valores altos ( $> 0.5$ ) indican el grado de agregación temporal o sincronía de las fenofases (Morellato, Alberti y Hudson, 2010; Sigrist *et al.*, 2018). La prueba de Rayleigh ( $Z$ ) (Zar, 2010) fue aplicada para probar la hipótesis nula de que la población no tiene una dirección media.  $H_0$ : la muestra de la población se distribuye uniformemente a través del año, mientras que para  $H_A$ : la muestra de la población no muestra uniformidad. Si la hipótesis nula es rechazada, los datos no se distribuyen uniformemente en el año; es decir, existe una estacionalidad de la fenofase.

Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ) con el programa estadístico PAST (Hammer, Harper y Ryan, 2001) para determinar el grado de asociación de la actividad fenológica de cada fenofase con las variables ambientales. Para utilizar los datos ambientales (temperatura, humedad relativa y precipitación) en forma pareada con los fenológicos se realizaron los promedios y sumatorias mensuales correspondientes a cada variable ambiental. Para las fenofases de botón y flor abierta los promedios de las variables ambientales se calcularon

quincenalmente en correspondencia con el registro fenológico.

## RESULTADOS

### Fenología de *Bursera simaruba*

#### Fenología reproductiva

Las fases de la floración (botón floral y flor abierta) fueron unimodales y sincrónicas ( $r > 0.95$ ; Fig. 2; Tabla 1), sucedieron en un periodo único y corto durante la temporada de estiaje (entre marzo y mayo); la fase de botón floral alcanzó su intensidad fenológica máxima en abril (56.5%) y la de flor abierta (antesis) entre abril y mayo (40%-45%), por lo que la intensidad media estimada entre estas difiere en dos semanas. La etapa de botón floral se estimó en la segunda semana de abril ( $\mu = 98.884^\circ$ ) y la de flor abierta a fin del mes ( $\mu = 117.595^\circ$ ); los botones mostraron una correlación con la temperatura ( $r_s = 0.752$ ,  $p = 0.004$ ), mientras que en las flores no es tan clara ( $r_s = 0.51$ ,  $p = 0.089$ ).

Las fructificación fue una etapa que prácticamente abarcó todo el año, para un mejor análisis, en este estudio se dividió en dos fases (frutos en desarrollo y permanencia de frutos), la fase de desarrollo se consideró terminada cuando los frutos visiblemente alcanzaron su tamaño final, la fase fue estacional ( $r = 0.744$ ) y sucedió prácticamente desde el inicio de lluvias (de abril a septiembre), con una actividad máxima en julio (60%) y actividad media estimada en la segunda semana de este mes ( $\mu = 191.757^\circ$ ); al alcanzar el tamaño final, la fase fue considerada como permanencia de frutos, la cual transcurrió de octubre a abril del siguiente ciclo; este periodo amplio resultó en una fase semi-estacional ( $r = 0.527$ ), con el índice de actividad más alta en octubre (47%) y la media estimada a inicios de enero ( $\mu = 8.966^\circ$ ); ambas fenofases mostraron una alta correlación con la precipitación, el desarrollo de frutos tiene una correlación directa ( $r_s = 0.845$ ,  $p = 0.0005$ ) mientras que la permanencia de frutos muestra una correlación inversa ( $r_s = -0.65$ ,  $p = 0.02$ ).

