

# **NOTAS DE ECOLOGIA FORESTAL**

## **BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS DE LOS BOSQUES TROPICALES**

**Ma. Claudia Díez G.**

**DEPARTAMENTO DE CIENCIAS FORESTALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA, SEDE MEDELLIN**

**2002**

## TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	
1. SISTEMAS SEXUALES	1
1.1. TIPOS DE SISTEMAS SEXUALES	1
1.1.1. Sistemas sexuales monómrficos	1
1.1.2. Sistemas sexuales dimórficos	2
1.2. ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS DIFERENTES SISTEMAS SEXUALES	3
2. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	4
2.1. TIPOS DE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	4
2.2. MECANISMOS PARA EVITAR LA AUTOFERTILIZACIÓN	4
2.2.1. Separación física de las anteras y el estigma en las especies hermafroditas	4
2.2.2. Separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma	4
2.3. MODELOS DE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO EN POBLACIONES NATURALES	5
2.3.1. Modelos de cruzamiento mixto	5
2.4. TASA DE CRUZAMIENTO EN POBLACIONES NATURALES DE ÁRBOLES	6
2.5. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	8
2.5.1. Métodos para probar la compatibilidad	8
2.5.2. Métodos para establecer alogamia	8
2.6. LA APOMIXIS EN ESPECIES ARBÓREAS TROPICALES	9
3. FENOLOGÍA	10
3.1. INTRODUCCIÓN	10
3.2. LAS FENOFASES Y SUS INTERRELACIONES	10
3.3. PATRONES FENOLÓGICOS DE PLANTAS TROPICALES	11
3.3.1. Cambio foliar de especies individuales	11
3.3.2. Floración y fructificación de especies individuales	12
3.4. DESCRIPCIÓN E INTERPRETACIÓN DE PATRONES FENOLÓGICOS	14
3.4.1. Los patrones fenológicos como adaptación a la estacionalidad del ambiente físico	15
3.4.2. Los patrones fenológicos como respuesta a presiones bióticas	18
3.4.3. Los patrones fenológicos como respuesta a factores endógenos	20
3.5. PATRONES FENOLÓGICOS EN COMUNIDADES FORESTALES TROPICALES	20
3.6. MÉTODOS PARA REALIZAR ESTUDIOS FENOLÓGICOS	21
4. SISTEMAS DE POLINIZACIÓN	26
4.1. VECTORES DE POLEN	26
4.1.1. Polinización por el viento	26
4.1.2. Polinización por animales	26
4.2. ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACIÓN	29
4.3. ADAPTACIONES DE LAS FLORES PARA ATRAER A LOS POLINIZADORES	30
4.3.1. Color	30
4.3.2. Tamaño y Forma	31
4.3.3. Esencias	31

4.4. RECOMPENSAS QUE OFRECEN LAS FLORES A LOS VISITANTES FLORALES	32
4.4.1. Néctar	32
4.4.2. Polen	33
4.4.3. Otras recompensas	33
4.5. DECEPCIONANTES Y REPELENTES	33
4.6. HÁBITOS DE LOS VISITANTES FLORALES QUE INFLUYEN EN LA DISTANCIA DEL FLUJO DE POLEN	34
4.6.1. Polinizadores de vuelo largo	34
4.6.2. Polinizadores de vuelo corto	34
4.7. SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN	35
4.8. MÉTODOS PARA DETERMINAR EL SISTEMA DE POLINIZACIÓN	35
5. SISTEMAS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS	37
5.1. INTRODUCCIÓN	37
5.2. VECTORES DE DISPERSIÓN	38
5.2.1. Dispersión por animales	38
5.2.2. Dispersión abiótica	41
5.3. SÍNDROMES DE DISPERSIÓN	42
5.4. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA DISPERSIÓN	43
6. MECANISMOS DE REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES	45
6.1. MECANISMOS DE REGENERACIÓN NATURAL DESPUÉS DE DISTURBIOS ENDÓGENOS	45
6.2. IMPORTANCIA RELATIVA DE LOS MECANISMOS DE REGENERACIÓN EN DISTURBIOS NATURALES	46
6.3. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE ALGUNOS MECANISMOS DE REGENERACIÓN	47
7. ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS	48
7.1. FACTORES QUE INFLUYEN EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS	48
7.2. MODELOS DE ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS CON RELACIÓN A LA DISTANCIA AL ARBOL MADRE	50
8. EFECTOS DE LAS PERTURBACIONES ANTRÓPICAS SOBRE ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS TROPICALES	52
9. PRÁCTICAS	54
9.1. FENOLOGÍA DE ESPECIES ARBÓREAS	54
9.2. VERIFICACIÓN DE MECANISMOS DE COMPATIBILIDAD EN ESPECIES FORESTALES	56
9.3. BANCO DE SEMILLAS Y LLUVIA DE SEMILLAS	57
LITERATURA CITADA	58

## LISTA DE TABLAS

	<b>Pág.</b>
Tabla 1. Abundancia relativa de los distintos sistemas sexuales en bosques tropicales y templados	3
Tabla 2. Proporción de los sistemas sexuales en los estratos del bosque en la estación biológica La Selva	3
Tabla 3. Tasa de cruzamiento de especies forestales tropicales	7
Tabla 4. Distribución de los sistemas de polinización en los diferentes niveles del bosque (La Selva, Costa Rica)	30
Tabla 5. Relación entre clases de néctar y tipo de polinizador	32
Tabla 6. Características básicas de varios síndromes de polinización de plantas tropicales	36
Tabla 7. Proporción de árboles de los bosques tropicales que están adaptados para dispersión animal	38
Tabla 8. Características de varios síndromes de dispersión en especies tropicales	43
Tabla 9. Estrategias de establecimiento de plántulas en bosques tropicales	50

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Esquema de especies dítilas	1
Figura 2. Esquema de flor con separación física de antera y estigma	6
Figura 3. Esquema de mecanismos de compatibilidad genética	
Figura 4. Identificación de la progenie que procede de un evento de fertilización cruzada mediante comparación de los genotipos de la madre y la progenie	8
Figura 5. Esquema de los patrones de floración y fructificación de plantas de bosques tropicales	13
Figura 6. Cambio foliar en los bosques secos de lomerío (Bolivia)	16
Figura 7. Producción estacional de frutos en los bosques de la isla de Barro Colorado (Panamá)	17
Figura 8. Floración escalonada de especies del sotobosque	19
Figura 9. Patrón de fructificación en bosques húmedos tropicales de tierras bajas (Parque Nacional Tinigua, amazonia colombiana)	22
Figura 10. Dendrofenograma de floración y cambio foliar para <i>Genipa americana</i>	24
Figura 11. Importancia relativa de los mecanismos de regeneración en disturbios naturales según el tamaño del claro	47
Figura 12. Modelo general de establecimiento de plántulas en función de la distancia a la planta madre	51

## INTRODUCCION

---

La biología reproductiva de los árboles y otras plantas del bosque es uno de los temas más apasionantes de la biología tropical, con desarrollos sorprendentes en un lapso de tiempo muy corto. Solo han transcurrido unas cuatro décadas desde las primeras hipótesis que trataban de explicar la diversidad apabullante de estrategias y relaciones de las especies tropicales con base en los paradigmas de las simples relaciones reproductivas de las especies de las zonas templadas (Fedorov 1966), hasta la consolidación de nuevas hipótesis basadas en gran cantidad de observaciones de campo y en la aplicación de métodos más complejos como técnicas moleculares avanzadas (Chase *et al.* 1996).

Existe una enorme diversidad en los sistemas sexuales y de cruzamiento, en los patrones de floración y fructificación, en los síndromes de polinización y dispersión de semillas y en el establecimiento de las plántulas de las especies forestales tropicales, como se describirá en este documento. Poco a poco se ha ido entendiendo la complejidad de los procesos reproductivos de las plantas de estos ecosistemas, donde las relaciones con la fauna tienen un papel fundamental y son el resultado de presiones selectivas variadas que empezaron a estructurarse desde la aparición de las angiospermas hace más de 125 millones de años (Crane *et al.* 1995)

La biología reproductiva tiene interés desde el punto de vista teórico para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas tropicales. Ayuda a entender por ejemplo la manera como la estructura interna de las comunidades permite el desarrollo de intrincados procesos que son críticos para la sobrevivencia de las especies, así como los mecanismos de ajuste a la variación de los factores ambientales en una escala mucho más fina que aquella determinada por la estacionalidad de los bosques templados (van Schaik *et al.* 1993, Reich 1995). Pero también tiene importantes aplicaciones prácticas. El conocimiento de estos procesos es fundamental para el manejo de los bosques tropicales y la obtención de los diferentes productos que se derivan de ellos (Bawa *et al.* 1990). Desde el aprovechamiento más convencional de los bosques naturales para la extracción de madera, muchos de cuyos sistemas se basan en el manejo de la regeneración natural, la extracción sostenible de productos forestales no maderables como frutas, semillas, flores, animales y materias primas variadas, el manejo de cualquier especie cuyas poblaciones es necesario mantener, hasta la restauración de ecosistemas y la obtención de muchos otros servicios del bosque como la regulación hídrica o la absorción de CO<sub>2</sub>, el principal gas de efecto de invernadero.

Manejar y mitigar los efectos de la fragmentación forestal sobre la diversidad, tanto de especies como de la variabilidad genética necesaria para disminuir la vulnerabilidad a la extinción, requiere un profundo conocimiento de la biología reproductiva de las especies involucradas (Bawa 1994, Hamrick 1994). Las aplicaciones a la silvicultura de plantaciones también son evidentes, desde la conformación y manejo de fuentes semilleras o rodales semilleros, el manejo de semillas y plántulas en vivero, y de las condiciones climáticas y edáficas necesarias para su establecimiento en el campo, hasta para el análisis de la pertinencia de plantaciones homogéneas o mixtas, entre otras. Muchas decisiones de manejo de bosques naturales y plantados serán más acertadas si se cuenta con los criterios básicos que brinda el conocimiento de los diferentes procesos involucrados en la biología reproductiva.

La presentación anterior muestra algunos ejemplos que ilustran por qué la biología reproductiva debe ser uno de los temas fundamentales de enseñanza de la ecología forestal. Sin embargo, la información sobre este tema se encuentra bastante dispersa y no existe un texto que contenga la síntesis del conocimiento aplicado a los ecosistemas tropicales. Este documento busca suplir este faltante y se puede utilizar como guía de cursos tanto de pregrado como de posgrado. Se cubren aquí los principales temas de la biología reproductiva, así como algunas

prácticas de campo y laboratorio que sirven para desarrollar destrezas y reforzar los conceptos teóricos con su aplicación a casos particulares.

Con base en una amplia revisión de literatura se abarca el análisis de los sistemas sexuales y de cruzamiento, la fenología, los sistemas de polinización y dispersión, la descripción de los mecanismos de regeneración y los principales factores que afectan el establecimiento de las plántulas, los cuales sientan las bases para las aplicaciones específicas que siguen en los cursos de Silvicultura de Bosques Naturales y Silvicultura de Plantaciones.

Además de convertirse en un texto de referencia y consulta para el público interesado en estos temas, con este documento se busca elevar el nivel académico mínimo que deben alcanzar los estudiantes del curso de Ecología Forestal. Hará posible avanzar más rápidamente en los temas, pues además de reunir y sintetizar los conceptos básicos, establece un lenguaje común que facilitará la comprensión y análisis de las investigaciones más recientes publicadas en las revistas de ecología tropical que se asignan para su lectura en el curso, así como los resultados de las prácticas. De esta manera, es posible lograr más eficaz y eficientemente la formación de criterios en el estudiante, la interiorización de conocimientos y la inclinación por continuar su proceso de autoformación. Sin esta herramienta, una porción sustancial de tiempo de los estudiantes se consume en la búsqueda y síntesis de la información básica que aquí se presenta.

Este documento es parte de una serie denominada "Notas de Ecología Forestal" en la que se presentarán varios de los temas fundamentales de esta área del conocimiento, siguiendo el mismo enfoque del usado aquí.

## 1. SISTEMAS SEXUALES

---

Los sistemas sexuales pueden definirse como la distribución de los gametos entre los individuos de una población en el espacio y el tiempo. Estos sistemas son principalmente el resultado de la coevolución entre las plantas individuales que se cruzan y entre las flores y sus polinizadores (Bawa & Beach 1981).

### 1.1. TIPOS DE SISTEMAS SEXUALES

Los sistemas sexuales de las plantas pueden agruparse en dos grandes categorías: Los sistemas sexuales monomórficos y los sistemas sexuales dimórficos.

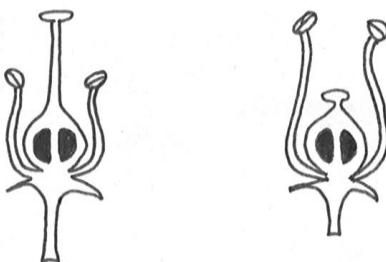
#### 1.1.1. Sistemas sexuales monomórficos

Se caracterizan porque todos los individuos presentan la misma distribución de gametos en las flores. Las especies monomórficas pueden ser:

- **Hermafroditas:** Son especies en las cuales cada individuo posee todas las flores bisexuales. En algunas especies hermafroditas se presenta heterostilia, es decir, los individuos de la población tienen diferentes morfologías florales. El tipo más común de heterostilia se presenta cuando dos tipos de plantas ocurren en la población de una especie. Las especies con este síndrome se conocen con el nombre de dítilas y se caracterizan porque un morfotipo produce flores con estilos largos y el otro produce flores con estilos cortos (Figura 1). Las flores con estilos cortos tienen estambres largos y las flores con estilos largos tienen estambres cortos. La familia Rubiaceae posee un número notable de especies dítilas (Bawa & Beach 1983). También existen especies trítilas con tres diferentes morfologías florales entre plantas de una misma especie (Kress y Beach 1994). En algunos casos aunque las flores son claramente hermafroditas, los árboles individuales pueden ser más efectivos como dadores o como receptores de polen, por lo cual la situación real de la población está más cercana al dioicismo, como ocurre en algunas especies de *Cordia* (Opler *et al.* 1980). También se presenta el caso de que cuando los recursos para la producción de semillas son limitados, algunos individuos pueden variar funcionalmente su comportamiento en diferentes épocas o años, actuando en unas ocasiones como dadores de polen y en otras como receptores, lo cual conduce a clasificaciones erróneas como especies monoicas o dioicas (Condon & Gilbert 1988).
- **Andromonoicas:** Son especies que poseen flores bisexuales y flores estaminadas en cada individuo de la población. Al parecer, este sistema sexual evolucionó por presión selectiva para incrementar la fertilización cruzada (Bawa & Beach 1981). Son andromonoicas *Apeiba membranacea*, *Capparis pittieri*, *Pithecellobium gigantifolium* entre otras especies de árboles tropicales (Bawa & Beach 1981).
- **Gimnomonoicas:** Son especies que poseen flores bisexuales y flores pistiladas en cada individuo de la población. Este sistema es menos común en las especies tropicales. La familia Compositae contiene el mayor número de taxones con este sistema sexual (Bawa & Beach 1981).
- **Poligomonoicas:** Son especies que poseen flores unisexuales (estaminadas y pistiladas) así como bisexuales en cada individuo de la población. A este grupo pertenece *Calophyllum longifolium* (Stacy *et al.* 1996).



- **Monoicas:** Son especies con flores estaminadas y flores pistiladas separadas en un mismo individuo. Al parecer el monoicismo evolucionó a partir de las especies andromonoicas hasta lograr la especialización de flores donantes y receptoras de polen (Bawa & Beach 1981). Muchas especies de familias tropicales grandes como Anacardiaceae, Araliaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae, Palmae, Sapindaceae, y Sterculiaceae son monoicas. Es un sistema sexual común entre las plantas epífitas como Cyclanthaceae y Araceae (Kress & Beach 1994). En general, el número de flores estaminadas excede considerablemente el de flores pistiladas (Bawa & Beach 1981).



**FIGURA 1.** *Esquema de flores dístilas.*

### 1.1.2. Sistemas sexuales dimórficos

Los sistemas **dimórficos** se caracterizan por la presencia de dos clases de individuos con diferente distribución de los gametos en las flores, dentro de una población. Las especies dimórficas pueden ser:

- **Dioicas:** Son especies que tienen individuos con flores estaminadas e individuos con flores pistiladas en la población. Al parecer el dioicismo evolucionó a partir del monoicismo, por ajustes divergentes en el número de flores pistiladas y estaminadas entre plantas individuales y por la presión de selección que ejercieron los beneficios genéticos de la polinización cruzada (Renner & Rickfless 1995). El dioicismo en árboles tropicales está disperso en familias comunes como Anacardiaceae, Aquifoliaceae, Araliaceae, Burseraceae, Combretaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Guttiferae, Lauraceae, Meliaceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae, y Tiliaceae. Las familias Caricaceae y Myristicaceae tiene exclusivamente árboles dioicos. Es muy común en plantas con hábito de crecimiento trepador (Renner & Rickfless 1995).

En algunos casos las especies dioicas son difíciles de distinguir debido a la presencia de pistilos o estambres infértiles en las flores del género opuesto, lo cual enmascara el dimorfismo sexual (Bawa & Opler 1975). Por esta causa muchos árboles tropicales dioicos se habían descrito como hermafroditas, especialmente los que poseen flores pequeñas, en las cuales es más difícil determinar la funcionalidad de los órganos sexuales (Bawa 1992). Este es el caso de *Deprea paneroi* (Solanaceae) que exhibe dioicismo críptico con estambres y pistilos no funcionales en flores hermafroditas (Sawyer & Anderson 2000). Algunas especies dioicas poseen flores estaminadas y pistiladas que son muy parecidas, aunque también existen algunas

que muestran diferencias conspicuas entre las flores de los dos géneros como las de la familia Caricaceae (Bawa *et al.* 1985a). Entre las diferencias más comunes en las características reproductivas están (Bawa 1980, Bawa *et al.* 1985a): Las flores estaminadas son más abundantes, pues las plantas de este género poseen más flores por inflorescencia y más inflorescencia por planta que las plantas con flores pistiladas. Además, en las especies dioicas existe una mayor proporción de plantas con flores estaminadas. Existen diferencias en la periodicidad, duración y frecuencia de la floración entre plantas con flores estaminadas y pistiladas. En muchas especies las plantas con flores estaminadas comienzan a florecer primero, lo hacen con mayor frecuencia y se mantienen florecidas durante períodos de tiempo más largos que las plantas con flores pistiladas. En general la flores estaminadas secretan más néctar que las pistiladas e incluso en algunos casos solo las primeras producen néctar, pero las pistiladas se asemejan a las estaminadas, lo cual facilita su polinización (Bawa *et al.* 1985a).