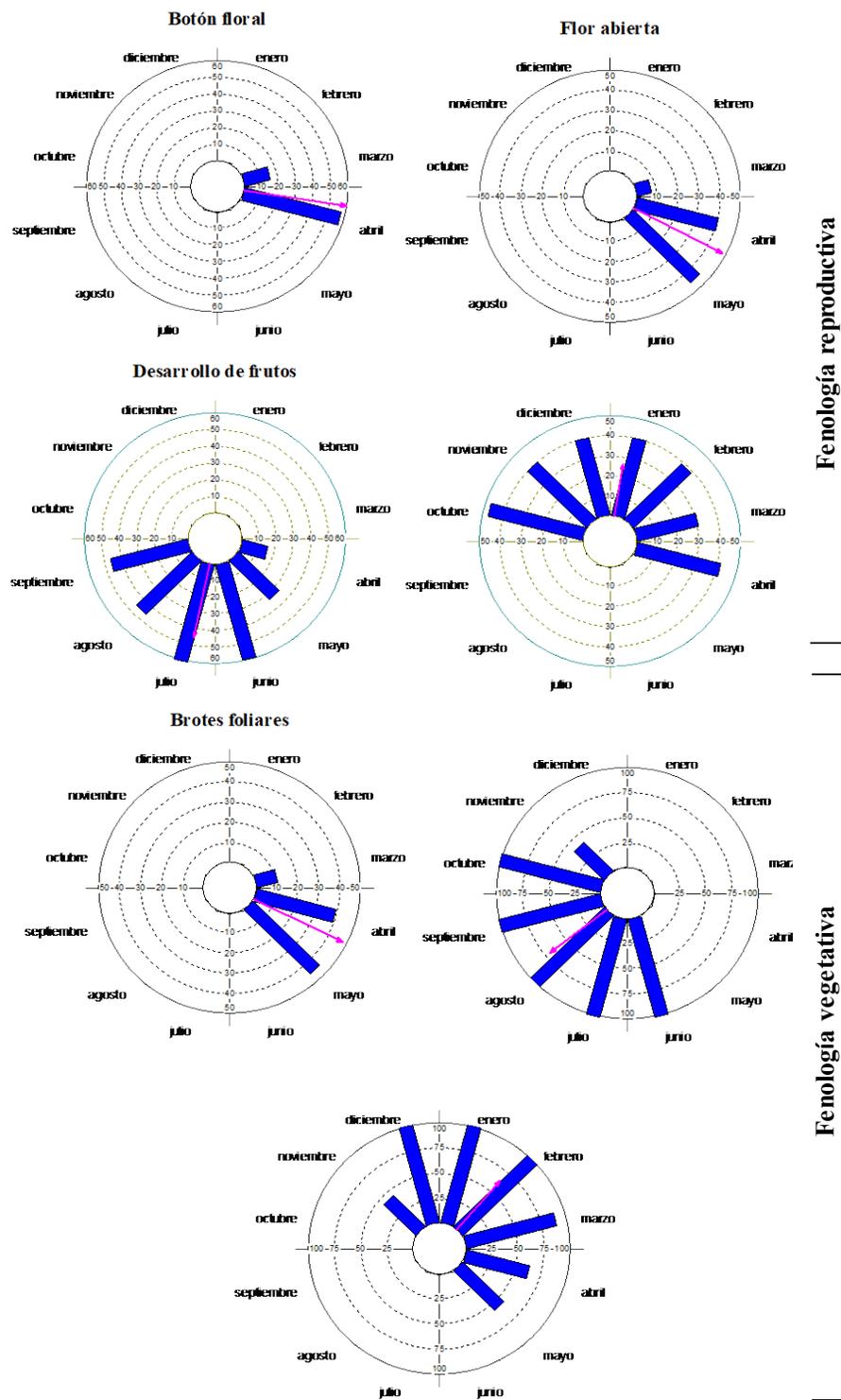


FIGURA 2. Fases fenológicas de *Bursera simaruba* durante un ciclo anual. Análisis de estadística circular, se representa el índice de actividad fenológica en cada mes (barras) y el vector promedio  $r$  (flecha).



TABLA 1. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicado para las etapas de fenología vegetativa y reproductiva de *Bursera simaruba*.

Fenofase	Etapas	Número de observaciones	Media del vector ( $\mu$ )	Fecha media	Longitud media del vector ( $r$ )	Test de Rayleigh ( $Z$ )
Floración	Botón floral	72	98.884°	10-abr	0.989	70.412
	Flores abiertas	92	117.595°	29-abr	0.958	84.429
Fructificación	Desarrollo de frutos	258	191.757°	13-jul	0.744	142.969
	Permanencia de frutos	277	8.966°	09-ene	0.527	76.822
Foliación	Brotos foliares	94	116.42°	28-abr	0.951	85.023
	Hojas desarrolladas	542	231.409°	23-ago	0.7	265.535
Senescencia	Ausencia de hojas	551	40.619°	10-feb	0.635	221.904

Para obtener la fecha media se convirtió a los días del año a grados. \*Valor de significancia  $P < 0.005$ .

### Fenología vegetativa

La presencia de brotes foliares fue una fenofase estacional, unimodal y sincrónica ( $r = 0.951$ ), perduró de marzo a mayo, con una intensidad media estimada en abril y un índice de actividad máxima en mayo (44.5%), coincidió con la floración; la permanencia de las hojas maduras significó una fenofase estacional, multimodal y sincrónica ( $r = 0.7$ ), un poco más extendida hacia la temporada de lluvias (de junio a noviembre), y coincidió con la presencia de los frutos en desarrollo. La senescencia foliar fue multimodal y prolongada (de noviembre a mayo), ligeramente estacional y sincrónica ( $r = 0.635$ ;  $Z = 221.904$ ,  $P < 0.005$ ), incluso hubo una convergencia de abril a mayo con los brotes foliares del siguiente ciclo fenológico y con los frutos desarrollados en la temporada de estiaje. La fenofase de brotes foliares estuvo asociada a la temperatura ( $r_s = 0.752$ ,  $p = 0.004$ ), la de hojas maduras con la humedad ( $r_s = 0.927$ ,  $p < 0.0001$ ) y la de senescencia de noviembre a mayo se asocia inversamente con la precipitación ( $r_s = -0.912$ ,  $p < 0.0001$ ).

### Fenología de *Bursera tomentosa*

#### Fenología reproductiva

Las fases de botón floral y flor abierta (Fig. 3) fueron estacionales, unimodales, sincrónicas y de periodo breve (2 meses a 3 meses) (Fig. 4; Tabla 2). La fase de botón floral tuvo la máxima actividad fenológica en abril (28.25%) y la de flor abierta en mayo (88%). Contrario a lo observado en *B. simaruba*, estas fenofases no estuvieron correlacionadas a la misma variable ambiental; la de botón floral estuvo inversamente correlacionada con la humedad relativa ( $r_s = -0.639$ ,  $p = 0.025$ ) y la de flor abierta con la temperatura ( $r_s = 0.591$ ,  $p = 0.042$ ). La fase de frutos en desarrollo también fue estacional, sincrónica y relativamente corta (4 meses) con mayor actividad fenológica en junio (33%) y una alta correlación con la precipitación ( $r_s = 0.819$ ,  $p = 0.001$ ), en contraste, la permanencia de frutos desarrollados ocurrió durante un lapso extendido (octubre a marzo), con el índice de actividad fenológica más alto en octubre (21%) y con una correlación negativa con la temperatura ( $r_s = -0.668$ ,  $p = 0.017$ ).

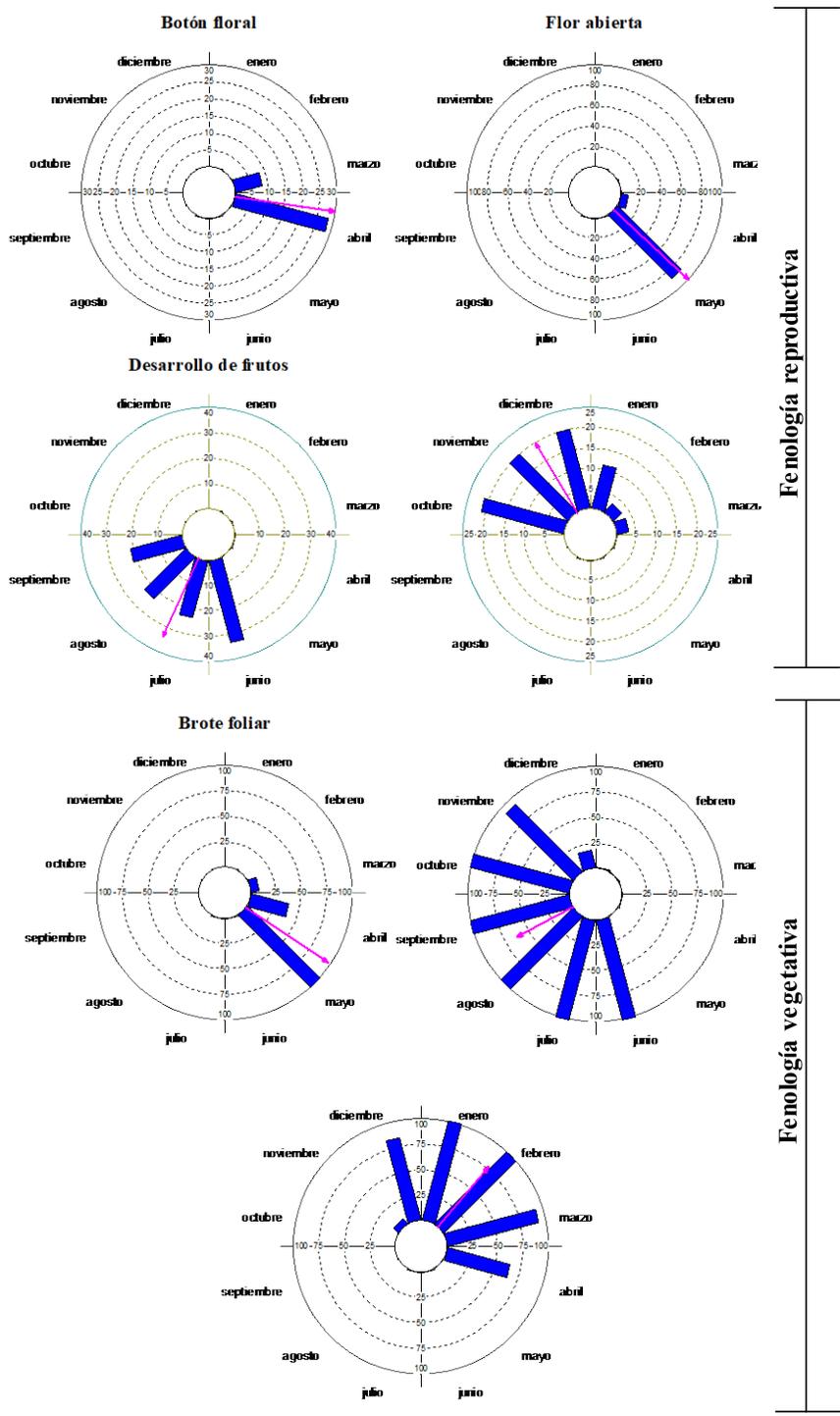


FIGURA 3. Fases fenológicas de *Bursera tomentosa* durante un ciclo anual. Análisis de estadística circular, se representa el índice de actividad fenológica en cada mes (barras) y el vector  $r$  (flecha).

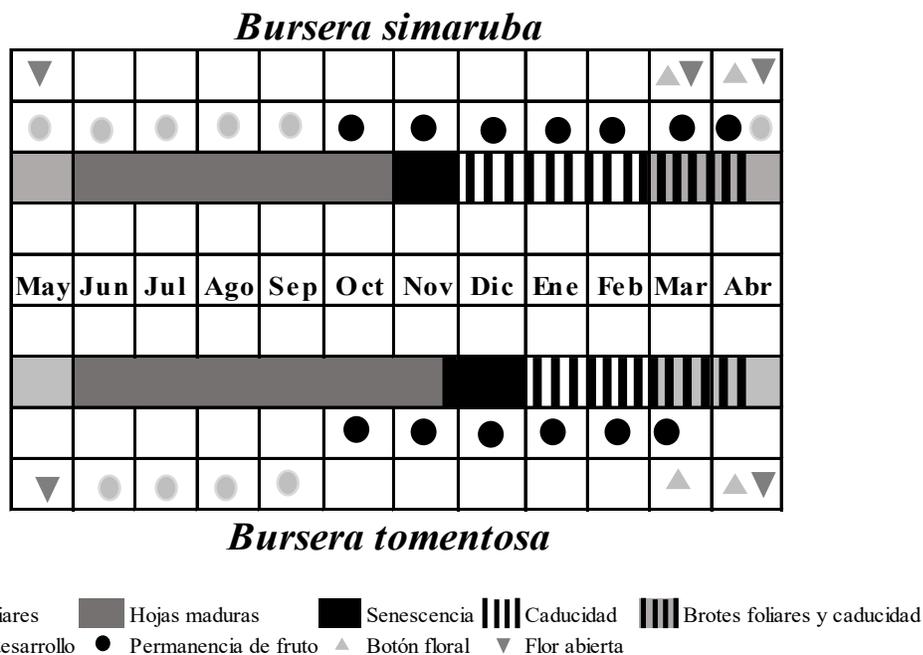


FIGURA 4. Categorización de los tipos funcionales de la fenología vegetativa *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* de acuerdo con Kushwaha y Singh, (2005) y del patrón de duración de la fenología reproductiva de acuerdo con Newstrom *et al.* (1994).