- **Gimnodioicas:** Son especies en las cuales unos individuos tienen flores pistiladas y otros flores hermafroditas (Bawa *et al.* 1985a). Al parecer, este sistema evolucionó a partir de poblaciones hermafroditas como resultado de la presión selectiva a favor del aumento de la fertilización cruzada (Bawa & Beach 1981). Es gimnodioica la especie *Ocotea tenera* (Lauraceae) (Gibson & Wheelwright 1996).
- **Androdioicas:** Son especies en las cuales unos individuos tienen flores estaminadas y otros flores hermafroditas (Bawa *et al.* 1985a). No están claras las presiones de selección que originaron este sistema (Bawa & Beach 1981). En *Calophyllum brasiliense* las flores estaminadas tienen el mismo tamaño y forma que las hermafroditas, excepto por la ausencia del pistilo. En la población existe mayor cantidad de individuos con flores estaminadas (Fisher & Dos Santos 2001). Este sistema sexual también se ha reportado en *Solanum sp* (Bawa & Beach 1981).

## 1.2. ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS DIFERENTES SISTEMAS SEXUALES

En los bosques tropicales las especies hermafroditas son las más abundantes y las monoicas las menos abundantes, contrario a lo que sucede en los bosques templados (Tabla 1). La dominancia de las especies monoicas en los bosques templados es el resultado de la alta proporción de coníferas en estas regiones. Las especies dioicas tienen una abundancia relativa similar en ambos tipos de bosque (Bawa & Opler 1975; Bawa *et al.* 1985a, Bawa 1992).

**TABLA 1. Abundancia relativa (en porcentaje) de los distintos sistemas sexuales en bosques tropicales y templados**

Sistema sexual	Hermafrodita	Monoico	Dioico	Fuente
B. húmedos tropicales de t. bajas	69	12	19	Kress & Beach 1994
B. secos tropicales de t. bajas	68	10	22	Bawa 1974
B. neotropicales montanos	68	11	21	Tanner 1982
B. templados	7	74	19	Bawa 1974

La distribución de los sistemas sexuales entre los diferentes estratos del bosque tropical sigue aproximadamente la misma distribución del total general presentado en la Tabla 1. En la Estación Biológica La Selva las proporciones de los diferentes sistemas sexuales en el dosel, subdosel y sotobosque es bastante similar (Tabla 2). Entre las especies hermafroditas del dosel se encontraron cinco dístilas. El monoicismo es poco común y se encuentra en las familias Arecaceae, Moraceae y Euphorbiaceae (Kress & Beach 1994).

**TABLA 2. Proporción de los sistemas sexuales en los estratos del bosque en la estación biológica La Selva<sup>1</sup>**

Sistema sexual	% spp dosel	% spp subdosel	% sotobosque
Hermafrodita N=128	65.3	67.4	74.7
Monoica N=38	10.2	9.8	15.5
Dioica N=77	24.5	22.8	9.8

<sup>1</sup>Modificado de Kress & Beach 1994

## 2. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

---

Los sistemas de cruzamiento pueden definirse como la manera en que se combinan los gametos masculinos y femeninos para producir una progenie (Ritland 1983).

### 2.1. TIPOS DE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

Las relaciones genéticas entre el gameto masculino (derivado del polen) y el gameto femenino (derivado del óvulo) en el cigoto recientemente formado, son la base para la clasificación de los sistemas de cruzamiento en plantas (Ritland 1983). Los sistemas de cruzamiento en las plantas deben entenderse como un *continuum* de posibilidades, más que categorías estrictas. Sin embargo es útil considerar los principales tipos de cruzamiento que se pueden caracterizar (Brown *et al.* 1989):

- **Autofertilización predominante:** Los individuos se fertilizan con su propio polen y eventualmente se presenta fertilización cruzada. Se puede presentar como **autogamia**, cuando ocurre transferencia de polen de la antera de una flor al estigma de la misma flor seguido de fertilización, o como **geitonogamia**, cuando se transfiere el polen de una flor a otra en la misma planta.
- **Fertilización cruzada predominante:** La fertilización se lleva a cabo con polen proveniente de otros individuos. Rara vez se autofertilizan.
- **Sistema mixto de autofertilización y fertilización cruzada:** Las poblaciones de plantas que poseen este sistema alcanzan niveles intermedios de alogamia, debido a la combinación de fertilización con su propio polen y proveniente de otros individuos.
- **Apomixis facultativa:** Las especies apomícticas forman semillas sin meiosis y fertilización; es un modo uniparental de reproducción.

La geitonogamia y la autogamia tienen el mismo efecto genético pues en las dos ocurre autofertilización y generan un alto grado de endogamia (intercambio genético entre individuos emparentados). Sin embargo, aún en individuos alogámicos se puede presentar dispersión limitada de genes (al cruzarse individuos relacionados genéticamente), lo cual resulta en una endogamia considerable (Boshier 2000).

### 2.2. MECANISMOS PARA EVITAR AUTOFERTILIZACIÓN

Por presión selectiva se han desarrollado diferentes mecanismos en las plantas para evitar la endogamia, pues esta conlleva problemas que se han detectado en muchas especies. Entre ellos están la reducción de la proporción de semillas viables, disminución de la germinación, reducción del vigor, clorosis y muerte prematura de plántulas, y fustes torcidos, entre otros (Griffin 1990). Las principales estrategias para evitar la polinización con polen de la misma flor o la misma planta,

mientras al mismo tiempo se mantiene el estigma receptivo para recibir el polen de otros individuos son (Bawa *et al.* 1985a, Bawa 1992):

### 2.2.1. Separación física de las anteras y el estigma en especies hermafroditas (herkogamia)

Disminuye la probabilidad de que el polen alcance el estigma de la misma flor (Bawa *et al.* 1985a). Varias especies de la familia Bombacaceae tienen el estigma inserto en un estilo largo que se sostiene muy lejos de las anteras en las flores abiertas (Figura 2).

### 2.2.2. Separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma (dicogamia)

Puede ser que la liberación del polen preceda la receptividad del estigma (**protandria**) o a la inversa (**protogenia**). Por ejemplo la especie *Hymenaea courbaril* es protándrica pues la antesis y la dehiscencia de las anteras ocurre en las primeras horas de la tarde, mientras el estilo permanece enroscado. Más tarde en la noche, el estilo se estira y el estigma es receptivo. En algunos casos no hay sincronía entre las flores de una misma planta, por lo cual a pesar de que se evita la autogamia, todavía es posible que ocurra geitonogamia cuando los polinizadores hacen sus recorridos entre las flores de un mismo individuo. También son protándricas las especies de los géneros *Ficus* e *Iryanthera* y algunas palmas como *Welfia sp.*, *Euterpe sp.*, entre otras. Las especies protogénicas son menos comunes; entre ellas se encuentran algunas de la familia Annonaceae y palmas como *Astrocaryum* (Bawa & Beach 1981).




---

**FIGURA 2.** Esquema de flor con separación física de estigma y anteras

### 2.2.3. Auto-incompatibilidad genética

Mediante una serie de adaptaciones bioquímicas en el estigma, estilo y ovario, algunas especies pueden diferenciar entre el polen propio y el polen cruzado, y selectivamente inhibir la germinación del propio (Figura 3). Los estudios realizados en diferentes bosques tropicales indican que existe una alta proporción de árboles con flores hermafroditas que son auto-incompatibles (Bawa 1979, Kress & Beach 1994). En muchas especies las barreras de incompatibilidad son incompletas o pueden romperse fácilmente; también ocurre que en una población algunos individuos son auto-

incompatibles mientras otros son compatibles, o que al final del período de floración los mecanismos de auto-incompatibilidad se debilitan en las flores muy viejas (Bawa *et al.* 1985a).

### 2.3. MODELOS DE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO EN POBLACIONES NATURALES

El modelo teórico general para las poblaciones naturales de plantas es el de **cruzamiento aleatorio**, en el cual todos los individuos de la población tienen la misma probabilidad de cruzarse unos con otros. Este modelo es además la base para evaluar la distribución de la frecuencia genotípica de generación en generación, en la cual se sustenta la genética de poblaciones (Clegg 1980). Sin embargo, este cruzamiento completamente aleatorio entre todos los individuos de una población muchas veces no se cumple en las poblaciones naturales de plantas y aparecen otros tipos de cruzamiento como:

- **Cruzamiento aleatorio positivo:** Es el cruzamiento entre individuos con genotipos semejantes. Puede ocurrir durante una estación prolongada de floración, en la cual se cruzan solo los individuos que florecen tempranamente o los individuos que florecen tardíamente.
- **Cruzamiento aleatorio negativo:** Es el cruzamiento entre individuos de genotipos diferentes. Puede presentarse como consecuencia de los mecanismos de autoincompatibilidad.

---

### FIGURA 3. Esquema de mecanismos de incompatibilidad genética

---

#### 2.3.1. Modelo de cruzamiento mixto

En muchas poblaciones naturales de plantas se ha detectado deficiencia de heterocigotos con relación a la cantidad que resultaría si el cruzamiento fuera aleatorio, lo cual muestra que existe algún grado de endogamia en las poblaciones (Clegg 1980). En consecuencia, en las poblaciones naturales se debe considerar un modelo de cruzamiento que tenga en cuenta la endogamia, por lo cual se ha propuesto el **modelo de cruzamiento mixto**. Este modelo tiene en cuenta la tendencia de muchas plantas hacia la autofertilización y divide la progenie de una planta madre en dos grupos: Los que resultan de la autofertilización y los que resultan de la fertilización cruzada. Este modelo representa mejor la situación real de la mayor parte de las especies tropicales, pues una alta proporción del polen se dispersa aleatoriamente entre los individuos de la población, pero también ocurre autofertilización (Ritland 1983). De acuerdo con este modelo, los eventos de cruzamiento se deben a fertilización cruzada aleatoria, cuya probabilidad se denota como  $t_m$  y puede variar entre 0 y 1 donde 0 indican el 0% de alogamia y 1 indica el 100% de alogamia (Tabla 3), o se deben a autofertilización (con probabilidad  $s = 1 - t_m$ ).

### 2.4. TASAS DE CRUZAMIENTO EN POBLACIONES NATURALES DE ÁRBOLES TROPICALES

La utilización de marcadores moleculares en las últimas décadas junto con las observaciones de campo, ha permitido una mejor comprensión de los sistemas de cruzamiento en árboles tropicales. Generalmente el sistema de cruzamiento de las especies arbóreas se puede estimar a través de la tasa de cruzamiento  $t_m$ , basada en el modelo de cruzamiento mixto (Tabla 3) (Ritland & Jain 1981).

Los árboles poseen altas tasas de cruzamiento. En las coníferas, a pesar de que carecen de mecanismos de incompatibilidad para prevenir la autofertilización, la separación espacial de los conos masculinos y femeninos en los árboles individuales y la alta variabilidad genética de sus poblaciones, conduce generalmente a tasas de cruzamiento mayores de 0.85 (Boshier 2002).

La mayoría de las especies de los bosques tropicales son hermafroditas; además muchas de ellas tienen baja densidad, lo cual implica que el individuo conespecífico con el cual puede cruzarse está tal vez a varios kilómetros de distancia. Dadas estas dificultades físicas para la fertilización cruzada, durante muchos años se consideró que las especies tropicales debían ser autogámicas o geitonogámicas, puesto que los polinizadores animales de las especies tropicales serían incapaces de mover eficientemente el polen entre estos individuos tan separados, los cuales además en muchos casos tienen floración asincrónica (Fedorov 1966). Pero posteriormente, estudios más detallados de los sistemas de cruzamiento basados en la morfología floral, las relaciones de compatibilidad y marcadores moleculares confirmaron plenamente que las especies tropicales son altamente alogámicas (Bawa 1974, 1979, Bawa *et al.* 1985, Murawski *et al.* 1994). Estas altas tasas de cruzamiento en los árboles tropicales se deben a la amplia distribución de los mecanismos de autoincompatibilidad y a la presencia de dioicismo (22 a 26 % en diferentes ecosistemas tropicales) (Stacy *et al.* 1996), además de la gran eficiencia de los mecanismos de polinización (Bawa *et al.*, 1985b).

Aunque en general el sistema de cruzamiento de las especies de angiospermas tropicales puede considerarse como mixtos, muchas de ellas poseen altos niveles de alogamia (Boshier 2000), debido principalmente a la presencia de mecanismos de auto-incompatibilidad, dioicismo y floración asincrónica. Los niveles de endogamia en estas poblaciones son bajos y pueden resultar no solamente de la autofertilización, sino también del cruzamiento entre individuos emparentados, en poblaciones con estructura genética local, baja densidad de los individuos o por efecto del comportamiento de los polinizadores (O'Malley & Bawa 1987, O'Malley *et al.* 1988, Murawski *et al.* 1990, Loveless 1992, Boshier *et al.* 1995).

Las tasas de cruzamiento pueden variar dentro de la población, pues en algunos árboles pueden ser altas y en otros bajas. Esta variable también puede comportarse distinto de año en año (O'Malley & Bawa 1987). Los primeros análisis de los sistemas de cruzamiento en especies tropicales utilizando marcadores genéticos confirmaron la existencia de altas tasas de cruzamiento en muchas especies hermafroditas de árboles tropicales (O'Malley & Bawa 1987, Murawski & Hamrick 1991, Murawski *et al.* 1994). Sin embargo, también se presentan sistemas de cruzamiento mixto en los cuales una porción significativa de la progenie proviene de autofertilización. Se ha encontrado que las tasas de cruzamiento correlacionan positivamente con la densidad de los árboles y la densidad de floración, como en *Cavanillesia platanifolia* (Tabla 3), pues el grado de autofertilización se incrementa con el decrecimiento de la densidad o con el aislamiento de los individuos (Murawski & Hamrick 1991, 1992).

**TABLA 3. Tasas de cruzamiento de especies forestales tropicales**

Especie	$t_m$	Fuente
<i>Bertholletia excelsa</i>	0.849	O'Malley <i>et al.</i> 1988
<i>Carapa procera</i>	0.850	Doliguez & Joly 1997
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	0.569 (1987)	Murawski & Hamrick 1991

	0.347 (1988, baja floración)	Murawski & Hamrick 1992
	0.213 (1989, baja floración)	
	0.661 (1990)	
<i>Ocotea tenera</i>	0.846 (1993)	Gibson & Wheelwright 1996
<i>Pterocarpus indicus</i>	0.908	Frinkeldey <i>et al.</i> 1999
<i>Cordia alliodora</i>	0.995	Boshier <i>et al.</i> 1995
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0.993	Eguiarte <i>et al.</i> 1992

El aprovechamiento selectivo generalmente reduce la densidad de adultos, por lo cual después de este tipo extracción se podría esperar un incremento en el nivel de autofertilización y posiblemente de apomixis (Murawski *et al.* 1993). Sin embargo, el efecto de la densidad sobre la magnitud de la fertilización cruzada dependerá de qué tan fuerte es el sistema de auto-incompatibilidad, así como de la estructura genética de la población local, el patrón de floración, y el comportamiento y rango de alimentación de los polinizadores. La reducción de la densidad en especies que no son auto-compatibles o con mecanismos de autoincompatibilidad débiles, que florecen en forma sincrónica y que son polinizadas por polinizadores territoriales, tiene como consecuencia el aumento en los niveles de endogamia. Si los vecinos más próximos están estrechamente emparentados, la reducción en la densidad conducirá en cambio, al aumento de la alogamia (Bawa 1993).

La cuantificación de los efectos del aprovechamiento selectivo y otras alteraciones del hábitat como la fragmentación de los bosques, requiere estudios más detallados en un mayor número de especies. No obstante, Las alteraciones del hábitat que estimulan la autofertilización pueden tener efectos devastadores sobre la sobrevivencia de las generaciones futuras de las especies tropicales (Murawski 1995).

## 2.4. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LOS SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

### 2.5.1. Método para probar la compatibilidad

Se trata básicamente de procedimientos que utilizan la polinización controlada. Con este método es posible probar si una especie es auto-compatible, o sea si puede ser polinizada por su propio polen, pero no si esto ocurre en condiciones naturales. Para esto se debe proceder a localizar varios individuos de la especie en estudio y establecer la época de mayor floración. Se deben tener conocimientos detallados de la biología floral para poder establecer el sistema sexual, los períodos de producción de polen y receptividad del estigma, entre otros.

Se deben seleccionar entre 2 y 10 individuos por especie. En cada árbol se aíslan dos grupos de flores y se envuelven en bolsas de papel kraft o tela-papel, uno o dos días antes de la antesis. Durante la antesis se realiza el procedimiento manual de autopolinización a un grupo de flores, bien sea con polen de la misma flor o de otra flor en la misma planta. El otro grupo se poliniza con el polen de uno de los árboles más cercanos para que sirva de control. Las bolsas se cierran de nuevo después de la polinización manual. Se retiran las bolsas cuando las flores polinizadas pierdan su corola, generalmente uno o dos días después de la antesis. Ambos grupos de flores se evalúan en cuanto a la formación de frutos hasta que las diferencias numéricas sean significativas. En ausencia de estas diferencias significativas se sigue la formación de frutos hasta que alcancen la madurez (Bawa *et al.* 1985).

### 2.5.2. Métodos para establecer el grado de alogamia

El grado de fertilización cruzada o alogamia se puede cuantificar mediante el uso de marcadores genéticos. La alogamia se estima por medio de la evaluación de familias de medios hermanos



(semillas o plántulas de una planta madre), el examen de sus genotipos y el genotipo de la planta madre, y el cálculo de la proporción relativa de semillas provenientes de autofecundación y de fecundación cruzada (Figura 4). La comparación multilocus permite la identificación más precisa del tipo de progenie. Generalmente se analiza la progenie de 15 a 50 árboles madre para estimar la tasa de cruzamiento de la población (Bawa 1993). La tasa de cruzamiento se denota con  $t_m$  y puede variar entre 0 y 1, donde 0 indican el 0% de alogamia y 1 indica el 100% de alogamia.