TABLA 2. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicado para las etapas de fenología vegetativa y reproductiva de *Bursera tomentosa*

Fenofase	Etapa	Número de observaciones	Media del vector ( $\mu$ )	Fecha media	Longitud media del vector ( $r$ )	Test de Rayleigh ( $Z$ )
Floración	Brotes florales	36	98.467°	10-abr	0.988	35.128
	Flores abiertas	95	132.869°	14-may	1	95
Fructificación	Desarrollo de frutos	100	204.136°	26-jul	0.84	70.572
	Permanencia de frutos	78	328.807°	29-nov	0.795	49.256
Foliación	Brotes foliares	146	124.276°	06-may	0.965	136.069
	Hojas desarrolladas	613	241.755°	02-sep	0.624	238.999
Senescencia	Ausencia de hojas	445	40.228°	10-feb	0.774	266.507

Para obtener la fecha media se convirtió a los días del año a grados. \*Valor de significancia  $P < 0.005$ .

### Fenología vegetativa

La fase de brotes foliares fue estacional, unimodal y sincrónica ( $r = 0.965$ ), coincidió con la aparición de los botones florales y de las flores abiertas, los brotes se desarrollaron durante la transición de la temporada de estiaje a lluvias (marzo a mayo), con el índice de actividad más elevado en mayo (100%) y la media estimada en la primera semana de ese mes ( $\mu = 124.276^\circ$ ); la mayor correlación observada fue con la temperatura ( $r_s = 0.752$ ,  $p = 0.004$ ). La presencia de hojas maduras fue más prolongada en comparación con *B. simaruba* y coincidió tanto con los frutos en desarrollo como desarrollados, la actividad fenológica más elevada ocurrió de junio a octubre (100%) y la media a inicios de septiembre ( $\mu = 241.755^\circ$ ), con fuerte correlación con la humedad relativa ( $r_s = 0.936$ ,  $p < 0.0001$ ). La senescencia del follaje fue una fenofase estacional ( $r = 0.774$ ) y extensa (noviembre a abril) con mayor actividad fenológica durante el estiaje (enero y febrero) y una fuerte correlación negativa con la precipitación ( $r_s = -0.922$ ,  $p < 0.0001$ ).

Por último, de acuerdo con las clases de amplitud y regularidad establecidas por Newstrom, Frankie y Baker (1994), los periodos fenológicos aquí descritos indicarían un patrón de duración breve de las fenofases de botón floral (2 meses) y flor abierta (2 meses - 3 meses) en ambas especies. En tanto que para la fenofases reproductivas, *B. simaruba* presentó un patrón extendido en el desarrollo de frutos (6 meses), mientras que el de *B. tomentosa* fue intermedio (4 meses). El patrón de duración de la permanencia de frutos fue prolongado para ambas especies (>5 meses) (Fig. 4)

## DISCUSIÓN

### Fenología reproductiva

La actividad principal de la fenología floral de *B. simaruba* y *B. tomentosa* sucedió al final de la estación de estiaje e inicio de las lluvias (de abril a mayo), condiciones similares durante la floración de *B. simaruba* fueron observados en otros BST; en Yucatán, México, Valdez-Hernández, Andrade y Jackson, (2010) registraron la floración en los

meses más cálidos y secos (abril y mayo); mientras que en Colombia, Berdugo-Lattke y Rangel-Ch (2015) cuantificaron la intensidad más alta en marzo (23% de los ejemplares estudiados). La floración al final del estiaje parece ser constante, Frankie, Baker y Opler, 1974 reportaron el mismo patrón en bosques secos en la cuenca del Pacífico de Costa Rica, lo que indicaría que es una especie cuya floración está asociada a condiciones de sequía y altas temperaturas. Estos últimos también observaron que *B. tomentosa* floreció de mayo a agosto, mientras que en el presente estudio la floración fue más corta, prácticamente de abril a mayo, lo que demostraría la plasticidad fenotípica de la especie.

Aunque la floración coincide en tiempo, hay diferencias que hacen que el periodo floral distintivo de *B. tomentosa* sea más corto, sustancialmente sus botones florales se presentaron en abril y la antesis en mayo, en tanto que *B. simaruba* produjo botones florales en marzo y abril, con la antesis en abril y mayo.

El patrón de fenología floral del género *Bursera* está asociada al fin de la temporada de secas o muy tempranamente a la estación lluviosa en los BTS, por ejemplo, para *Bursera graveolens* la floración sucede durante la transición de la temporada seca y la de las lluvias (Morgan y José, 2013); mientras que *B. bicolor*, *B. biflora*, *B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. glabrifolia*, *B. grandifolia*, *B. lancifolia*, *B. submoniliformis*, *B. aptera*, *B. arida*, *B. fagaroides* y *B. schlechtendalii* de los BTS del centro de México, florecen al iniciar la temporada de lluvias, particularmente una semana después de las primeras precipitaciones (Ramos-Ordoñez, Arizmendi y Marquez-Guzman, 2012).

Según Valdez-Hernández *et al.* (2011) *B. simaruba* florece en la estación seca debido a su capacidad de reservar agua en su tallo de madera blanda o para obtenerla de fuentes subterráneas. Esto a su vez pudiera estar asociada a mecanismos foliares como reducir la transpiración antes de desprender todas sus hojas (Reich y Borchert, 1984).

Singh y Kushwaha (2006) proponen cinco tipos funcionales de floración para los árboles de los BTS de la India que dependen de las condiciones climáticas: 1) floración de verano; 2) floración en temporada de lluvia; 3)



floración otoñal; 4) floración invernal; y 5) floración en el periodo de sequía. Las burseras de este estudio pudieran ser incluidas en las del último tipo, ya que su episodio floral antecedió a las primeras lluvias de la temporada.

Frankie *et al.* (1974) registraron la presencia de frutos maduros en abril (al final de la sequía) para *B. simaruba* y de agosto a octubre (temporada de lluvias) para *B. tomentosa*, algo que difiere de los resultados obtenidos en este estudio, ya que los frutos inician su desarrollo en abril-mayo y llegan a su tamaño final en octubre. Declarar la madurez de los frutos de las burseras es algo complejo, dado que después de alcanzar el tamaño final son pocos los cambios morfológicos que exhiben en este largo periodo, observaciones personales sugieren que un buen indicador de madurez es la visita de aves que se alimenta de los frutos.

El periodo de fructificación de ambas especies fue largo, en *B. simaruba* el desarrollo de frutos y su permanencia fueron temporalmente simétricos (6 meses cada uno), mientras que en *B. tomentosa* el periodo de formación fue más rápido (4 meses) que la permanencia y dispersión (seis meses).

Las observaciones en Yucatán, México (Valdez-Hernández *et al.*, 2010), Colombia (Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2015) y Costa Rica (Frankie *et al.*, 1974) coinciden al señalar que la fructificación de *B. simaruba* es prolongada (cercana a nueve meses) y que el desarrollo de frutos sucede prácticamente durante la temporada de lluvias y su maduración durante la época de secas e incluso se empalma con la nueva floración. La superposición de las fenofases de frutos maduros y brotes florales del nuevo ciclo en *B. simaruba* fue observada también por Hulshof, Stegen, Swenson, Enquist, y Enquist (2012) y por Valdez-Hernández (2015). En este estudio no se alcanzó a detectar el traslape de dos ciclos consecutivos de fructificación, pero Valdez-Hernández *et al.* (2010) sí.

Otras burseráceas también presenta un periodo largo de maduración de frutos, *Bursera graveolens* inicia su fructificación en la última semana de abril y alcanza la madurez en la primera semana de junio (Morgan y José, 2013), otros géneros como *Boswellia papyrifera* y *Boswellia serrata* tienen periodos completos de fructificación de tres y

cuatro meses respectivamente (Singh y Kushwaha, 2006; Zinaw, 2012).

Ramos Ordoñez *et al.* (2012) agruparon a un conjunto de burseras según la duración de su fructificación, un grupo con un periodo más corto (de junio a diciembre: *B. bicolor*, *B. biflora*, *B. bipinnata* y *B. copalifera*) y otro con un periodo extenso (junio a mayo: *B. aptera*, *B. arida*, *B. fagaroides* y *B. schlechtendalii*), las burseras de este estudio, pertenecerían al segundo, debido a que su permanencia de frutos es prolongada.

### Fenología vegetativa

Los patrones fenológicos vegetativos de los BTS han sido bien documentados (Rivera *et al.*, 2002; Kushwaha y Singh, 2005; Singh y Kushwaha, 2006; Kushwaha, Tripathi y Singh, 2010; Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2015; Kushwaha *et al.*, 2015), indicando que pueden coexistir especies de hábitos perennes, de intercambio foliar, brevi-caducifolias y caducifolias. De acuerdo con las características que presentan *B. simaruba* y *B. tomentosa*, pueden considerarse de tipo funcional caducifolio, con la senescencia de las hojas al inicio de la sequía, con un lapso de más de 4 meses sin hojas y la foliación desde los inicios de las lluvias. Otras burseráceas han sido registradas también como caducifolias, incluyendo a *Bursera arborea*, *Bursera heteresthes* (Bullock y Solis-Magallanes, 1990) y *Boswellia serrata* (Singh y Kushwaha, 2006), en contraste con *Bursera microphylla* que presenta follaje perenne (Ávila-Lovera, 2020).

Las observaciones de Frankie *et al.* (1974), en los BTS de Costa Rica, coinciden en lo general con las de este estudio, para *B. simaruba* se observó la senescencia foliar en la estación de secas (de noviembre a marzo) y para *B. tomentosa* de octubre a abril, esta última especie parece mantener por más tiempo sus hojas. Valdez-Hernández *et al.* (2010) también registraron la caída de hojas de *B. simaruba* durante la estación seca y más fría (noviembre a marzo) en los BTS de Yucatán, México.

Periodos únicos de brotación son comunes en el BTS y se han observado para estas burseras; en Costa Rica fueron registrados periodos similares (de mayo a junio) en

las dos especies (Frankie *et al.*, 1974), ligeramente desfasados a los aquí observados (de marzo a mayo), pero probablemente alineados al principio de las lluvias. *B. simaruba* presentó una cobertura foliar máxima de agosto a octubre en Yucatán, México (Valdez-Hernández *et al.*, 2010), coincidiendo con el periodo de junio a noviembre para la fenofase que se denominó presencia de hojas maduras.