Genotipo materno		Genotipo de la progenie				
		1	2	3	4	5
Locus 1	AA	AA	AA	Aa	AA	AA
Locus 2	Bb	BB	Bb	Bb	BB	Bb
Locus 3	CC	CC	Cc	Cc	CC	CC
Locus 4	dd	dd	dd	Dd	dd	dd
Tipo de progenie		Ambigua	Cruzada	Cruzada	Cruzada	Ambigua

**FIGURA 4.** *Identificación de la progenie que procede de un evento de fertilización cruzada mediante comparación de los genotipos de la madre y la progenie. Los genotipos de la progenie que aparecen sombreados confirman que ésta proviene de fertilización cruzada.*

## 2.5. LA APOMIXIS EN ESPECIES ARBÓREAS TROPICALES

La apomixis es una forma de reproducción asexual en angiospermas que equivale a la agamosperma o sea la formación asexual de semillas, sin fertilización del óvulo (Asker & Jerling 1992). La apomixis tiene como resultado una progenie que es genéticamente idéntica a la planta madre.

En algunas especies forestales tropicales, especialmente en las pertenecientes a la familia Dipoterocarpaceae de los bosques del sudeste de Asia, se ha detectado la presencia de una forma de apomixis llamada embriogénesis adventicia, en la cual el embrión se forma a partir de células somáticas del nucelio o integumento. Está confirmada en unos pocas taxas, incluyendo algunos géneros importantes para la producción de madera como *Shorea* (Kaur *et al.* 1978, Murawski *et al.* 1994) pero al parecer puede estar presente en un amplio rango de géneros y familias, incluyendo las de los bosques de manglar (Primack & Tomlinson 1980). Hasta ahora solo se ha encontrado apomixis en los árboles de los bosques maduros, pero en realidad se ha investigado muy poco la presencia de este sistema en las especies pioneras (Bawa *et al.* 1990).

La apomixis en las especies tropicales parece ser un sistema facultativo o complementario, pues no se abandona la producción sexual de semillas (Kaur *et al.* 1978), lo cual puede interpretarse como un mecanismo para reducir el efecto de la depresión por endogamia y la deriva genética al prolongar el ciclo de vida de un genotipo y así conservar la heterocigosidad ganada a partir de la reproducción sexual (Murawski 1995).

## 3. FENOLOGÍA

### 3.1. INTRODUCCIÓN

La fenología se define como el estudio de la *periodicidad* de fenómenos biológicos recurrentes, las *causas* de esta periodicidad en relación con las fuerzas selectivas bióticas o abióticas y la *interrelación* entre las fases de una o varias especies (Lieth 1974). Normalmente la fenología se considera como el estudio de eventos asociados a la reproducción de las especies (floración y fructificación) pero también incluye el cambio foliar y en un sentido más amplio comprende los ritmos de crecimiento diamétrico.

Desde la antigüedad los pueblos agricultores han realizado observaciones de los ciclos de crecimiento y fructificación de las plantas cultivadas. En China, Egipto y Roma se utilizaban, hace miles de años, calendarios que relacionaban las épocas de siembra y de cosecha con fenómenos climáticos como las épocas de lluvia y de sequía (Lieth 1974). El primero en definir los postulados básicos de la fenología fué Carl von Linneo, quien en su obra *Philosophia Botanica*, publicada en 1791, esbozó los métodos para construir calendarios anuales de floración, fructificación, brote y caída de follaje, los cuales incluyen observaciones climáticas.

Los estudios fenológicos aportan información útil para la comprensión de la ecología del bosque en varios ámbitos. Primero, sirven para detectar las interacciones animal-planta que afectan la polinización, dispersión y predación de semillas. Segundo, ayudan a entender la distribución anual de los recursos disponibles del medio ambiente reflejados en la periodicidad de las plantas. Tercero, sirven para descubrir patrones de coexistencia entre especies de un mismo género (Frankie *et al.* 1974). El conocimiento fenológico es también importante en el aprovechamiento de la fauna silvestre, pues permite una mejor comprensión de las cadenas alimenticias (Fournier 1974). Además hace posible localizar las mejores épocas para emprender programas de propagación, tanto sexual como vegetativa, por estacas e injertos, y para evaluar la actividad de los polinizadores en programas de mejoramiento genético.

### 3.2. LAS FENOFASES Y SUS INTERRELACIONES

Las tres fenofases (cambio foliar, floración y fructificación) no son mutuamente independientes en plantas individuales. La fructificación obviamente sigue a la floración y sus factores causales están asociados. Así mismo, la floración y la defoliación pueden estar interrelacionadas (Van Schaik *et al.* 1993). Muchos árboles tropicales florecen cuando están defoliados o mientras que las hojas jóvenes se están expandiendo (*Bombax spp.*, *Tabebuia spp.*, *Ceiba spp.*) (Richards 1996). La pérdida de las hojas puede ser el resultado de la competencia por alimento y hormonas entre las flores y las hojas, y por esto es frecuente que se presente floración durante o después de la defoliación (Alencar 1979, Falcao & Lleras 1980). En algunas especies la asociación entre floración y cambio foliar depende de la arquitectura de las ramas y del comportamiento del meristema apical. Por ejemplo, las inflorescencias al final de las ramas, que se localizan en las yemas terminales, requieren para su desarrollo de la iniciación de nuevos rebrotes a partir de las yemas laterales, por lo cual estas inflorescencias terminales generalmente están precedidas de defoliación en la misma rama (Borchert 1983).

### 3.3. PATRONES FENOLÓGICOS EN ESPECIES TROPICALES

En los bosques templados, las condiciones climáticas durante el invierno inhiben el crecimiento y por esto predominan los ciclos anuales en los eventos fenológicos. En muchos bosques tropicales a pesar de no poseer esta periodicidad climática marcada, también se presenta estacionalidad en los

eventos fenológicos, lo cual sugiere la presencia de adaptaciones a factores bióticos o abióticos (Schaik *et al.* 1993). Los individuos y las poblaciones de plantas tropicales poseen una amplia diversidad de patrones fenológicos en cuanto a su periodicidad y sincronía, tanto en el cambio foliar como en la floración y fructificación.

### 3.3.1. Cambio foliar de especies individuales

Durante el invierno de la región templada y también durante el período de sequía de algunos ecosistemas tropicales claramente estacionales, las plantas permanecen defoliadas como un mecanismo adaptativo, pues ello permite reducir la transpiración durante un período en el que el agua que se pierde es difícil de reemplazar (Addicott 1978). Pero en las zonas tropicales no estacionales, la ventaja de defoliarse durante un tiempo al parecer no está relacionada con un factor ambiental conocido como la disponibilidad de agua (Richards 1996). En los bosques húmedos predominan las especies siempre verdes, pero también se encuentran algunas deciduas. Por ejemplo, en la estación biológica La Selva (Costa Rica) el 8% de las especies son deciduas a pesar de que el bosque en su conjunto es siempre verde (Newstrom *et al.* 1994). La presencia de especies deciduas en bosques no estacionales se puede explicar mediante el análisis de la historia de la población. Es posible que las especies deciduas hayan colonizado estas áreas desde bosques secos estacionales adyacentes. También podría tratarse de especies remanentes que evolucionaron en estas mismas regiones cuando las condiciones ecológicas predominantes eran de bosques secos o sabanas arboladas, pues durante períodos anteriores más secos los bosques húmedos estaban restringidos geográficamente en refugios o al menos eran menos extensos que en la actualidad (Richards 1996).

Los patrones de cambio foliar que se han identificado en especies tropicales son (Logman & Jenik 1987, Whitmore 1998):

- **Especies Siempreverdes:** Las hojas seniles no se caen hasta que las hojas jóvenes ya se han desarrollado y por esto la copa nunca está completamente descubierta. En la copa conviven hojas de varias generaciones.
- **Especies Deciduas:** Todas las hojas viejas del árbol se caen antes de la ruptura de las yemas, por lo cual el árbol permanece sin hojas durante un tiempo. Algunas especies de los bosques siempre verdes como *Bombax sp* y *Cedrella sp*, se defolían completamente durante algunas semanas o meses y otras como *Hymenaea coubaril* solo lo hacen durante unos pocos días. Los árboles deciduos pueden clasificarse como obligados o facultativos. Los primeros son característicos de los bosques deciduos y tiene un período de defoliación anual durante la época de sequía. Los otros son más comunes en los bosques semi-siempre verdes estacionales y en ellos la caída de hojas varía de año en año de acuerdo con la severidad de la estación seca, e inclusive pueden no defoliarse durante un año húmedo.
- **Especies intermitentes:** La caída de follaje se presenta poco tiempo antes de que las hojas jóvenes empiecen a expandirse. La caída de las hojas ocurre casi al mismo tiempo que se rompen las yemas foliares, unos cuantos días antes o después dependiendo de las condiciones climáticas, como ocurre en *Samanea saman*. El árbol se ve defoliado solo unos pocos días.

En muchas especies tropicales los patrones de cambio foliar se modifican con la edad. Por ejemplo las plántulas y juveniles de *Mora excelsa* son siempreverdes, pero los árboles que alcanzan el dosel son deciduos. También se presentan variaciones individuales dentro de las poblaciones, pues a menudo la aparición de los rebrotes no es simultánea entre árboles cercanos de la misma especie y algunas veces ni entre ramas de la misma copa. Por ejemplo en *Ceiba pentandra* es común que en el mismo árbol tenga con follaje maduro algunas ramas, otras defoliadas y otras tengan brotes de hojas jóvenes.

### 3.3.2. Floración y fructificación de especies individuales

En general, los mismos patrones de floración se pueden aplicar a la fructificación, ya que la periodicidad de la inducción de las yemas florales y la apertura de las flores condiciona la periodicidad de la producción de frutos y semillas. Sin embargo, puede ocurrir que los patrones de fructificación varíen con respecto a los patrones de floración, como cuando los frutos no se forman o poseen tiempos de maduración prolongados y variables. Por ejemplo, dos especies de *Spondias spp* en Panamá florecen simultáneamente, pero la maduración de los frutos ocurre en dos épocas diferentes (Croat 1974). Los patrones de floración y fructificación de las especies tropicales se clasifican de acuerdo con su frecuencia como (Figura 5):

**Especies con floración continua.** Se pueden encontrar individuos florecidos en cualquier época de año, pero esto no significa que un mismo árbol florezca continuamente. En general, las especies pioneras tienen floración continua (Opler *et al.* 1980). Las especies de *Ficus sp* también tienen este patrón en el cual los individuos tienen fructificación subanual corta pero la población florece y fructifica durante todo el año. Esta característica le permite alimentar a las poblaciones animales durante los períodos de escasez de frutos en el bosque (Stevenson *et al.* 1998), por lo cual se considera como una de las especies mutualistas claves del bosque tropical. Algunas especies con una amplia distribución geográfica que abarca gradientes de estacionalidad de la precipitación, muestran floración continua en los bosques húmedos y estacional en los bosques más secos (Newstrom *et al.* 1994).

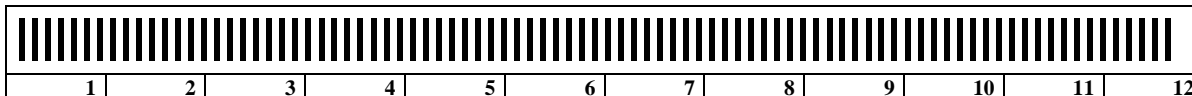
**Especies con floración estacional o intermitente.** Se presentan períodos del año durante los cuales no se encuentra ningún individuo de la población florecido. La floración de la población ocurre cada cierto tiempo durante intervalos regulares o irregulares (Newstrom *et al.* 1994). La mayoría de las especies intermitentes no presentan sincronía intraespecífica y esto extiende considerablemente el período de floración de toda la población. Por ejemplo, los árboles individuales de *Dipteryx panamensis* en la estación biológica La Selva (Costa Rica), florecen durante seis semanas pero no al mismo tiempo, por lo cual el período de floración de la población se duplica (Perry & Starrett 1980). También es muy común que se presente variación en la abundancia y periodicidad de la floración entre individuos de una especie. La población de la palma de sotobosque *Astrocaryum mexicanum* florece y produce frutos cada año, pero las plantas individuales no se reproducen con un patrón regular (Piñero & Sakurán 1982).

Entre los patrones de floración y fructificación estacional de las especies tropicales podemos encontrar los siguientes tipos:

- **Especies de floración subanual:** Florecen varias veces al año. Este tipo de floración es común entre los arbustos del sotobosque y se atribuye a las condiciones más estables del microclima en este ambiente (Bawa 1983). También se argumenta que está relacionado con los patrones de crecimiento de las ramas (Borchert 1991).
- **Especies de floración anual:** Florecen una vez al año. Un gran porcentaje de los árboles del dosel de los bosques tropicales florecen anualmente (Murawski 1995).
- **Especies de floración supra-anual:** Florecen cada dos o más años. Los pocos estudios fenológicos que se han realizado durante períodos largos de tiempo muestran claramente este patrón, característico de algunas especies arbóreas tropicales (Newstrom *et al.* 1991). Uno de estos trabajos es el que se realizó en los bosques de tierra firme de la amazonía, en el cual se evaluó la fenología de un grupo grande de especies durante 12 años. Se detectó que algunas de ellas florecían y fructificaban con intervalos de dos años, otras presentaron floración y fructificación con intervalos irregulares, e incluso la especie *Tachigalia paniculata* floreció solo dos veces durante el período de observación (Alencar *et al.* 1979). El estudio de la fenología de los bosques de La Selva (Costa Rica) también comprendió un período de 12 años.

Allí también se encontraron especies con floración supra-anual irregular y la especie *Andira inermis* solo floreció una vez durante el período de evaluación (Newstrom *et al.* 1994).

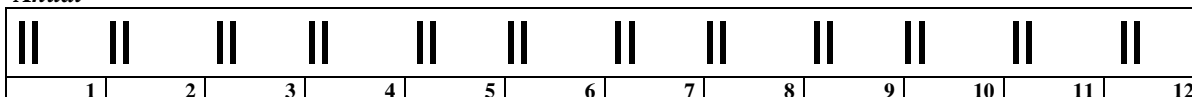
*Continua*



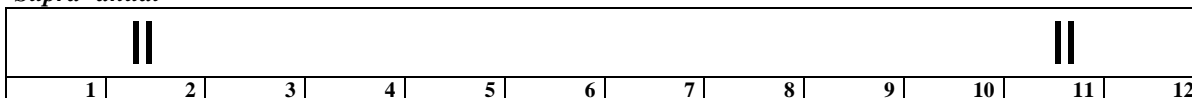
*Sub-anual*



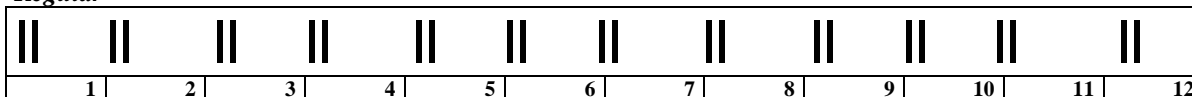
*Anual*



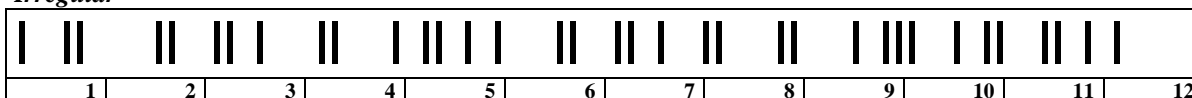
*Supra-anual*



*Regular*



*Irregular*



**FIGURA 5.** Esquema de los patrones de floración y fructificación de plantas de bosques tropicales

- **Especies con floración masal:** También se conoce como floración gregaria y consiste en que la mayor parte de los individuos de la población florecen en forma sincrónica, algunas veces sobre cientos de kilómetros de bosque, pero durante un lapso de tiempo corto (aproximadamente un mes). En los árboles tropicales con floración gregaria las yemas florales se inician mucho antes de la antesis y se mantienen latentes hasta que se liberan como respuesta a un factor ambiental (Richards 1996). Uno de los ejemplos más notables de floración sincrónica o gregaria se presenta en la familia *Dipterocarpaceae* dominante en los bosques del sudeste de Asia. Numerosas especies de esta familia comienzan a florecer simultáneamente en el bosque a intervalos irregulares de uno a diez años (Appanh 1985, Ashton 1989). Esta floración masal supra-anual es seguida por grandes cantidades de producción de frutos, también en fructificación masal. No está claro cuáles son las variables ambientales que inducen este fenómeno; al parecer se debe a la ocurrencia de cortos períodos secos o al incremento en la radiación diaria o la caída en las temperaturas mínimas durante la noche (Ashton *et al.* 1988).

También se argumenta que la floración masal y la consecuente fructificación masal son una adaptación para limitar la abundancia de frugívoros y predadores de semillas. Al concentrar el suministro de alimento en un período corto cada ciertos años los animales serán inundados por más comida que la que pueden consumir; de esta forma muchas semillas escapan de la predación y pueden germinar (Janzen 1974). De hecho, cuando un árbol florece y fructifica por fuera del resto de la población, la cosecha recibe una predación mucho mayor. La floración masal también se conoce en los bosques neotropicales en algunas poblaciones de orquideas, lianas y árboles, pero está limitada a individuos de la misma especie y rara vez ocurre con la sincronía y la intensidad del sudeste de Asia (Peters 1996).