La presencia de hojas maduras converge con el desarrollo de frutos en ambas especies, indicando una asociación que permite captar recursos fotosintéticos y destinarlos para crecer y sostener el desarrollo de semillas, las dos fases suceden durante la estación de lluvias. En contraste la floración coincide con el rebrote foliar al final del estiaje, cuyos recursos deben provenir de las reservas de los tallos o raíces. Estos mecanismos de asignación de recursos es parte de las estrategias de supervivencia (Bazzaz, Ackely y Reekie, 2000), en este caso adaptadas a las condiciones del BTS.

La duración de la temporada de lluvias y la disponibilidad de agua en el suelo son importantes en estos patrones, pues los árboles caducifolios deben rehidratarse antes de su periodo de foliación (Borchert, 1994; Borchert *et al.*, 2002). En este estudio se observó que la humedad relativa y la temperatura influyen de forma directa sobre la fenología foliar de ambas especies de *Bursera*. En contraste con estudios fenológicos que señalan la existencia de una correlación negativa de la floración con la temperatura y del periodo de fructificación con la precipitación (Sobrinho *et al.*, 2013); también se ha encontrado que la caída de las hojas muestra una correlación negativa con la temperatura media mensual (Sigríst *et al.*, 2018).

Debido a que la temperatura, la humedad relativa y la precipitación son los principales factores que definen al BTS (Rzedowski, 2006), las propiedades estructurales y ecofisiológicas de su vegetación están estrechamente relacionadas con la duración y estacionalidad del periodo de sequía, que condiciona las adaptaciones asociadas a evitar, escapar o tolerar al estrés hídrico; es decir, son los principales factores ambientales que definen a los grupos

fenológicos funcionales que habitan este tipo de bosques (Valdez-Hernández, 2008; Kushwaha *et al.*, 2015).

Varias fenofases fueron estacionales y sincrónicas ( $r > 0.7$ ). De acuerdo con Morellato *et al.* (2010) el valor alto de  $r$  indica un estado de agregación de las fenofases. Esta sincronía de actividad fenológica puede estar asociada a la amplitud o duración de la fenofase en cuestión. Por ejemplo, en *B. simaruba* y *B. tomentosa* hay una correlación entre la alta sincronía de la floración y la poca duración de esta fenofase ( $r > 0.96-1.0$ ), así como la baja sincronía está relacionada con la larga permanencia de frutos de *B. simaruba* ( $r = 0.57$ ) o el inicio más pronto y prolongado de la senescencia foliar ( $r = 0.63$ ). El periodo prolongado del desarrollo y madurez de los frutos (casi todo el año) genera ventajas en su dispersión ya que, de esta forma, las semillas se dispersan al final de la temporada de sequía y germinan desde el inicio de la próxima temporada de lluvias. En contraparte, los periodos rápidos de brotes foliares podrían permitir tener hojas prontamente para captar recursos fotosintéticos, en tanto que las fases florales breves y elevada sincronía puede ser una estrategia para evitar la competencia por los polinizadores (Frankie *et al.*, 1974), pero quizá también representaría una desventaja, Ramos Ordoñez *et al.* (2008) en *Bursera morelensis* señalan una breve floración de dos semanas con desfase entre las flores femeninas (con duración de hasta 4 días) y masculinas (hasta 7 días), que podría ocasionar la no coincidencia en su polinización y/o polinizadores. La partenocarpia de frutos es frecuente en este género botánico, que pudiera ser consecuencia de la breve exposición de las flores (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012).

## CONCLUSIONES

La fenología reproductiva y vegetativa de *Bursera simaruba* y *B. tomentosa* son similares; las fases reproductivas de botón floral y flor abierta suceden durante periodos breves (1-2 meses) mientras que las de fructificación son más prolongadas; en tanto que el patrón fenológico vegetativo se puede clasificar como del tipo funcional caducifolio, por conservar su follaje durante la temporada de lluvias y perderlo durante la temporada de estiaje. Las



variables ambientales que estuvieron correlacionadas con la fenología de *Bursera simaruba* y *B. tomentosa* fueron la temperatura y la humedad relativa que antecede a las lluvias. Este estudio ayuda a comprender la dinámica de los cambios de las fenofases de estas especies, lo cual es un referente de información para evaluaciones en las variaciones fenológicas ante cambios ambientales o bien como referentes del conocimiento de su periodo reproductivo para hacer un mejor uso y manejo de las especies para su conservación.

## RECONOCIMIENTOS

La primera autora agradece la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) para cursar la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (Unicach) (No. beca: 463077, No. CVU: 818646). Se agradece al Mtro. Eduardo Alejandro Chong Rodríguez por su ayuda en salidas de campo.