- **Especies de floración extendida:** Es una variante de la floración masal caracterizada por una fase de floración con baja amplitud geográfica y baja sincronía, mientras que la masal es de corta duración con una amplitud geográfica amplia y una alta sincronía en la población (Newstrom *et al.* 1994).
- **Especies Monocárpicas:** El individuo florece solo una vez durante su ciclo de vida, produce frutos y muere. Los pocos árboles tropicales que son monocárpicas florecen una vez, generalmente muy profusamente y mueren después de que los frutos maduran. El significado biológico de este patrón parece corresponder a un mecanismo para proporcionar claros en el dosel que faciliten la sobrevivencia de los árboles juveniles (Foster 1977). Entre las especies monocárpicas tropicales se incluyen los bambos, que crecen vegetativamente durante largos períodos de tiempo (hasta 120 años en algunas especies), luego florecen, fructifican y mueren (Janzen 1976). También son monocárpicas algunos árboles como el *Spathelia excelsa* del Amazonas (Richards 1996) y *Tachigali versicolor* (Caesalpinaceae) de Centroamérica (Foster 1977). Este último es un árbol emergente que tiene episodios de floración sincrónicos cada 4 años, produce una gran cantidad de semillas y aunque la mortalidad de las plántulas es alta, sobreviven muchas de ellas distribuidas cerca de árbol madre, las cuales se benefician por el claro que se abre en la caída del árbol (Kitajima & Ausprunger 1989).

Los picos de floración en las especies tropicales están seguidos por picos de fructificación, aunque como se mencionó anteriormante en muchas especies y en árboles individuales, las grandes producciones de flores no están seguidas necesariamente por grandes producciones de frutos. Es común que una gran proporción de flores y frutos inmaduros se destruyan por efecto de un evento de lluvia fuerte, hongos o predadores. El tiempo entre la fertilización de las flores y la maduración de los frutos es muy variable, puede tomar desde algunas semanas hasta un año o más. Los frutos tropicales se desarrollan en 2 o 3 meses en promedio. Algunos frutos requieren más tiempo para madurar como *Carapa guianensi*, el cual toma ocho meses desde la floración (Piña-Rodriguez & Aguiar 1993). El desarrollo de los frutos a partir de las flores polinizadas no es necesariamente continuo, pues algunos se desarrollan hasta cierto estado y luego entran en latencia para continuar posteriormente su desarrollo como ocurre en *Hymenea coubaril* (Newstrom *et al.* 1994). Algunos árboles que florecen continuamente o en intervalos de tiempo muy cortos tienen varias generaciones de frutos en sus copas simultáneamente.

### 3.4. DESCRIPCION E INTERPRETACIÓN DE PATRONES FENOLÓGICOS

La interpretación de los fenómenos fenológicos se basa en el análisis de los **factores próximos** que disparan un cierto evento fenológico y de los **factores remotos** que contribuyeron a la selección adaptativa de una periodicidad determinada. Los factores próximos y remotos requieren análisis diferentes. En la evaluación de los factores próximos se buscan los factores ambientales cuya periodicidad pueda tener influencia en los patrones fenológicos observados. De otro lado, en el análisis de los factores remotos se deben relacionar los patrones fenológicos de una especie con otras poblaciones de plantas y animales, contando con la información básica sobre la biología

reproductiva de la especie (sistema sexual, sistema de cruzamiento y relaciones con polinizadores y dispersores). El análisis conjunto de estos factores permitirá comprender mejor las relaciones entre las estrategias reproductivas de las plantas y la evolución de los patrones fenológicos (Borchert 1983, Bawa 1983).

La respuesta fenológica puede ser una adaptación a cambios en las condiciones ambientales, tanto en sus factores próximos como remotos. Por ejemplo, muchas especies deciduas de los bosques secos tropicales estacionales se defolían antes de desarrollar déficit hídrico y las hojas nuevas se producen cerca de un mes antes del inicio de las lluvias como respuesta a un factor ambiental predecible. También, la periodicidad de una fenofase puede ser una adaptación a las presiones ejercidas por los animales como factores remotos, pero es probable que las plantas dependan de factores ambientales que disparen el proceso fisiológico (van Schaik *et al.* 1993).

### 3.4.1. La fenología como adaptación a la estacionalidad del ambiente físico

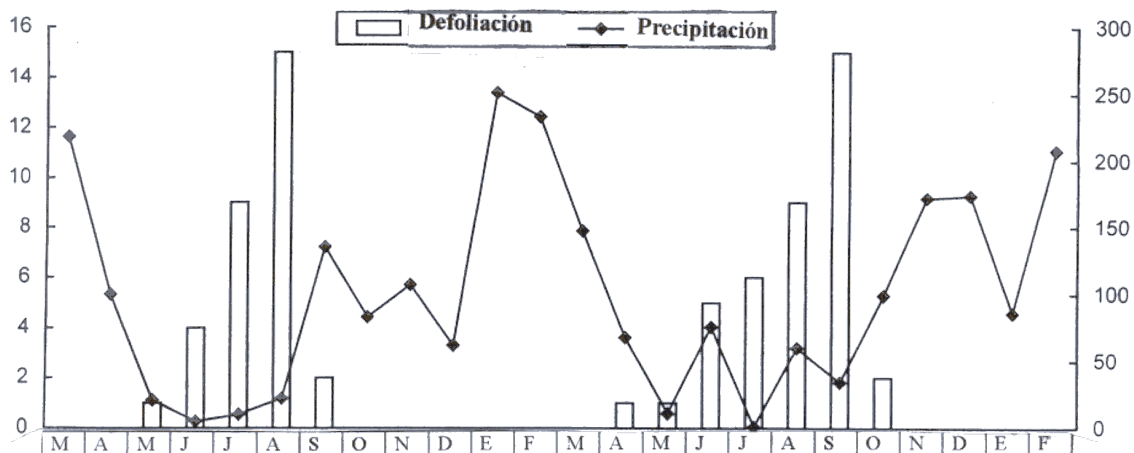
**Adaptación a la estacionalidad de la precipitación:** El estudio del efecto de la estacionalidad en los climas tropicales se ha concentrado casi exclusivamente en los patrones de precipitación. La periodicidad de la precipitación en el trópico está determinada por la dinámica de la Zona de Convergencia Intertropical, que se caracteriza por baja presión atmosférica, baja velocidad del viento y la alta precipitación. Por esto, la precipitación es alta y no estacional en una estrecha banda alrededor del Ecuador. Pero esta banda tiende a moverse dos veces al año unos cuantos grados fuera del Ecuador y una vez al año a mayor latitud, creando períodos de sequía de severidad y duración variable en estas áreas del planeta. Este patrón puede modificarse localmente por causa de la proximidad de montañas, corrientes oceánicas frías y por continentalidad (van Schaik *et al.* 1993).

Los efectos de los períodos de sequía sobre las plantas varían ampliamente dependiendo de la temperatura, la disponibilidad de agua en el suelo y de factores propios del organismo como la profundidad de las raíces. Sin embargo, aún los déficits de humedad más leves afectan el crecimiento y la expansión celular, hasta el punto que las plantas bajo estas condiciones pueden ser incapaces de producir nuevos órganos. Por esto se considera que el principal factor, tanto próximo como remoto, de los patrones fenológicos de las especies tropicales es la periodicidad de la precipitación y sus efectos sobre la disponibilidad de agua en el suelo (van Schaik *et al.* 1993, Reich 1995).

La cantidad y estacionalidad de la precipitación influye sobre distintos aspectos del **cambio foliar** en ecosistemas forestales tropicales. La proporción de árboles siempreverdes, intermitentes y deciduos en los bosques tropicales está relacionada con el clima regional, particularmente con la duración y severidad de la estación seca. La mayoría de los bosques húmedos tropicales contienen una alta proporción de especies siempreverdes e intermitentes, pero también están presentes unas cuantas especies deciduas (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Richards 1996). Cuando la precipitación se vuelve más estacional, la proporción de árboles deciduos comienza a ser mayor, primero en los estratos superiores y luego en los estratos inferiores, y los bosques semideciduos y deciduos reemplazan a los siempre verdes (Richards 1996).

La estacionalidad de la precipitación también determina en muchos casos las **épocas de defoliación**, las cuales se producen generalmente durante la estación seca. Este patrón de defoliación se ha encontrado en diferentes bosques tropicales como los bosques secos de lomerío de Bolivia (Justiniano & Fredericksen 2000. Figura 6) y los bosques húmedos de la amazonia central (Alencar *et al.* 1979, Magalanes y Alencar 1979, Falcao & Lleras 1983) y la región de Los Tuxtlas (México). En este último, a pesar de que se presenta defoliación durante todo el año, el fenómeno se hace más intenso durante la estación seca (Carabias-Lillo & Guevara 1985). Excepcionalmente algunas especies tropicales deciduas se defolían durante la estación de lluvias, pero es posible que este fenómeno se presente como consecuencia de una gran sensibilidad a las bajas intensidades de luz y alta humedad que acompañan la estación de lluvias (Addicott 1978). También se ha

observado que algunas especies de arbustos del interior del bosque en Centro América se defolían en la estación húmeda y conservan el follaje en la estación seca. Este comportamiento se ha interpretado como una estrategia para escapar a la competencia por luz de los niveles más altos del dosel (Janzen 1970).

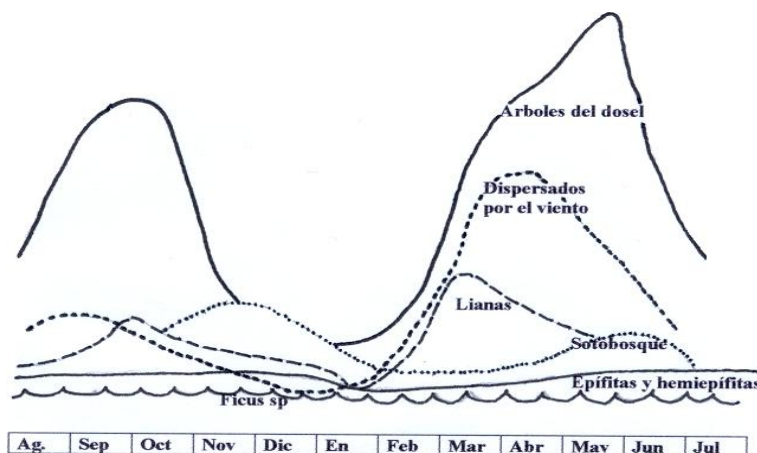


**FIGURA 6.** Cambio foliar en los bosques secos de lomerío (Bolivia). La precipitación mensual está dada en mm. Las barras representan el número de especies que se defolían. Modificado de Justiniano & Fredericksen 2000.

En algunos bosques y especies tropicales se ha encontrado relación entre la estacionalidad de la precipitación y la **periodicidad de la floración**. La floración puede presentarse en la estación húmeda, en la estación seca o en la transición entre ambas estaciones (Newstrom *et al.* 1994). En la mayoría de los estudios, como los realizados en Costa Rica y en otros sitios de Centroamérica así como en los bosques de tierra firme del Amazonas, la floración ocurre durante la estación seca (Alencar 1979, Frankie *et al.* 1974, Falcao & Lleras 1983), pues el déficit de agua durante éste período parece propiciar la apertura de las yemas florales (Janzen 1976, Borchert 1983). Otras especies en cambio florecen al comienzo de la estación de lluvias cuando finalmente disminuye el déficit hídrico (Falcao & Lleras 1983, Richards 1996).

Con relación a la **periodicidad de la fructificación**, se ha postulado la hipótesis del “tiempo óptimo para la dispersión de semillas y la germinación”, ya que la mayor o menor humedad tiene una fuerte influencia sobre estos procesos. Así por ejemplo, la fructificación de las especies dispersadas por el viento debería producirse durante los períodos secos del año y con mayores vientos, especialmente cuando éstos coinciden con los períodos de defoliación (Bawa 1983). En la isla de Barro Colorado (Panamá) se han detectado diferencias en la periodicidad de la producción de semillas, entre las dispersadas por el viento y las dispersadas por otros medios (Figura 7). Las primeras tienen un pico bien marcado al final de la estación seca y las dispersadas por animales tienen dos períodos de máxima producción durante el año (Foster 1982, Bawa 1983). En los bosques secos de la región de lomerío (Bolivia), las especies del dosel que poseen semillas pequeñas dispersadas por el viento maduran al final de la estación seca, mientras que las especies del dosel medio, dispersadas por animales o por gravedad, maduran durante el pico de la estación lluviosa (Justiniano & Fredericksen 2000).





**FIGURA 7.** Producción estacional de frutos en los bosques de la isla de Barro Colorado (Panamá). Modificado de Foster 1982.

**Adaptación a la periodicidad de la humedad del suelo.** La distribución de las especies con diferentes hábitos de defoliación sigue en muchos casos, los patrones de humedad del suelo en una región. Así por ejemplo, en las zonas donde predominan los bosques semidecíduos y deciduos se puede encontrar una gran proporción de árboles siempreverdes en las zonas de ribera y aún en los climas siempre húmedos las especies deciduas son más abundantes en ciertos tipos de suelos con menor capacidad de retención de agua (Richards 1996).

En cuanto a la periodicidad del cambio foliar, los árboles tropicales deciduos generalmente se defolian como respuesta al déficit de humedad producido por la disminución del agua en el suelo y luego, cuando desaparece este factor ambiental limitante, se desarrollan los brotes foliares (Reich & Borchert 1982, Falcao & Lleras 1980). Sin embargo, en la isla de Barro Colorado (Panamá), se probó esta hipótesis generalizada de que la defoliación (y la floración) en especies tropicales es inducida por el déficit de humedad del suelo y se obtuvieron resultados contrarios a lo esperado. Se aplicó riego artificial continuo a una zona del bosque con el fin de eliminar el déficit de humedad durante la estación seca del año. La periodicidad de la defoliación (y de la floración) de las 18 especies estudiadas se afectó muy poco (Wright & Cornejo 1990).

De otro lado, se tienen reportes de defoliación por exceso de humedad en el suelo pues en algunos bosques tropicales inundables, los árboles se defolian durante las crecientes estacionales. Una vez el nivel del agua disminuye se producen rebrotes foliares y florales masivos. Por ejemplo, en las *varzeas* e *igapós* de la amazonia algunos árboles pierden sus hojas durante la inundación anual inducidos por el exceso de humedad (Worbes 1985).

**Adaptación a la periodicidad de la temperatura.** La temperatura parece ser un factor relacionado con la floración y la producción de hojas en algunas especies tropicales (Morellato *et al.* 2000). Un factor importante que pocas veces se considera es la variación de las temperaturas máximas y mínimas diarias. De hecho, varios estudios han asociado la ruptura de la latencia de yemas florales con un mecanismo termoperiódico, que requiere altas temperaturas diurnas y bajas temperaturas nocturnas (Opler *et al.* 1976, Alvim 1978, Wright & van Schaik *et al.* 1994). Este fenómeno es evidente en un estudio realizado en los bosques húmedos tropicales de Gabón en el cual se pudo establecer una relación directa entre las épocas de floración de muchas especies y el valor de la temperatura mínima diaria que se había alcanzado en diferentes años de evaluación. Los resultados sugieren que existe una temperatura mínima crítica para la producción de frutos (mediada por la

floración), pues la cosecha disminuyó significativamente en los años cuya temperatura mínima fue mayor de 21 °C durante la estación seca (Tutin & Fernández 1993).

**Adaptación a la periodicidad de la radiación solar.** La estacionalidad de la radiación solar y el efecto que puede tener sobre las plantas han sido poco estudiados en los trópicos, pues se considera que el factor más importante es la estacionalidad de la precipitación (van Schaik *et al.* 1993, Reich 1995). Sin embargo, también existen algunas evidencias sobre el efecto de la luz en la regulación de los patrones fenológicos de las plantas tropicales. De hecho, los cambios en la duración del día pueden explicar el comportamiento estacional de las plantas en climas que no tienen una variación estacional marcada de la precipitación y la temperatura (Wright & van Schalk 1994).

La variación en la duración del día es casi nula en el Ecuador pero en los límites de la franja tropical puede alcanzar cerca de tres horas (Reich & Borchert 1984). En el trópico existe además una estacionalidad considerable en la nubosidad, lo cual reduce la energía radiante que llega a los bosques (van Schaik *et al.* 1993). Es bien conocido que las plantas del sotobosque tienen severas limitaciones de luz, pero también existe evidencia de que los árboles del dosel pueden tener limitaciones (van Schaik *et al.* 1993). Los estudios de fotosíntesis muestran que las hojas del dosel generalmente operan por debajo del nivel de saturación (Oberbauer & Strain 1986). De acuerdo con esto, se puede predecir que las plantas tropicales producirán hojas jóvenes en los períodos de alta insolación cuando tienen mayor potencial de asimilación. Además las hojas jóvenes recién expandidas son más eficientes en la fotosíntesis y en el control de las pérdidas de agua por transpiración y poseen la máxima área foliar efectiva, pues su disminución por herbivoría, epífilas o daño de patógenos ha sido mínima. Esta predicción también puede extenderse a la floración, ya que es más eficiente transferir directamente los compuestos a los órganos en crecimiento, que almacenarlos para una translocación posterior. Por esto, en las zonas tropicales sin estacionalidad en la precipitación, se puede esperar que la producción de hojas nuevas y la floración coincidan con los períodos de máxima insolación (van Shaik *et al.* 1993).

Por otro lado, se afirma que la defoliación y la floración de un número grande de especies tropicales ocurre durante los días cortos debido a un cambio en la calidad de la luz roja a infrarroja, similar al mecanismo que regula la caída de hojas en las zonas templadas (Borchert 1980, Richards 1996, Alvim 1978).

### 3.4.2. Los patrones fenológicos como adaptación a presiones bióticas

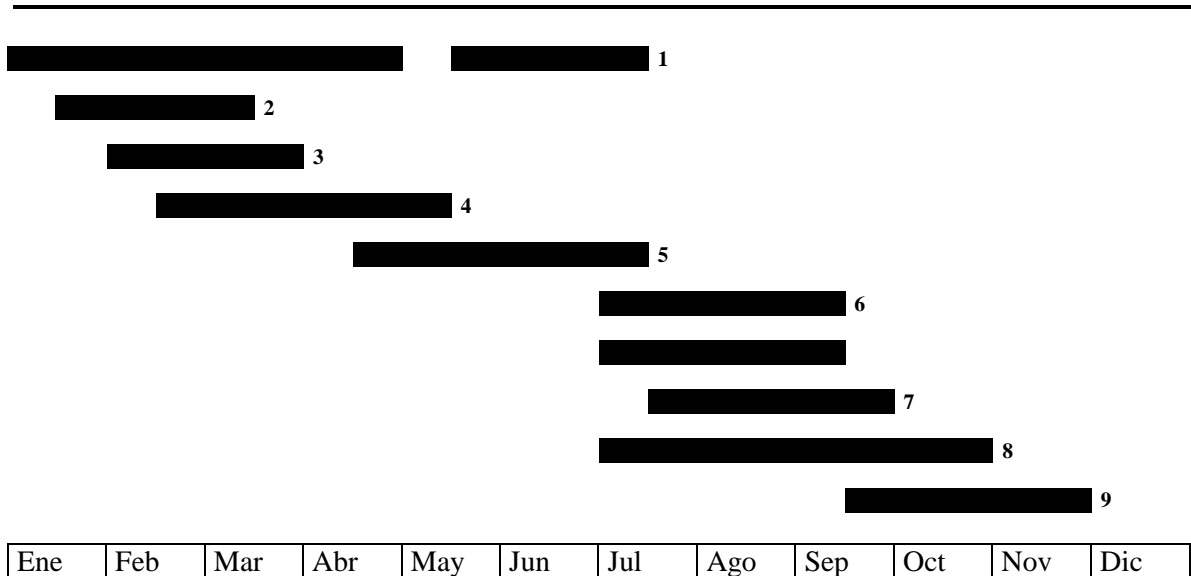
La acción de los factores bióticos puede conducir bien sea a la reducción o al incremento de la superposición de los eventos fenológicos entre diferentes especies de plantas.

**Escalonamiento de eventos fenológicos en el tiempo (Hipótesis de la eliminación de competencia):** Las plantas compiten por atraer polinizadores y dispersores, por lo cual algunas de ellas que dependen de los mismos vectores animales, han desarrollado comportamientos que minimizan el traslape de los ciclos reproductivos. Puesto que las relaciones planta-polinizador tienden a ser más fuertes que las relaciones planta-dispersor, este patrón es más común en relaciones de polinización (Wheelwright & Orians 1982).

En varios bosques tropicales se han encontrado patrones de floración escalonada en **gremios** de especies, que se estructuran cuando un grupo particular de recursos se porciona y es compartido por un grupo de consumidores (Putman 1996). En un gremio de plantas, las secuencias de floración a lo largo del año se traslapan levemente con el fin de reducir la competencia por polinizadores y disminuir la contaminación de los estigmas con polen interespecífico (Hilty 1980). Cuando los recursos florales de una especie se agotan, se reemplazan por los de otra que comienza a florecer más copiosamente. De esta forma cada especie de planta puede maximizar la eficiencia en la polinización y a los polinizadores se les provee con una fuente de alimento continua durante el

año o al menos por periodos de tiempo prolongados (Newstrom *et al.* 1994). En algunos casos esta secuencia de especies no es tan regular y lo que se presenta es una variedad de diferentes patrones de floración que se traslapan en una sucesión desordenada, lo cual parece ser más común en las especies tropicales (Styles 1978).

Esta secuencia en la floración se ha reportado entre plantas que son polinizadas por colibríes (Stiles 1978. Figura 8), escarabajos, abejas grandes y medianas, mariposas nocturnas y murciélagos (Richards 1996). Aunque menos común, también se ha encontrado este patrón escalonado en plantas que comparten dispersores de semillas (Baker *et al.* 1983).



**Figura 8.** *Floración escalonada de especies del sotobosque. Comparten polinización por colibríes en bosques húmedos tropicales de tierras bajas (La Selva, Costa Rica): 1. Heliconia pogonatha, 2. Passiflora vitifolia, 3. Jacobinia aurea, 4. Heliconia wagneriana, 5. Costus ruber, 6. Heliconia sp, 7. Heliconia sp., 8. Aphelandra sinclairiana, 9. Costus malortieanus. Modificado de Stiles (1978)*

**Agrupamiento de los eventos fenológicos en el tiempo:** Varios procesos bióticos pueden conducir al agrupamiento de los eventos fenológicos:

- **El ajuste de los eventos fenológicos a la variación estacional de la disponibilidad de agentes bióticos:** La presencia y actividad estacional de vectores animales de polinización o dispersión, puede haber ejercido presión de selección en algunas especies de plantas hacia una actividad fenológica agrupada en el tiempo. La época en que arriban aves migratorias puede ser un factor de selección para ajustar el período de floración de las plantas polinizadas por colibríes o dispersadas por aves. La abundancia poblacional de los insectos polinizadores también puede tener variaciones estacionales, pues al parecer alcanzan las más altas magnitudes durante la estación seca, con lo cual se favorecen las plantas que florecen en esa época (van Schalk *et al.* 1993).
- **La atracción de polinizadores:** Algunas especies requieren una gran cantidad de flores para atraer a los polinizadores, lo cual solo puede lograrse mediante la floración sincrónica (van Schalk *et al.* 1993).

- **Baja abundancia de herbívoros:** Las plantas que producen hojas nuevas durante el período seco en las zonas tropicales estacionales presentan menos daños por herbivoría, pues durante este período también disminuyen las poblaciones de herbívoros (Aide 1993).
- **Eliminación de predadores (Hipótesis de saciedad de los predadores):** Las especies que fructifican al mismo tiempo, en eventos masales o extendidos, tienen mayor opción de saciar a los predadores de semillas. Esto les permite dejar una porción de sus semillas a salvo para que puedan germinar (Chan & Appanah 1980, Aide 1988). Cuando en la comunidad existen diferentes especies de plantas que comparten los mismos predadores, la selección puede conducir a sincronías interespecífica y por eso el bosque presenta épocas de mayor actividad fenológica (van Schaik *et al.* 1993).

### 3.4.3. Los patrones fenológicos como respuesta a factores endógenos

Algunos investigadores sostienen que la ocurrencia de fenómenos periódicos en las especies tropicales es en primer lugar la manifestación de procesos periódicos endógenos y en segundo lugar una adaptación a los cambios climáticos (Borchert 1980, 1983, 1991). Como evidencia se presentan características del cambio foliar y la floración de algunas especies tropicales. En algunos casos, el patrón de cambio foliar es más o menos constante y no tiene relación con los factores ambientales, lo cual sugiere que está determinado por factores genéticos. La senectud foliar es por lo tanto, el reloj biológico de la defoliación y su periodicidad está determinada por la longevidad promedio de las hojas, la cual opera mediante mecanismos del sistema hormonal (Borchert 1980). El tiempo de vida de las hojas de los árboles siempreverdes de los bosques tropicales varía entre las distintas especies, desde cerca de 18 meses hasta varios años. Las especies que son regularmente deciduas cada año, es porque tienen hojas que duran un año o menos y su crecimiento es rítmico, por lo cual todas las hojas nacen al mismo tiempo y se hacen seniles al mismo tiempo (Borchert 1991).

Algunas familias tienen muchas especies deciduas como Bombacaceae, Sterculiaceae y otras son totalmente siempreverdes como Lauraceae y Myristicaceae, lo cual puede estar relacionado con el lugar donde evolucionaron y donde desarrollaron el patrón de defoliación que ahora está fijado en sus genes (Richards 1996).

También se sostiene que la floración de los árboles tropicales depende de factores internos como las cantidades de carbohidratos acumuladas en los tejidos meristemáticos y el balance entre los reguladores del crecimiento; los factores externos afectan el comienzo de la floración solo indirectamente (Borchert 1980, 1991). Los patrones supra-anales, muchas veces irregulares, se pueden explicar por la carencia de un nivel crítico de acumulación de recursos en los tejidos de la planta. Este nivel se alcanza en mayor o menor tiempo dependiendo de la disponibilidad de factores ambientales importantes como la radiación, los cuales pueden disminuir finalmente la frecuencia reproductiva (Clark & Clark 1987). Por esto, es común observar que los árboles aislados o que se encuentran en las márgenes del bosque, florecen con mayor frecuencia que los del interior, pues reciben mayor cantidad de radiación, necesaria para alcanzar los niveles de acumulación de recursos requerida.

## 3.5. PATRONES FENOLÓGICOS EN COMUNIDADES FORESTALES TROPICALES

Los bosques húmedos tropicales no estacionales en su conjunto, no presentan una periodicidad marcada en la defoliación, es decir, cambian hojas continuamente durante todo el año. Sin embargo, cuando se evalúan separadamente los diferentes niveles del bosque se pueden encontrar algunas diferencias entre ellos. Los árboles deciduos y e intermitentes se encuentran principalmente entre los emergentes y del dosel superior, donde están más expuestos a variaciones de temperatura y humedad. Los árboles más altos se defolian en la primera estación seca más larga del año y los

restantes en la estación seca más corta. En los estratos inferiores, donde la humedad es más alta y constante, la mayoría de las especies leñosas, incluyendo los juveniles, son siempreverdes (Newstrom *et al.* 1994).

Los bosques con una estacionalidad marcada de la precipitación muestran periodicidad en la defoliación y aparición de brotes foliares, aunque ésta puede ser variable cada año (Richards 1996). El patrón más general es el que se presenta en los bosques secos de la región de lomerío (Bolivia), donde la mayoría de las especies del dosel pierden las hojas durante la estación seca, mientras que las del dosel medio las conservan. La producción de hojas nuevas ocurre al principio de la estación de lluvias (Justiniano & Fredericksen, 2000).

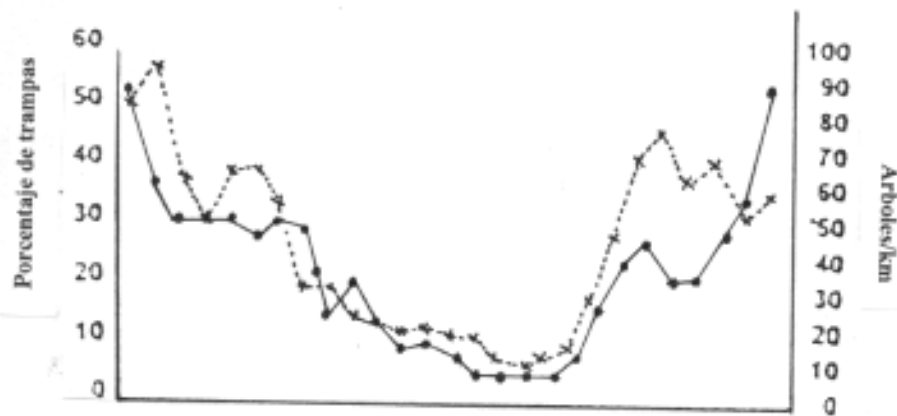
Los diferentes procesos de floración y fructificación de las especies de los bosques tropicales forman en conjunto un patrón continuo en la comunidad, aunque con períodos de mayor intensidad durante ciertos períodos del año (Urrego & del Valle 2001, Richards 1996, Longman & Jenik 1987, Newstrom *et al.* 1994). Aún en los bosques premontanos del Pacífico colombiano, con uno de los climas más húmedos y no estacionales del mundo, la fructificación presenta cierta estacionalidad (Hilty 1980).

La estacionalidad en el incremento de la floración parece estar relacionada con la periodicidad de la precipitación. En los bosques no estacionales de la región Atlántica de Brasil, la floración y aparición de brotes foliares es marcadamente estacional y se concentra en la época más húmeda (Morellato *et al.* 2000). En la estación biológica La Selva (Costa Rica), se han detectado diferencias en los patrones de floración entre los niveles del bosque. Los árboles del dosel poseen dos picos de floración anual, el mayor de ellos al principio de la primera estación de lluvias. Los árboles del sotobosque son menos estacionales que los del dosel y menos aún lo fueron las herbáceas y arbustos (Frankie *et al.* 1974, Opler 1980). En los bosques de Barro Colorado (Panamá), con un clima más estacional que el de La Selva, se presenta un pico general de floración en la primera mitad de la estación lluviosa, con diferencias entre las sinusias del bosque (Foster 1982). Los bosques secos tienen períodos bastante marcados de disminución de la precipitación y esto se refleja en una mayor estacionalidad de la floración. En Guanacaste (Costa Rica), la floración tiene períodos bien diferenciados en todo los estratos, concentrados en la larga estación seca (Frankie *et al.* 1974).

La fructificación también es estacional en los bosques tropicales. En los bosques húmedos de tierras bajas de la amazonia, la producción de frutos es claramente estacional, con una alta actividad de fructificación durante el principio y la mitad de la primera estación de lluvias (uno o dos picos) y un decrecimiento hacia el final de esta estación y el principio de la época seca (Stevenson *et al.* 1998. Figura 9), lo cual coincide con otros estudios realizados en bosques húmedos tropicales (Frankie *et al.* 1974, Foster 1982, Terborgh 1990). Aunque se conoce muy poco acerca de la fenología de la floración y fructificación en los bosques montanos tropicales, al parecer aún en los bosques nublados se presenta estacionalidad (Tanner 1982).

### **3.6. MÉTODOS PARA REALIZAR ESTUDIOS FENOLÓGICOS**

La fenología se estudia a diferentes escalas espaciales y temporales. En los ecosistemas forestales la unidad de trabajo puede variar desde una especie particular hasta una comunidad completa. El área comprendida puede ser pequeña, para estudios intensivos de todas las fenofases, o muy grande cuando se trata de realizar comparaciones interregionales de un evento fenológico particular. La unidad básica de tiempo es por lo general un año, pero se requieren varios años de medición para establecer con certeza los patrones fenológicos. En estudios muy detallados se requieren escalas de tiempo menores, hasta de unas horas, como en el registro de la antesis.



**FIGURA 9.** *Patrón de fructificación en bosques húmedos tropicales de tierras bajas (Parque Nacional Tinigua, Amazonia colombiana). Línea punteada: Trampas para recolección de semillas. Línea continua: Árboles fructificados en los transectos. Modificado de Stevenson et al. 1998.*

La selección de los individuos arbóreos se debe realizar teniendo en cuenta que éstos hayan alcanzado la madurez fisiológica, fijando un diámetro mínimo por encima del cual encontraremos árboles maduros (20 cm aproximadamente). Los individuos deben estar libres de infestaciones altas de lianas, deformidades o enfermedades notorias que puedan afectar su comportamiento. También es importante tener en cuenta el sistema sexual de la especie, pues si es dioica se deben seleccionar individuos con flores estaminadas e individuos con flores pistiladas para conformar la población muestral. Los individuos se deben marcar y localizar claramente para facilitar las visitas posteriores. Los métodos más utilizados para la realización de estudios fenológicos son:

- **Observación directa desde el suelo:** Estos métodos son relativamente simples en su aplicación en bosques abiertos o de altura baja, pero se dificultan en bosques altos y densos como son los húmedos tropicales de tierras bajas, los cuales pueden alcanzar hasta 50 m de altura (Zhang & Wang 1995). Las observaciones se realizan con ayuda de binóculos, al menos de 8 x 40, e incluyen el registro cualitativo o cuantitativo de los datos.
- **Registro cualitativo de las observaciones:** Se realizan observaciones directas de los fenómenos pero no se cuantifica su magnitud. Únicamente se toma información acerca de la presencia o ausencia del cambio foliar, la floración y la fructificación. Los resultados se presentan en gráficos, en los que se muestran de diversas formas las épocas de ocurrencia del fenómeno, con líneas o barras a lo largo de diferentes épocas del año, o puntos que marcan los períodos de ocurrencia de la fenofase, entre otros. Generalmente estos gráficos se comparan con la periodicidad de las variables ambientales en el área de estudio durante el período de observación. Este tipo de registro resulta más práctico cuando se estudia un gran número de especies, dado que el registro cuantitativo consume más tiempo (Alencar 1979, Newstrom *et al.* 1991, Hilty 1980).
- **Registro cuantitativo:** Se asigna un valor cuantitativo a las observaciones fenológicas de manera que se puedan detectar las épocas de mayor expresión del fenómeno, no solamente su

presencia o ausencia. También permiten establecer relaciones matemáticas con variables cuantitativas del ambiente que se supone inducen el fenómeno observado. Se han desarrollado diferentes métodos para cuantificar los fenómenos fenológicos:

- **Método de Fournier:** Se aplicó inicialmente en estudios sobre la fenología de *Tabebuia penthaphylla* en Costa Rica (Fournier 1974), y posteriormente se mejoraron los sistemas de toma de datos en el campo (Fournier 1976, Fournier & Charpentier 1975). Las características fenológicas que se consideran en este método son floración (Fl), floración en botón (Bot), frutos verdes (Fv), frutos maduros (Fm), caída de follaje (c) y brote de hojas nuevas (B). Cada una de estas características se evalúa mediante el empleo de una escala que varía entre 0 y 4, en la que las cifras tienen el siguiente significado (Fournier 1974): **0:** Ausencia del fenómeno observado, **1:** Presencia del fenómeno con una magnitud entre 1 y 25%, **2:** Presencia del fenómeno con una magnitud entre 26 y 50%, **3:** Presencia del fenómeno con una magnitud entre 51 y 75%, **4:** Presencia del fenómeno con una magnitud entre 76 y 100%. Con esta escala es posible medir el estado fenológico de cada uno de los individuos que componen la muestra (Villasana 1997).