## REFERENCIAS

- Alvarado Vázquez, M., A., Foroughbakhch Pournavab, R., Jurado Ybarra, E., & Rocha, A. (2002). El cambio climático y la fenología de las plantas. *Ciencia UANL*, 5(4), 493-500.
- Ávila-Lovera, E., Garcillán, P., P., Silva-Bejarano, C., & Santiago, L., S. (2020). Functional traits of leaves and photosynthetic stems of species from a sarcocaulous scrub in the southern Baja California Peninsula. *American Journal of Botany*, 107(10), 1410-1422. doi:10.1002/ajb2.1546
- Bazzaz, F., A., Ackerly, D., D., & Reekie, E., G. (2000). Reproductive allocation in plants. En M. Fenner (Ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 1-29). Oxon, UK: CABI Publishing.
- Becerra, J. X. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(31), 10919-10923. doi: 10.1073/pnas.0409127102
- Berdugo-Lattke, M., L., B., & Rangel-Ch, J., O. (2015). Composición florística del bosque tropical seco del santuario "Los Besotes" y fenología de especies arbóreas dominantes (Valledupar, Cesar, Colombia). *Colombia forestal*, 18(1), 87-103. doi: 10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a05
- Bezaury-Creel, J. (2010). Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. En: E. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinosa, E. Bezaury, E. & R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas bajas caducifolias* (pp. 21-40). México: Conabio.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest. *Ecology*, 75(5), 1437-1449. doi: 10.2307/1937467
- Borchert, R., Meyer, S., A., Felger, R., S., & Porter-Bolland, L. (2004). Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography*, 13(5), 409-425. doi: 10.1111/j.1466-822X.2004.00111.x
- Borchert, R., Rivera, G., & Hagnauer, W. (2002). Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1), 27-39. doi: 10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x
- Bullock, S., H., & Solis-Magallanes, J., A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1), 22-35. doi: 10.2307/2388716
- Castillo, M., Sanabria, M., E., Hidalgo, C., & Perozo, Y. (2005). Características anatómicas del tallo de bálsamo de incienso (*Bursera tomentosa* (Jacq.) Tr. & Planch.). *Bioagro*, 17(1), 17-23.
- Choat, B., Ball, M., C., Lully, J., G., & Holtum, J., A. (2005). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*, 19(3), 305-311. doi: 10.1007/s00468-004-0392
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio]. (2019). *Distribución del género Bursera simaruba y Bursera tomentosa en Chiapas, México. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México*. Recuperado de [http://www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/remib\\_distribucion.cgi](http://www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/remib_distribucion.cgi)
- Daubenmire, R. (1972). Phenology and Other Characteristics of Tropical Semi-Deciduous Forest in North-Western Costa Rica. *Journal of Ecology*, 60(1), 147-170. doi:10.2307/2258048
- Diario Oficial de la Federación [DOF]. (1939). Decreto Presidencial de la Zona Protectora Forestal Vedada, los Terrenos Forestales de Villa Allende. Recuperado de [http://www.dof.gob.mx/nota\\_to\\_imagen\\_fs.php?codnota=4482372&fecha=8/09/1939&cod\\_diario=190171](http://www.dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=4482372&fecha=8/09/1939&cod_diario=190171)
- Fournier, L., A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24(4), 422-423.
- Frankie, G., W., Baker, H., G., & Opler, P., A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the

- lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 62(3), 881-919. doi:10.2307/2258961
- Gutiérrez-Granados, G., Pérez-Salicrup, D., R., & Dirzo, R. (2011). Differential diameter-size effects of forest management on tree species richness and community structure: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 20(7), 1571-1585. doi: 10.1007/s10531-011-0046-8
- Hammer, Ø., Harper, D., A., & Ryan, P., D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9. Recuperado de [http://www.palaco-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://www.palaco-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hernández-Pérez, E., González-Espinosa, M., Trejo, I., & Bonfil, C. (2011). Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3), 964-976. doi: 10.22201/ib.20078706e.2011.3.694
- Hulshof, C., M., Stegen, J., C., Swenson, N., G., Enquist, C., A., & Enquist, B., J. (2012). Interannual variability of growth and reproduction in *Bursera simaruba*: the role of allometry and resource variability. *Ecology*, 93(1), 180-190. doi: 10.1890/11-0740.1
- Kovach, W., L. (2018). Oriana for Windows, version 4.0. Kovach Computer Services, Pentraeth. Recuperado de <https://www.kovcomp.co.uk/>
- Kushwaha, C. P., & Singh, K. P. (2005). Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1), 47-56. doi: 10.1017/S0266467404002032
- Kushwaha, C., P., Tripathi, S., K., & Singh, K., P. (2015). Diversity of leaf deciduousness in important trees of dry tropical forest, India. En S. K. Tripathi (Ed.), *Biodiversity in Tropical Ecosystems*, (pp. 177-189). New Delhi, India: Today & Tomorrow's Printers & Publishers
- Kushwaha, C., P., Tripathi, S., K., Singh, G., S., & Singh, K., P. (2010). Diversity of deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Annals of Forest Science*, 67(3), 310. doi: 10.1051/forest/2009116
- Miranda, F., & Hernández, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences*, 28, 29-179. doi: 10.17129/botsci.1084
- Morellato, L., P. C., Alberti, L., & Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. En: Hudson, I. L. & M. Keatley, (Eds.), *Phenological research: methods for environmental and climate change analysis* (pp. 339-359). Dordrecht, Netherlands: Springer. doi: 10.1007/978-90-481-3335-2\_16
- Morgan, M., & Jose, S. (2013). Increasing seed germination of *Bursera graveolens*, a promising tree for the restoration of tropical dry forests. *Tree Planters' Notes*, 56(1), 74-83.
- Newstrom, L., E., Frankie, G., W., & Baker, H., G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141-159. doi: 10.2307/2388804
- Núñez-Cruz, A., Meave, J., A., & Bonfil, C. (2018). Reproductive phenology and seed germination in eight tree species from a seasonally dry tropical forest of Morelos, Mexico: Implications for Community-Oriented Restoration and Conservation. *Tropical Conservation Science*, 11(1):1-14. doi: 1940082917749946.a
- Porter-Bolland, L. (2003). La apicultura y el paisaje maya. Estudio sobre la fenología de floración de las especies melíferas y su relación con el ciclo apícola en la Montaña, Campeche, México. *Estudios mexicanos*, 19 (2): 303-330. doi: 10.1525/msem.2003.19.2.303
- Ramos-Ordoñez, M., F., Márquez-Guzmán, J., & Del Coro Arizmendi, M. (2008). Parthenocarpy and seed predation by insects in *Bursera morelensis*. *Annals of botany*, 102(5), 713-722. doi: 10.1093/aob/mcn153
- Ramos-Ordoñez, M., F., Arizmendi, M., & Márquez-Guzmán, J. (2012). The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB Plants*, 2012, pls027. doi: 10.1093/aobpla/pls027
- Reich, P., B., & Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 72(1), 61-74. doi.org/10.2307/2260006
- Rivera, G., & Borchert, R. (2001). Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21(4), 201-212. doi: 10.1093/treephys/21.4.201
- Rivera, G., Elliott, S., Caldas, L., S., Nicolossi, G., Coradín, V., T., & Borchert, R. (2002). Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*, 16(7), 445-456. doi: 10.1007/s00468-002-0185-3
- Rojas-Rodríguez, F., & Torres-Córdoba G. 2011. Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción indio desnudo. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 8(20): 39-42
- Rojas-Jiménez, K., Holbrook, N., M., & Gutiérrez-Soto, M., V. (2007). Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above-and belowground phenology and water relations. *Tree physiology*, 27(11), 1561-1568. doi: 10.1093/treephys/27.11.1561
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (1996). Burseraceae. *Flora de Veracruz*, 94, 1-37.



- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ª ed digital), México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio].
- Rzedowski, J., Lemos, R., M., & Calderón de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana*, 70, 85-111. doi: 10.21829/abm70.2005.989
- Sigrist, M., R., Stefanello, T., H., de Souza, C., S., Vargas, W., Almeida, K., S., M., Laroca, S., & Mansano, V., F. (2018). Phenology and pollination ecology of *Prosopis rubriflora* (Leguminosae, Mimosoideae), a species from the semi-arid Brazilian Chaco. *Brazilian Journal of Botany*, 41(1), 103-115. doi: 10.1007/s40415-017-0433-9(01234)
- Singh, J., S., & Chaturvedi, R., K. (2018). *Tropical dry deciduous forest: Research trends and emerging features*. Singapore: Springer Nature.
- Singh, K., P., & Kushwaha, C., P. (2005). Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, 89(6), 964-975. <https://www.jstor.org/stable/24110749>
- Singh, K., P., & Kushwaha, C., P. (2006). Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany*, 97(2), 265-276. doi: 10.1093/aob/mcj028
- Sobrinho, M., S., Tabatinga, G., M., Machado, I., C., & Lopes, A., V. (2013). Reproductive phenological pattern of *Calotropis procera* (Apocynaceae), an invasive species in Brazil: annual in native areas; continuous in invaded areas of caatinga. *Acta Botanica Brasílica*, 27(2), 456-459. doi: 10.1590/S0102-33062013000200018
- Trejo-Vázquez, I. (1999). El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geográficas*, 39, 40-52.
- Valdez-Hernández, M. (2008). *Fenología y relaciones hídricas en árboles de dosel de una selva baja caducifolia de Yucatán, México*. Tesis de doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J., L., Jackson, P., C., & Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and soil*, 329(1-2), 155-171. doi: 10.1007/s11104-009-0142-7
- Valdez-Hernández, M. (2015) Vegetative and Reproductive Plant Phenology. En: G. Islebe, S. Calmé, J. León-Cortés, & B. Schmook. (Eds.), *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*. (pp. 57-96). Switzerland: Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-319-06529-8\_4
- Villaseñor, J., L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. doi: 10.1016/j.rmb.2016.06.017
- Werger, M., J., A., de Bok, C., & Oranje, B. (1991). Vegetation structure, phytomass and phenology of the dry thorn scrub of Curacao, West Indies. En: G. Esser & D. Overdieck (Eds.), *Modern Ecology: Basic and Applied Aspects* (21-38). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Williams-Linera, G., & Meave, J. (2002). Patrones fenológicos. En R.M. Guariguata, & G.H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 591-624), San José, Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Wolkovich, E., M., & Ettinger, A., K. (2014). Back to the future for plant phenology research. *New Phytologist*, 203(4), 1021-1024. doi: 10.1111/nph.12957
- Workie, T., G., & Debella, H., J. (2018). Climate change and its effects on vegetation phenology across ecoregions of Ethiopia. *Global Ecology and Conservation*, 13, e00366. doi: 10.1016/j.gecco.2017.e00366
- Zinaw, A. (2012). *Phenology and genetic diversity of Boswellia papyrifera (Del.) Hochst. Populations of metema district as revealed by ISSR markers*. Tesis de Master, College of Natural Science, Addis Ababa University. Ethiopia.
- Zar, J., H. (2010). *Biostatistical Analysis* (5a ed.). New Jersey, USA: Prentice Hall Inc.

Manuscrito recibido el 15 de agosto de 2020

Aceptado el 02 de mayo de 2021

Publicado el 30 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Hernández-Rodríguez, Z. G., Castro-Moreno, M., González-Esquinca, A. R., & de-la Cruz-Chacón, I. (2021). Fenología de *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* en un bosque tropical seco de Chiapas, México. *Madera y Bosques*, 27(3), e2732246. doi: 10.21829/myb.2021.2732246



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.