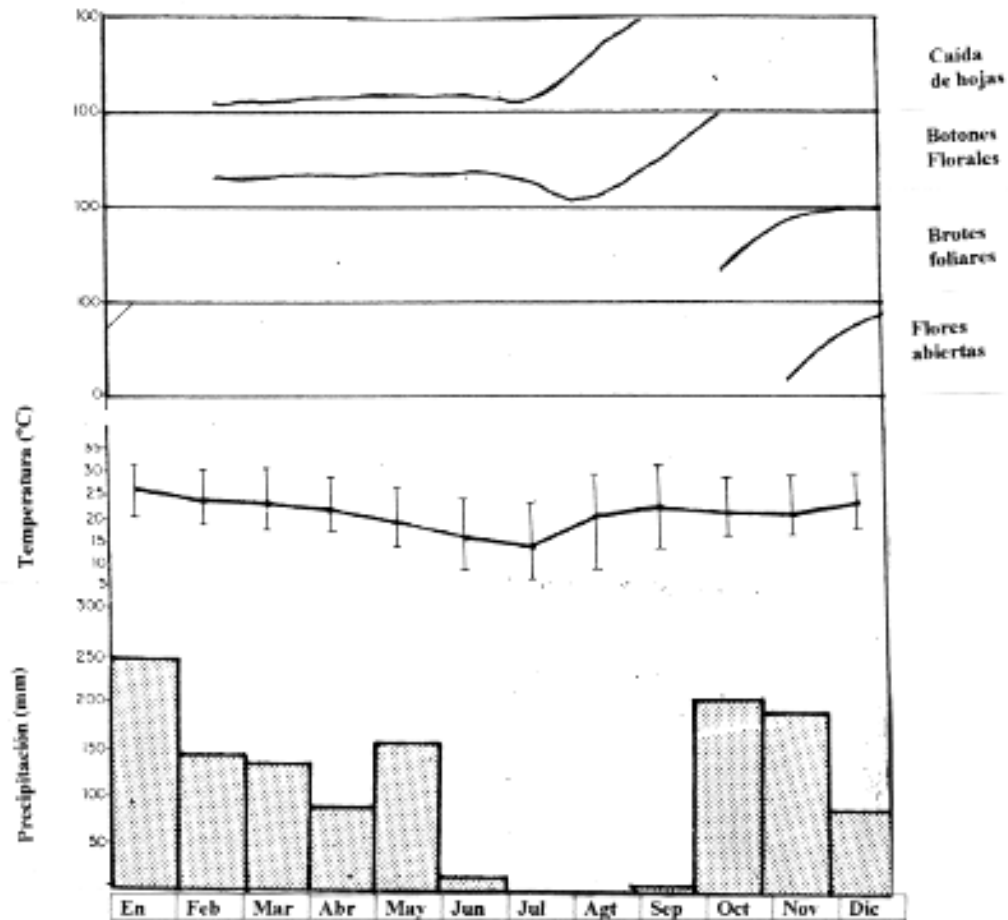
Posteriormente con estos datos se construye el dendrofenograma para representar gráficamente el comportamiento de la población a lo largo del año. En el eje horizontal se representa el tiempo en meses y en el vertical la escala porcentual que corresponde a las características fenológicas (Fournier 1976). Los puntos de la gráfica se obtienen de la sumatoria de los valores de la escala observados en los individuos de la muestra en cada fecha, dividida por el valor máximo posible de la expresión del fenómeno en esta población. Una vez localizados los puntos se unen con líneas que deben tener diferentes códigos para diferenciar las fenofases. Con esta gráfica se puede detectar rápidamente el comportamiento de la especie a través del tiempo y relacionar las fases fenológicas con las variables climáticas (Figura 10).

Se recomienda una muestra de 10 individuos por especie escogidos por orden de aparición en el bosque. Cuando esto no es posible, es suficiente una muestra de 5 individuos escogidos al azar o en forma sistemática. Se recomienda realizar observaciones cada 15 días, aunque una observación por mes suministra información suficiente en la mayoría de los casos (Fournier & Charpentier 1975). La duración del estudio debe ser al menos de un año para incluir toda la variación climática estacional, pero es mejor que las observaciones se realicen durante varios años para poder detectar patrones multianuales en el comportamiento de las especies.

- **Otros métodos cuantitativos para evaluar la fenología de especies individuales:** Algunas veces la aplicación en el campo de un método cuantitativo tan riguroso como el método de Fournier puede tener dificultades prácticas, pues en muchos casos solo se logra la observación parcial de las copas desde el piso del bosque. Por esto, en algunos casos es conveniente utilizar categorías más amplias para calificar la magnitud del fenómeno. Se pueden considerar entonces las siguientes categorías con respecto a cada uno de los eventos fenológicos que se desea estudiar (Lepsh- Cunha 1996): **Alta:** La copa presenta defoliación, floración o fructificación de manera copiosa. (más del 80 %), **Intermedia:** Entre alta y baja, **Baja:** Defoliación, floración o fructificación dispersa sobre la copa o concentrada en unas pocas ramas (menos del 20%). La representación gráfica de estas categorías en el tiempo se realiza mediante barras que abarcan los períodos de presencia con un achurado interno que muestra las categorías de magnitud.

**Métodos cuantitativos para evaluar la fenología de comunidades vegetales:** Cuando se requiere estudiar el comportamiento fenológico de muchas especies del bosque distribuidas por sinusias o por estratos, se evalúa el número o porcentaje de especies que están florecidas o fructificadas quincenalmente o cada mes. Con estos datos se construyen gráficos que muestran los patrones

generales del bosque para luego relacionarlos con la periodicidad de las variables climáticas (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000).



**FIGURA 10.** *Dendrofenograma de floración y cambio foliar para Genipa americana. Se muestra la distribución anual de la temperatura y la precipitación. Modificado de Crestana 1996.*

- **Trampas de semillas:** Las trampas de semillas son marcos de metal, madera o plástico, con redes de recolección y sistemas de drenaje en su interior. Se localizan debajo y alrededor de los árboles que se quieren estudiar, al azar o en parcelas de dimensión fija (Foster 1986) y periódicamente se recogen los productos de las diferentes fases fenológicas, como las hojas seniles, las flores, los frutos muertos y las semillas. Posteriormente se cuantifica cada uno de estos componentes y de esta manera se pueden detectar los patrones del comportamiento fenológico a lo largo del tiempo (Estrada & Coates-Estrada 2001, Lugo & Frangi 1993, Foster 1982, Stevenson *et al.* 1998). Sin embargo, es necesario considerar que el momento de aparición de estas estructuras en la hojarasca que se recolecta, presenta un retraso temporal con



respecto a la presencia del fenómeno en el árbol. Además, cuando se trata de evaluar la fructificación, este método solamente detecta una cantidad residual que equivale a la producción total de frutos menos la cantidad que ya han consumido los frugívoros arborícolas y los insectos (Zhang & Wang 1995). Este método puede servir como complemento o como guía en la utilización de otros métodos de observación directa.

- **Plataformas de observación.** Se construyen sobre árboles altos y pueden tener además puentes que unen varios de ellos. La altura de estas construcciones varía entre 16 y 30 m de acuerdo con el tipo de bosque. Se utilizan sistemas de escalado para acceder a las plataformas y una vez allí, se elige un radio de censo de aproximadamente 20 m para evaluar los eventos fenológicos. Se busca tener una buena visibilidad y generalmente se usan binóculos 10 x 42 (Zhang & Wang 1995). Con este método se puede hacer un seguimiento más detallado de eventos fenológicos específicos como la antesis floral o también hacer conteo de frutos.
- **Recolección de partes vegetales en el suelo a lo largo de transectos:** Se ha utilizado principalmente para evaluar la producción de frutos. Consiste en recoger los frutos caídos a lo largo de un transecto de dimensiones fijas, a intervalos regulares de tiempo o en una época determinada del año. Se remueven los frutos de interés del área muestreada después de cada censo para evitar confusiones con la cosecha siguiente (Gautier-Hion *et al.* 1985, Stevenson *et al.* 1998).
- **Cuantificación de la producción de frutos:** En algunos casos, especialmente cuando se desea relacionar la producción de frutos con la actividad de predadores o dispersores, es necesario determinar la cantidad de biomasa en peso seco que se produce. Para esto se estima el peso promedio de los frutos maduros tomados directamente del árbol, con muestras de unos 10 frutos por especie. La producción total de frutos se calcula multiplicando el número de frutos observados desde el suelo o desde plataformas, por el peso promedio de los frutos (Janson *et al.* 1986, Chapman *et al.* 1992).

## 4. SISTEMAS DE POLINIZACION

---

La polinización se define como el proceso de transporte de polen desde las anteras de una flor hasta un estigma localizado en la misma flor, en la misma planta o en una planta diferente de la misma especie y que conduce a la fertilización del óvulo para el posterior desarrollo del fruto. Sin embargo, la fertilización cruzada tiene mayor valor adaptativo al promover la mezcla de genes y mayor vigor de la progenie. Por esto, las plantas mediante procesos de selección, han desarrollado mecanismos complejos para asegurar este tipo de cruzamiento (Robacker *et al.* 1988).

Los sistemas de polinización en los bosques tropicales son especialmente eficientes, pues a pesar de que una gran proporción de las especies de plantas de estos ecosistemas poseen individuos muy dispersos en el bosque, y mecanismos de fecundación cruzada obligada por autoincompatibilidad o dioicismo, sus polinizadores son capaces de mover el polen a grandes distancias (Bawa *et al.* 1985).

### 4.1. VECTORES DE POLEN

#### 4.1.1. Polinización por el viento (anemofilia)

La polinización por el viento no es muy común en los bosques húmedos tropicales heterogéneos donde la dispersión del polen por este medio se dificulta, ya que los individuos conespecíficos de plantas están muy separados (Janzen 1975). Las especies de la familia Rhizophoraceae, propias de los bosques de manglar (Tomlinson *et al.* 1978), así como algunas de las familias Moraceae, Urticaceae y Palmae, entre otras (Kress & Beach 1994) tienen este tipo de polinización. Se ha reportado una mayor frecuencia de este sistema de polinización en árboles de los bosques deciduos y semideciduos (Bawa & Opler 1975).

Las presiones selectivas responsables de la evolución de la anemofilia en algunas especies de los bosques húmedos tropicales siempreverdes no es obvia. La competencia por polinizadores y las restricciones energéticas para la producción de recompensas florales y señales para la atracción de polinizadores, pueden haber ejercido presión de selección en favor de la polinización por el viento. También es posible que la anemofilia haya evolucionado en las familias Moraceae y Palmae bajo diferentes condiciones ambientales y que haya persistido cuando algunas especies migraron hacia los bosques húmedos (Whitehead 1983).

#### 4.1.2. Polinización por animales (zoofilia)

**Polinización por insectos:** Las interrelaciones entre las plantas con flor y los insectos empezaron a desarrollarse en el período Cretáceo (hace más de 125 millones de años) y cada uno de estos grupos ha tenido un profundo efecto sobre la evolución de las especies del otro (Grimaldi 1999). Las angiospermas más primitivas eran polinizadas por insectos, especialmente por escarabajos. Estas flores primitivas tenían formas aplanadas, con muchos estigmas receptores de polen en el centro. El polen se distribuía a medida que los escarabajos marchaban lentamente cerca de la flor comiendo pétalos y estambres. A partir de estas flores evolucionaron las diversas y complejas formas actuales (Crane *et al.* 1995). En los bosques tropicales actuales existe un amplio rango de insectos polinizadores entre los que se encuentran escarabajos, abejas, avispas, mariposas y varias clases de moscas.

- **Abejas (orden Hymenoptera, familia Apidae):** Las abejas pequeñas generalistas (subfamilias Halictinae, Megachilinae, Meliponinae) polinizan un gran número de plantas (Frankie *et al.* 1983). Por su parte, las abejas medianas a grandes y solitarias (subfamilias Anthophoridae,

Euglossinae), actúan como polinizadores específicos de importantes grupos de plantas tropicales. Por ejemplo, las abejas de la subfamilia *Euglossinae* polinizan árboles de *Couratari spp* y *Eschweilera spp* (Lecythidaceae) (Prance *et al.* 1983), así como también algunas especies de orquídeas (Janzen 1971) que tienen adaptaciones morfológicas especiales para este tipo de abejas.

Algunas especies de abejas tropicales sociales como *Apis spp*, *Trigona spp* y *Melipona spp* son particularmente eficientes en la recolección de alimento, pues la especialización de tareas les permite el aprovechamiento eficiente de los recursos (Grimaldi 1999). Sin embargo, en algunos casos la efectividad de la polinización puede disminuir cuando se limpian el polen de sus cuerpos dentro de los *pelets*, con lo cual menos polen se transporta de flor en flor (Janzen 1975).

Las abejas son atraídas especialmente por el color y las esencias de las flores, en las cuales encuentran el néctar del que se alimentan. El polen se adhiere a sus cuerpos accidentalmente durante el consumo del néctar o eventualmente ellas también lo cosechan para llevarlo a sus colmenas (Grimaldi 1999).

- **Avispas (orden Hymenoptera, familia Vespidae):** Varias clases de avispas tropicales tienen un papel importante en la polinización generalista (Faegri y van der Pijl 1978). Las avispas que participan en la polinización son del grupo Masarinae. Son avispas solitarias, pequeñas, con probosis grandes, que al igual que las abejas llevan polen y néctar a sus nidos (Grimaldi 1999).

Pero entre las avispas tropicales también existen algunos grupos que tienen relaciones de polinización altamente específicas, como las que se presentan entre las Agaonidae y los *Ficus sp* (Moraceae). Estos son árboles monoicos cuya polinización depende de avispas específicas de la familia Agaonidae, las cuales viven y se reproducen dentro del sícono, la estructura que envuelve tanto a las flores como a los frutos. Las avispas vuelan desde su sícono natal hasta diferentes síconos receptivos, pues no pueden sobrevivir en forma libre más de una semana y dependen de la disponibilidad de nuevas flores pistiladas receptivas (Kjellberg & Maurice 1989).

- **Mariposas (orden Lepidoptera):** Muchas mariposas consumen néctar y polen, aunque en general, no se alimentan exclusivamente en las flores. El néctar que buscan las mariposas es particularmente rico en aminoácidos (Baker 1978) y estos insectos poseen piezas bucales especializadas que insertan en las corolas para sorberlo. Su cuerpo con pelos y escamas permite que se les adhiera el polen. Las mariposas diurnas son atraídas por flores vistosas, tubulares y casi sin olor. Las mariposas nocturnas son muy importantes en la polinización de las especies tropicales y pueden alcanzar grandes distancias de vuelo (Bawa 1992). Entre las mariposas nocturnas existen dos grupos importantes para la polinización: Las Eufingidae que son mariposas grandes, liban el néctar en vuelo y visitan flores con esencias dulces y formas tubulares o en cepillo, y las Noctuididae que son mariposas pequeñas que visitan flores erectas (Bawa & Beach 1983).
- **Escarabajos:** Son más importantes como polinizadores en los bosques tropicales que en los templados. Como se mencionó anteriormente, las primeras relaciones de polinización entomófila se desarrollaron con escarabajos. Estos insectos consumen partes florales y polen, los cuales mastican mientras permanecen en la flor. Parte del polen queda adherido a sus cuerpos y luego lo transfieren a otra flor. No son sensibles a los colores y no consumen néctar, pero sí los atraen las esencias fuertes (Gottsberg 1990). Una característica importante de las flores que visitan los escarabajos es la termogénesis. El calor puede servir para atraer a estos insectos hacia una flor abierta a través de la volatilización del aroma floral durante la anthesis. Esto también ayuda a mantener las tasas metabólicas de los escarabajos visitantes, promoviendo de esta forma la rápida deposición del polen durante el período inicial de la visita, que corresponde al período de máxima receptividad del estigma (Consiglio & Bourne 2001).

Normalmente estos insectos utilizan las flores como sitios para copular, depositar sus huevos, descansar y calentarse. Los escarabajos que más comúnmente realizan polinización son los de las familias Scarabaeidae, Staphylinidae, Chrysomelidae, Nitidulidae y Curculionidae (Consiglio & Bourne 2001, Kuchmeister *et al.* 1999). Se ha detectado polinización por escarabajos en algunas palmas de los géneros *Astrocaryum* (Consiglio & Bourne 2001), *Attalea*, *Bactris*, y *Oenocarpus*, así como en especies de la familia Annonaceae (Kuchmeister *et al.* 1999), Myristicaceae (Armstrong & Irvine 1989), Cyclanthaceae (por ejemplo en *Carludovica palmata*), Araceae (por ejemplo en *Philodendron sellatum*) y Nymphaeaceae (por ejemplo en *Victoria amazonica*) (Gottsberg 1990).

- **Moscas (orden Diptera):** Son importantes en la polinización generalista aunque también se encuentran relaciones específicas como las de las moscas *Sinflide* con la palma de sotobosque *Asterogyne martiana* (Baker *et al.* 1983). Poseen probosis grandes adaptadas para alimentarse de néctar (Grimaldi 1999). Uno de los grupos más importantes en la polinización son las moscas de las familias Syrphidae y Bombyliidae. Las Bombyliidae son moscas hirsutas, muy diversas, vuelan con rapidez y son excelentes para estacionarse en el aire puesto que poseen las venas apicales de las alas adaptadas a movimientos fuertes y rápidos (Grimaldi 1999).

**Polinización por aves:** A las aves las atraen las formas y los colores de las flores, pero no las esencias. Algunas se alimentan exclusivamente de néctar y otras complementan su dieta con insectos y frutas. Son aves pequeñas, con menos de 20 g de peso, y su comportamiento es sensible a la abundancia de flores (Stiles & Freeman 1993). Las recompensas que ofrecen las plantas se pueden producir todo el año para alimentar a las aves residentes, o durante ciertos períodos para los migratorios (Janzen 1975).

- **Colibríes (familia Trochilidae):** Tienen una distribución amplia en Norte y Sur América. Se alimentan de néctar combinado con otras fuentes de proteína como insectos. Eventualmente consumen polen disuelto en el néctar; por lo general liban en vuelo, revoloteando frente a la flor. Los nectarios de las flores se encuentran en la profundidad de la corola y al tratar de alcanzarlos tocan las anteras con la cabeza, con lo cual el polen queda adherido a su pico y plumas. Para llegar hasta los nectarios poseen picos largos, rectos o curvos, con lenguas largas que se desplazan en el interior de dos tubos por los cuales el ave succione el néctar. Los colibríes tienden a visitar árboles en los estratos bajos, arbustos, y otras plantas del sotobosque como las *Heliconia sp.* Algunas especies son territoriales y defienden su área de alimentación. Otros por el contrario tiene rutas definidas de alimentación en el bosque (Stiles 1975, 81).
- **Pájaros (superfamilia Passeriformes incluyendo las familias Vireonidae, Sylviidae, Thraupidae, Fringillidae, Orididae, Coerebidae):** Son aves de tamaño pequeño. Visitan los árboles y lianas más altos en el dosel del bosque (Toledo 1977).

**Polinización por mamíferos:** Se trata principalmente de murciélagos y algunos grupos de mamíferos arborícolas que polinizan especies de los bosques del Neotrópico y Paleotrópico.

- **Polinización por murciélagos:** Este tipo de polinización está restringida a los trópicos. Los murciélagos pertenecen al orden Chiroptera que se divide en dos subórdenes: Megachiroptera y Microchiroptera. El primero se distribuye solo en el Paleotrópico y el último en toda la región tropical. Son polinizadores muy efectivos pues pueden transportar el polen a grandes distancias (Bawa 1992). En el Neotrópico los pequeños Microchiroptera se alimentan solos o en grupo dependiendo de la disponibilidad de néctar. Algunos siguen un patrón de rutas definidas en el bosque. Consumen néctar y polen y los atraen las esencias de las flores. Normalmente se alimentan en vuelo, pero también emplean para aterrizar los pétalos rígidos y carnosos que tienen algunas flores (Estrada & Coates-Estrada 2001). Al alimentarse se manchan el pecho, la cabeza, el abdomen y la parte ventral de las alas con polen, el cual transfieren posteriormente al

estigma de otra inflorescencia. Los murciélagos que se alimentan de néctar y polen tienen lenguas largas terminadas en excrecencias similares a filamentos suaves (Gribble & Hay 1993).

La polinización ocurre en el crepúsculo y en la noche. Las plantas que visitan los murciélagos son árboles, lianas y algunas epífitas con inflorescencias o flores individuales que cuelgan con pedúnculos o pedicelos; esto les permite tener un espacio de vuelo libre de ramas y hojas, como ocurre en algunas especies de la familia Caryocaraceae (Gribble & Hay 1993). Igualmente, las flores pueden estar agrupadas cerca de las ramas y en este caso el animal debe posarse sobre la inflorescencia para beber el néctar y comer el polen, como en *Ceiba pentandra*. Los murciélagos también polinizan flores caulinares como las de *Crescentia sp* (Bignoniaceae). Este tipo de polinización es más común en los bosques secos, donde muchas especies de árboles florecen durante la defoliación, lo cual les brinda mayor espacio de vuelo (Janzen 1975).

- **Polinización por mamíferos no voladores:** Los marsupiales arbóreos y los roedores polinizan varias especies en Australia y Suráfrica. Los lemures son polinizadores importantes en Madagascar, donde no hay murciélagos (Bawa, 1992). Los micos polinizan algunas especies de la familia Bombacaceae como *Ceiba pentandra*, *Ochroma pyramidale* y *Quararibea cordata* en los bosques del Amazonas (Janson *et al.* 1981). Muchas de las flores que visitan los monos tienen adaptaciones para la polinización por murciélagos (Steiner 1981).

#### 4.2. ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS DIFERENTES SISTEMAS DE POLINIZACIÓN

Uno de los pocos estudios de polinización en un número grande de especies de un ecosistema tropical se realizó en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), el cual ha permitido conocer las características de la polinización en los bosques Neotropicales de tierras bajas. Los insectos son los polinizadores más importantes en todos los niveles del bosque, pues polinizan a casi el 75 % de las especies (Tabla 4). Entre éstos, las abejas (grandes, medianas y pequeñas) son el grupo predominante (casi el 40 %). La polinización del dosel está dominada por las abejas medianas a grandes, principalmente de la familia Anthophoridae (37 %) y por insectos pequeños variados (27 %). Las mariposas nocturnas, avispas y murciélagos, aunque presentes en el dosel, son más típicos de los árboles del subdosel, donde los sistemas de polinización son más diversos. Las abejas pequeñas y los escarabajos están casi completamente confinados al sotobosque y el subdosel. Los colibríes polinizan el 24 % de las especies del sotobosque, pero son atípicos en los estratos superiores (Kress & Beach 1994).

Las heliconias y las bromelias son polinizadas por colibríes (Stiles 1978), las orquídeas por abejas pequeñas y de medianas a grandes (Faegri & Van der Pijl 1978). Las lianas tienen una morfología floral adaptada principalmente para la polinización por abejas medianas a grandes. En los bosques secos de Guanacaste (Costa Rica), los principales polinizadores de los árboles son las abejas y las mariposas nocturnas (Frankie, *et al.* 1990).

En el Paleotrópico la mayor proporción de la polinización también la realizan los insectos, pero predominan otros grupos. Por ejemplo en Asia los árboles son polinizados principalmente por trips (orden Thysanoptera), pues son los principales vectores de las especies de la familia Dipterocarpaceae (Apanah 1990).

### 4.3. ADAPTACIONES DE LAS FLORES PARA ATRAER A LOS POLINIZADORES

Las flores poseen una serie de estímulos visuales, olfativos y táctiles, que pueden actuar separadamente, pero que en conjunto determinan la atracción del visitante y su comportamiento, de acuerdo con su percepción sensorial, habilidad de aprender y experiencia (Dafni 1992).

**TABLA 4. Distribución de los sistemas de polinización en los diferentes niveles del bosque (La Selva, Costa Rica).**

Sistema de polinización	Estrato del bosque						Todos los estratos	
	Sotobosque		Subdosel		Dosel		No.	%
	No.	%	No.	%	No.	%		
Abejas medianas a grandes	33	21,9	15	20,3	19	37,3	67	24,3
Colibríes	36	23,8	3	4,1	2	3,9	41	14,9
Abejas pequeñas	24	15,9	13	17,6	2	3,9	39	14,1
Escarabajos	25	16,6	9	12,2	1	2,0	35	12,7
Insectos pequeños diversos	7	4,6	10	13,5	14	27,4	31	11,2
Mariposas nocturnas	6	4,0	10	13,5	6	11,8	22	8,0
Mariposas diurnas	7	4,6	3	4,1	2	3,9	12	4,3
Murciélagos	2	1,3	6	8,1	2	3,9	10	3,6
Avispas	0	0,0	4	5,4	3	5,9	7	2,5
Viento	6	4,0	1	1,4	0	0,0	7	2,5
Moscas	5	3,3	0	0,0	0	0,0	5	1,8
Especies totales	151	100,0	74	100,0	51	100,0	276	100,0

Fuente: Kress & Beach 1994.

#### 4.3.1. Color

El signo floral más importante en los sistemas de polinización es el visual; las flores de colores brillantes llaman la atención de los animales que poseen visión a color (Waser & Price 1982). El color de la flor es el resultado de la reflexión y absorción de varios rangos del espectro, incluida la radiación ultravioleta. La visión humana tiene un espectro entre 400 y 700 nm, mientras que la de algunos insectos como las abejas, comprende longitudes de onda entre 300 y 650 nm, por lo cual son capaces de percibir la radiación ultravioleta.

Las cualidades de color de la flor deben evaluarse en función del fondo y del ambiente lumínico donde se encuentran. También, la atracción de un color puede aumentar por la densidad de flores en un individuo o por la estacionalidad en la floración de especies que tienen colores similares o diferentes (Dafni 1992). Los colores amarillo, azul, azul-verdoso, morado, o aquellos que reflejan o absorben grandes cantidades de luz ultravioleta son especialmente atractivos para los insectos. Las flores que atraen a las abejas son de colores variados, acompañadas de reflexiones ultravioleta, excepto las que son solo rojas. Las flores que atraen a las mariposas nocturnas pueden ser rosadas, rojas o lavanda, al igual que blanco o crema, como en las especies *Pithecellobium saman*, *Hura crepitans*, *Sloanea ternifolia* y *Guarea sp* (Frankie *et al.* 1976). El rojo es el color más común entre las flores visitadas por aves (Passeriformes y Colibríes) (Baker *et al.* 1983).

Algunas flores poseen guías o marcas con patrones de pigmentos, que conducen al polinizador hasta el centro donde están presentes el néctar y los órganos sexuales. Son muy evidentes en las flores polinizadas por abejas y tienen diversidad de formas. Pueden ser visibles al ojo humano en contrastes de color, con puntos, manchas o líneas en el tubo de la corola. También en algunas flores amarillas existen guías que son invisibles al ojo humano, pero las abejas las detectan por absorción ultravioleta. Las guías visibles se producen por concentraciones locales de antocianina en áreas particulares de la corola. En las invisibles al ojo humano, los carotenoides reflejan la radiación ultravioleta (Harbone 1993).

Algunos cambios en el color de las flores como ocurre en algunas especies de *Hibiscus sp* (Malvaceae), son señales para que no se repita la visita a las flores ya polinizadas y de esta forma hacer más eficiente la alimentación y promover la fertilización cruzada (Baker *et al.* 1983).

#### **4.3.2. Tamaño y forma**

Se tiene en cuenta principalmente el diámetro y la proyección ortogonal de la flor como expresión de la superficie de atracción, pero también es necesario evaluar la profundidad. Las flores grandes, planas, amplias, proporcionan mayor área de atracción y superficie de aterrizaje. Por su parte las flores tubulares pueden indicar mayores recompensas (néctar) o mayor refugio. El tamaño de la flor se correlaciona con el tamaño del polinizador y la recompensa de néctar que contiene (Dafni 1992).

#### **4.3.3. Esencias**

Los insectos dependen de compuestos volátiles para la comunicación puesto que el comportamiento en funciones vitales como alimentación, apareamiento, agregación, oviposición, defensa y descanso, está controlado por signos químicos en forma de compuestos orgánicos que se liberan. Por esto, son sensibles a moléculas similares que están presentes en las esencias florales, aunque contengan pequeñas cantidades y sean imperceptibles para los humanos (Harbone 1993).

Los aromas de las flores poseen cerca de 50 compuestos. Los químicos altamente volátiles son claves para atraer a gran distancia y los menos volátiles actúan a distancias más cortas. Las esencias específicas de la flor ayudan al polinizador a localizar y reconocer una flor particular, pues el polinizador las asocia con las recompensas. Esta especificidad promueve la fidelidad de los insectos a flores particulares e incrementa la eficiencia de la transferencia de polen intraespecífico (Dafni 1992).

Las esencias se producen en unas estructuras localizadas en diferentes partes de la flor llamadas osmóforos. Algunas especies, entre ellas algunas de las familias Palmae, Lecythidaceae, y Annonaceae, producen calor asociado a la producción y emisión del aroma floral con el fin de ayudar a su volatilización (Robacker *et al.* 1988). Para el olfato humano las esencias florales pueden dividirse en dos categorías: Las placenteras y dulces (fragantes o frutales) las cuales contienen aceites esenciales que atraen abejas y mariposas, y las no placenteras (aminoides, agrias, mohosas) que atraen murciélagos y escarabajos (Peters 1996). Existen también aromas engañosos en las flores como los que imitan olores de materia orgánica en descomposición para atraer a las moscas, o el olor de feromonas específicas (Robacker *et al.*, 1988). A su vez, los machos de las abejas Euglossinae de Centro y Suramérica utilizan las esencias florales como feromonas sexuales (Harbone 1993). En algunas plantas se han encontrado sustancias alucinógenas o narcóticas en las esencias florales, las cuales influyen en la constancia de los polinizadores, como en el género *Datura*, cuyo néctar también contiene alcaloides.

### **4.4. RECOMPENSAS QUE OFRECEN LAS FLORES A LOS VISITANTES FLORALES**

Mientras que los atrayentes sirven para promover el arribo de los visitantes florales, las recompensas florales suplen necesidades esenciales del consumidor para asegurar la visita repetida que finalmente conduzca a la polinización. Las recompensas se pueden producir durante todo el año para alimentar a vectores animales residentes o estacionalmente para sostener poblaciones de migratorios (Janzen 1975).

#### 4.4.1. Néctar

El néctar floral cumple un papel fundamental en las interacciones polinizador-planta y refleja un mecanismo de coevolución directa, ya que no es parte del sistema reproductivo en si mismo, sino una recompensa que se ofrece a un agente externo (Dafni 1992). La producción de néctar implica un costo fisiológico para la planta, pero se justifica por cuanto los animales que llegan a tomar néctar transfieren el polen inadvertidamente, ya que su único propósito es satisfacer necesidades energéticas y nutricionales (Koptur 1994).

Es una solución azucarada que secreta una glándula especial llamada nectario. Los nectarios se encuentra principalmente en las flores pero también pueden encontrarse en algunas partes vegetativas y cumplen funciones de polinización y protección respectivamente. Los nectarios extraflorales alimentan hormigas, avispas y moscas parasitoides cuya asociación con la planta es generalmente mutualista, mediante la protección directa o indirecta contra la herbivoría (Koptur 1992). La composición del néctar es diferente, en especies que poseen ambos tipos (Koptur 1994).

El néctar contiene azúcar, proteínas, aminoácidos, lípidos, ácidos orgánicos, antioxidantes y otros (Baker *et al.* 1998). Los azúcares más comunes en el néctar son sucrosa, fructosa y glucosa, en proporciones variables (Harcombe 1993). La proporción de azúcares del néctar floral fresco es característica de una especie y se correlacionan con el principal tipo de polinizador (Tabla 5) (Stiles & Freeman 1993, Baker *et al.* 1998). Los aminoácidos son una fuente importante de N para algunos insectos como las mariposas. Algunas especies de abejas utilizan lípidos mezclados con polen para alimentar a las abejas jóvenes que emergen de los huevos, por lo cual desarrollan gran fidelidad a las flores con néctar rico en estos compuestos. Algunas veces el néctar contiene alcaloides que los insectos utilizan para sintetizar feromonas (Baker *et al.* 1998).

**TABLA 5. Relación entre clases de néctar y tipo de polinizador**

Índice de azúcar	Polinizador
Rico en sucrosa (mayor o igual a 0.5*)	Abejas grandes Colibríes Mariposas nocturnas
Pobre en sucrosa (menor que 0.5*)	Abejas pequeñas Pájaros (Passerine) Murciélagos neotropicales (mayor que el de Passerine)

\* Índice por peso de sucrosa a glucosa y fructosa  
Fuente: Baker *et al.* 1998

El volumen de néctar se relaciona con la biomasa floral. Las flores pequeñas como las de *Cordia spp* producen menos de 1 microlitro/día, y las flores grandes como las de *Ochroma pyramidale*, 15 ml en la noche cuando se abren. A su vez el volumen de néctar se relaciona con el tamaño del polinizador, pues es necesario producir mucho más néctar para atraer a los murciélagos, mariposas nocturnas y aves grandes (Baker *et al.* 1983).



#### 4.4.2. Polen

El polen es principalmente un microgametofito que hace parte del sistema reproductivo de la planta, por lo cual contiene compuestos que son esenciales para su germinación (Dafni 1992). Su composición no obedece fundamentalmente a satisfacer las demandas nutricionales o energéticas del polinizador, a pesar de que el polen es una excelente fuente de alimento para los animales visitantes por sus altos contenidos de N y otros elementos químicos esenciales.

El polen es más accesible que el néctar y por esto lo consume una mayor proporción de animales como escarabajos, moscas, abejas, murciélagos, pero rara vez las aves. Los escarabajos consumen directamente el polen, masticándolo hasta romper sus paredes. Las abejas también son capaces de digerirlo. Algunas veces el polen se mezcla con néctar y de esta manera se hace disponible para otros insectos que solo consumen néctar. Las plantas que solamente ofrecen polen como fuente de alimento pues no contienen néctar, deben producir polen más rico en aceites (Dafni 1992), como las de la familia Annonaceae y Melastomataceae, entre otras.

Algunas plantas producen polen estéril llamado “polen forrajero” además del polen fértil, destinado exclusivamente a proveer alimento a los visitantes florales, pero sin capacidad de germinar. En general el polen contiene de 16 a 30% de proteína, de 1 a 7 % de almidones, de 0 a 15% de azúcares, de 3 a 10 % de grasas y trazas de vitaminas, sales inorgánicas y colorantes (carotenoides y flavonoides) (Harcombe 1993). El polen rico en azúcares tiene por lo general bajo contenido de lípidos, por lo cual es una fuente de alimento de menor calidad para los insectos. El polen del que se alimentan los murciélagos es especialmente rico en proteínas.

#### 4.4.3. OTRAS RECOMPENSAS

Los visitantes florales reciben otras recompensas nutritivas además de néctar y polen, como tejidos florales, fluidos del estigma y aceites que algunos consumen. Adicionalmente reciben recompensas no nutritivas que utilizan como materiales para sus nidos (tricomas, resinas, ceras y partes de la corola). También las flores les brindan refugio, calor, lugares de descanso y sitios de apareamiento. Algunas abejas del género *Euglossine* obtienen feromonas sexuales de las flores (Dafni 1992).

#### 4.5. DECEPCIONANTES Y REPELENTES

Algunas veces la flor estaminada (monoica o dioica) ofrece néctar, polen, o ambos, y las pistiladas no. Los insectos y otros vectores animales buscan éstas últimas para encontrar recompensas o por error, pues su forma, tamaño y color corresponde a un mismo patrón visual (Baker 1998).

En algunos casos las flores han desarrollado mecanismos que las defienden de visitantes no adaptados para realizar la polinización de la especie. Uno de ellos es la morfología floral especializada para evitar que los no polinizadores consuman el néctar y el polen. Por ejemplo, las mariposas diurnas y algunas nocturnas que requieren posarse para libar, no tendrán un lugar para aterrizar en las flores adaptadas para la polinización por colibríes. A pesar de esto, algunos visitantes, como ciertas abejas, escarabajos y aves, rompen la corola en la base para obtener néctar o polen sin cumplir las funciones de polinización. Sin embargo, al parecer ésta relación puede tener un efecto benéfico o neutral para la planta, pues con frecuencia los “ladrones de néctar” polinizan las flores que visitan y a largo plazo pueden mejorar la capacidad de adaptación y el éxito reproductivo de la especie puesto que incrementan el flujo de polen y la alogamia (Malouf & Inouye 2000).

Otro mecanismo para defenderse de visitantes indeseables es el contenido de alcaloides, fenoles, glucósidos y aminocácidos libres en el néctar, los cuales pueden ser desagradables o tóxicos para algunos de ellos (Baker *et al.* 1983).

## 4.6. HÁBITOS DE LOS VISITANTES FLORALES QUE INFLUYEN EN LA DISTANCIA DEL FLUJO DE POLEN

Los rangos de alimentación de los polinizadores y su grado de fidelidad a ciertas especies de plantas, tienen gran impacto sobre la dispersión de polen conespecífico. Se pueden distinguir dos patrones extremos de visita de las flores:

**4.6.1. Polinizadores de vuelo largo:** Siguen rutas fijas durante varios días en el bosque, visitando regular y repetidamente las flores de ciertas especies. Este comportamiento implica que el animal debe recorrer distancias muy grandes (Janzen 1971). Por esto promueve el cruzamiento alogámico, e incrementa el número de plantas individuales que hacen parte de la población que se reproduce (tamaño efectivo de la población) (Murawski 1995). Las especies de plantas que promueven este comportamiento típicamente producen una o pocas flores por día durante largos períodos. Se observó inicialmente entre las abejas hembra de las familias *Euglossine* y *Anthophoridae*, en colibríes, en murciélagos, mariposas diurnas y en mariposas nocturnas (Baker *et al.* 1983). Las abejas euglosinas vuelan cerca de 23 km cada día, lo cual aumenta la posibilidad de fertilización cruzada en plantas muy dispersas (Janzen 1971).

Se trata de abejas medianas a grandes, murciélagos, mariposas nocturnas y avispa, que polinizan cerca del 50% de las especies del dosel. Estos polinizadores tienen rangos de polinización muy amplios, pues recorren grandes distancias en busca de alimento (Bawa *et al.* 1985). El rango más amplio ha sido documentado para abejas grandes que recorren entre 10 y 20 km desde el nido. Las abejas pequeñas también pueden lograr rangos amplios de alimentación, de 3 a 10 km desde el nido (Roubik 1993). Otros voladores potentes, como los murciélagos logran volar varios kilómetros (Heithaus *et al.* 1975), lo mismo que varias mariposas nocturnas de la familia *Esfringidae*, las cuales pueden alimentarse en un radio de varios kilómetros (Haber & Frankie 1989). Las flores especializadas que poseen las plantas visitadas por polinizadores de vuelo largo, en combinación con el hábito de ruta fija sobre distancias muy largas, asegura el movimiento del polen entre individuos conespecíficos ampliamente distribuidos (Appanah 1990).

### 4.6.2. Polinizadores de vuelo corto

Se alimentan de una mayor diversidad de plantas que encuentran de manera casual, sin tener una ruta fija, por lo cual también se denominan oportunistas. Este comportamiento lo promueven plantas con floraciones muy abundantes y conspicuas, algunas veces durante un período de tiempo muy corto, característico de árboles y lianas del dosel, como *Tabebuia sp* y *Pterocarpus sp* en Centro América (Baker *et al.* 1983). Estas plantas atraen polinizadores oportunistas como abejas sociales pequeñas. No obstante algunas plantas con floraciones abundantes y conspicuas también atraen a polinizadores especializados, que no tienen ruta fija, como los trips (Appanah y Chan 1981) y los escarabajos (Richards 1996). Aproximadamente el 30% de las especies son polinizadas por diversos insectos pequeños que tienen rangos de alimentación muy restringidos (Frankie *et al.* 1976, Bawa 1977). Algunos sistemas sexuales como el diocismo, el monoicismo y la dicogamia, parecen ser importantes en promover el movimiento de los polinizadores de vuelo corto entre plantas, lo cual amplía su área de alimentación que normalmente sería muy limitada (Bawa & Beach 1981).

También son polinizadores de vuelo corto los grupos animales que se caracterizan por la defensa territorial de ciertas fuentes de néctar (típica de ciertos machos colibríes). La polinización por animales oportunistas o territoriales resulta en endogamia o en una producción reducida de frutos como consecuencia de la autofertilización y el cruzamiento entre individuos emparentados (Baker *et al.* 1983).

#### 4.7. SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN

Los síndromes de polinización son el conjunto de características de la flor como forma, color, néctar, cantidades relativas y tipo de polen, y esencias, que atraen a polinizadores específicos hacia flores particulares, permiten que se alimenten y excluyen a otros visitantes que podrían usurpar los recursos florales sin realizar polinización efectiva (Faegri & van der Pijl 1978). El concepto de síndromes de polinización implica la aceptación de que existe especialización entre las plantas y sus polinizadores, lo cual se constituyó en la hipótesis dominante por más de un siglo (Waser *et al.* 1996). Sin embargo, en muchos casos el ajuste entre las características florales y el polinizador no es tan específica como para excluir otros agentes o taxas animales de visitar y polinizar las flores (Johnson & Steiner 2000). Por esto, ahora se considera que la polinización en angiospermas se caracteriza por una moderada generalización más que por la especialización, es decir, muchas especies son polinizadas por un amplio rango de taxas animales (Ollerton 1996). A pesar de esto, los síndromes de polinización pueden servir para conducir de manera general las predicciones sobre los polinizadores de una especie en ausencia de datos empíricos (Tabla 6).

Ciertos tipos de sistemas sexuales se asocian con tipos particulares de polinización. El dioicismo está asociado con polinización por insectos pequeños generalistas (Bawa & Opler 1975, Bawa 1980, Bawa *et al.* 1985, Bawa 1994), lo cual se conoce como “Hipótesis de Bawa”. No obstante, otros autores defienden una relación más especializada entre las plantas dioicas y sus polinizadores (Renner & Feil 1993). Este grupo de insectos generalistas poliniza flores pequeñas, de menos de 1 cm de longitud, de color blanco, verde claro o amarillo claro, que carecen de especialización morfológica, por lo cual las recompensas florales son accesibles a una gran variedad de insectos. Entre las especies monoicas predomina la polinización por insectos pequeños variados o por abejas pequeñas, excepto en *Ficus sp* que son polinizados exclusivamente por avispas.

#### 4.8. MÉTODO PARA DETERMINAR EL SISTEMA DE POLINIZACIÓN

- **Observación de las flores y sus visitantes.** Se lleva un registro de los visitantes que llegan hasta las flores de la especie de interés y su comportamiento, mediante la observación con binóculos o la obtención de fotografías y la captura de algunos ejemplares para su identificación (Gribel & Hay 1993). Muchos visitantes solo logran ser identificados hasta familia o hasta orden (Kuchmeister *et al.* 1999).

En las flores se requiere la observación del tiempo de antesis, presentación del néctar y el polen, y receptividad del estigma (Kuchmeister *et al.* 1999). El tiempo de apertura de la flor es muy útil en la determinación del tipo de polinizador, puesto que la antesis diurna o nocturna inmediatamente excluye polinizadores nocturnos o diurnos respectivamente. El tipo de néctar también puede dar indicios sobre el tipo de polinizador. Para esto se debe analizar la proporción de sucrosa según el método de cromatografía de papel para separar los azúcares (Baker *et al.* 1998).

- **Estudio de las cargas polínicas:** Se capturan algunos individuos entre los visitantes florales, se limpia el polen que tengan en el cuerpo y se identifican (Armstrong & Irvine 1989). De esta manera se confirma si realmente transportan el polen de la especie de interés.

**TABLA 6.** Características básicas de varios síndromes de polinización de plantas tropicales

Polinizador	Antesis	Características florales			
		Color	Olor	Forma	Néctar

Escarabajos	Día y noche	Opaco	Frutal o aminoide	Plana o cóncava; radial/simétrica	No detectable si está presente
Moscas	Día y noche	Morado, café o verdoso	Proteínas en descomp.	Plana o profunda, radial/simétrica, forma de U o de S frecuente	Rico en aminoácidos si está presente
Abejas	Día y noche o diurna	Variable pero no rojo	Dulce	Tubo aplanado a amplio; simetría bilateral o radial	Rico en sucrosa o hexosa
Mariposas nocturnas	Nocturna	Blanco, claro o verde	Dulce	Profundo, simetría radial	Rico en sucrosa
Mariposas diurnas	Día y noche o diurna	Variable, rosado es muy común	Dulce	Erecta; simetría radial, profunda o con estípulas	Variable, a menudo rico en sucrosa
Murciélagos	Nocturna	Café-amarillo opaco, pálido blanquecino, a menudo verde	Mohoso	Tubo profundo aplanado o con filamentos en forma de cepillo; simetría radial, a menudo erecta, colgando por fuera del follaje, o dispuesta directamente sobre ramas y troncos. Mucho polen	Abundante y rico en hexosa
Aves	Diurna	Intenso, a menudo rojo	Ninguno	Tubulares, algunas veces curvadas, simetría bilateral o radial, corola robusta	Abundante y rico en sucrosa
Viento	Día o noche	Café-amarillo opaco, verde	Ninguno	Pequeñas, sépalos y pétalos ausentes o muy reducidos, estigmas largos, mucho polen	Ninguno o muy escaso.
Agua	Variable	Variable	Ninguno	Pequeñas, sepalos y pétalos ausentes o muy reducidos	Ninguno

---

#### Modificado de Howe & Westley 1997

- Marcación de polen:** Se pone polvo fluorescente en las anteras, utilizando un pincel fino. El polvo se adhiere a la superficie de los granos de polen o directamente a los polinizadores. Para su detección es necesario analizar el polen que se encuentra en los estigmas de las flores de los individuos cercanos al que posee el polen marcado (Waser & Price 1982). De esta manera se confirma que realmente el polen se transfiere al estigma. Los polvos tienen un tamaño de partículas muy pequeño, emiten fluorescencia en longitudes de onda cercanas al ultra violeta y se consiguen en una gran variedad de colores.

## 5. SISTEMAS DE DISPERSION DE SEMILLAS

---

### 5.1. INTRODUCCION

Además de la importancia que tienen los animales en la polinización de las plantas tropicales, también son fundamentales la dispersión de frutos y semillas, la cual controla en gran medida la distribución y abundancia de la regeneración de árboles y otras plantas en el bosque tropical (Peters 1996). La dispersión es el proceso mediante el cual los frutos y semillas de una planta son transportados lejos de la planta madre. Su éxito se mide por la distancia alcanzada y por el logro del establecimiento de las plántulas (Peters 1996).

Sin la dispersión es muy posible que muchas plantas tropicales estuvieran próximas a la extinción (Clark & Clark 1984). Por esto, las plantas producen una increíble diversidad de frutos atractivos para los animales, muchos de ellos extremadamente ricos en proteínas, almidones y azúcares, a pesar de que ello implica altos costos energéticos para la planta. Sin embargo, estos costos se compensan por las grandes ventajas que representa la dispersión de semillas para un individuo que está fructificando (Howe & Westley 1997). Tales ventajas son:

- La semilla dispersada tiene una alta probabilidad de escapar de la excesiva competencia por luz y nutrientes con la planta madre y con otras plántulas. También logra escapar a la alta mortalidad de semillas y plántulas con específicas que se presenta bajo las plantas madres pues existen patógenos, herbívoros y predadores que responden a la densidad y a la distancia al árbol madre (Hipótesis de Janzen -Connell) (Janzen 1970, Connell 1978).
- La dispersión le permite a la semilla colonizar nuevos hábitats y llegar a micrositios necesarios para su germinación y crecimiento dentro del bosque (Brokaw 1987, Grubb 1977). Puede llegar a claros, a sitios más fértiles, de acumulación de agua o nutrientes y donde además existe menos competencia.
- La dispersión de las semillas incrementa el flujo génico al diseminar el genotipo de sus padres en diferentes poblaciones reproductivas (Ellstrand & Elam 1993). Si no hay dispersión puede aparecer depresión endogámica en la población con consecuencias negativas a largo plazo (Griffin 1990).
- Al ingerir semillas y procesarlas, los animales pueden remover la latencia ya que eliminan el pericarpio o el arilo, o producen escarificación (Moore 2001).

Estos beneficios no son mutuamente excluyentes, pues pueden presentarse simultáneamente de acuerdo con la especie, el agente de dispersión y el ambiente inmediato. Los frutos y semillas pueden ser tomados de la planta por los vectores animales o caer directamente del árbol, lo cual se denomina **dispersión primaria**, o pueden caer del árbol y ser dispersados por animales, lo cual se denomina **dispersión secundaria**. Esta última puede aumentar considerablemente las distancias de dispersión en plantas tropicales (Forget 1991, Willson 1993).

El proceso de maduración de los frutos está estrechamente ligado a su síndrome de dispersión. La maduración puede entenderse como un mecanismo que permite mantenerlo a salvo de los predadores indeseables y favorece la dispersión (Janzen 1983). Los frutos inmaduros de algunas especies producen compuestos como fenoles y taninos, que los hacen no palatables, con lo cual ahuyentan a sus consumidores, ya que las semillas todavía no están listas para la dispersión (Piña-Rodríguez & de Aguiar 1993). Al madurar disminuye el contenido de compuestos tóxicos y se acumula material nutritivo (lípidos, proteínas, azúcares) en los frutos y semillas, lo cual los vuelve más apetecibles para los dispersores.

Por su parte, la latencia de semillas puede ser interpretada como un mecanismo para impedir su germinación antes de que encuentre las condiciones propicias, o también como protección contra los daños que pueden ocurrir durante la dispersión (Piña-Rodríguez & de Aguiar

1993). Tanto las especies pioneras como las especies propias de fases maduras que tienen dispersión endozócora poseen latencia.

## 5.2. VECTORES DE DISPERSIÓN

Aunque algunas especies de plantas tropicales se dispersan por el viento, por el agua, por gravedad o por explosión o apertura del fruto, prevalece la dispersión por animales (Tabla 7). Entre ellos, las aves, murciélagos y frugívoros arbóreos son probablemente los dispersores más comunes de los árboles tropicales (Howe 1984). Después de que las semillas llegan al suelo, varios dispersores secundarios las mueven, principalmente roedores terrestres, escarabajos estercoleros y hormigas. También se puede atribuir dispersión secundaria a las lluvias fuertes o a la escorrentía superficial (Chambers & McMahon 1994).

**TABLA 7. Proporción de árboles de los bosques tropicales que están adaptados para la dispersión animal**

Sitio	% de árboles con dispersión por animales	Referencia
Río Palenque, Ecuador.	93% dosel, 91% subdosel.	Gentry 1982.
Isla de Barro Colorado, Panamá.	78% dosel, 87% subdosel.	Foster 1982.
La Selva, Costa Rica.	91% total.	Levey <i>et al.</i> 1994

### 5.2.1. Dispersión por animales (zoocoria)

A pesar de las ventajas ya mencionadas de la dispersión para las plantas, existe un costo ecológico asociado a la dispersión de semillas cuando ésta involucra animales, pues se puede destruir una alta proporción de semillas durante el proceso de manipulación, transporte, o consumo de los frutos. Sin embargo, la prevalencia de la dispersión por animales en los bosques tropicales supone que los beneficios superan ampliamente los costos (Peters 1996). Las plantas tropicales atraen a sus dispersores potenciales con el color, olor, palatabilidad, presentación y composición de sus frutos, y están coadaptadas a grupos particulares de animales (Janzen 1983).

Las características y efectividad de la dispersión animal por los distintos grupos depende de algunos factores de la fisiología y comportamiento animal:

- **Fisiología de la digestión:** Determina el tiempo de devolución de la semilla, pues la digestión rápida o lenta implica mayor o menor distancia de dispersión. En algunos casos las pulpas contienen laxantes que aceleran el proceso digestivo (Murray *et al.* 1994). En general los animales regurgitan las semillas grandes y defecan las semillas pequeñas.
- **Hábitos:** El resultado de la dispersión varía si se trata de animales solitarios o que recorren el bosque en grupos. También influyen los hábitos de arrojar semillas cuando están en el árbol, en vuelo, en el nido, en cuevas, o en perchas lejanas, pues de esta manera se modifica el rango de dispersión (Andresen 1999).

**Dispersión por aves (ornitocoria):** Tradicionalmente se ha considerado que existen dos tipos de aves dispersoras, asociadas con estrategias específicas de producción de frutos, aunque la generalidad y utilidad de esta hipótesis ha sido cuestionada (Howe 1993). Estas estrategias son “**alta inversión en nutrientes**” por plantas que producen frutos grandes con una sola semilla, pulpa rica en proteínas y lípidos, y que dispersan frugívoros especializados. La otra estrategia es “**baja**

**inversión en nutrientes**” por plantas que producen frutos pequeños que contienen muchas semillas y una pulpa rica en agua y carbohidratos, y que dispersan aves generalistas (McKey 1975, Snow 1981, Fleming *et al.* 1993). De acuerdo con esto, las aves dispersoras pueden clasificarse como:

- **Obligadas o especialistas:** Su dieta está compuesta casi exclusivamente por frutas. Las frutas que consumen son generalmente de color verde o morado o también cápsulas o folículos grandes con arilos y semillas brillantes, de colores blanco, naranja, rojo o con contrastantes de negro y rojo, como en *Protium sp*, *Virola sp* y *Guarea sp*. Los frutos no producen olor y tienen las características de la estrategia de **alta inversión en nutrientes** (Levey *et al.* 1994)

Las especialistas son aves grandes propias de los bosques maduros. En el neotrópico los frugívoros especialistas más representativos son cotingas (familia Cotingidae), tucanes (familia Ramphastidae) y trogones (familia Trogonidae). Las aves frugívoras obligadas deben consumir cantidades muy altas de fruta para extraer suficientes proteínas, por lo cual las regurgitan o defecan rápidamente. Generalmente dispersan las semillas, solos o en parejas, sobre perchas en el bosque. Los tucanes pueden dispersar semillas hasta unos 50 m a 100 m de distancia (Howe 1990).

- **Oportunistas o no especialistas:** Su dieta está compuesta parcialmente por frutas con las características de la estrategia **baja inversión en nutrientes**, pero también consumen polen e insectos. Los frutos adaptados para la dispersión por aves oportunistas son pequeños y esféricos (5 a 10 mm) y con colores vistosos como negro, azul, rojo o naranja (Snow 1981), como los frutos de Melastomataceae y Rubiaceae (Levey *et al.* 1993). Otras plantas como las *Heliconia sp* producen frutos ricos en proteínas y lípidos (Moemord & Denslow 1985). Los frugívoros-insectívoros que consumen semillas pequeñas y jugosas son mucho más diversos y entre ellos están aves de las familias Thraupidae, Pycnonotidae y Muscicapidae.

**Dispersión por mamíferos (mamalocoria):** Pueden ser dispersores primarios o secundarios. Los frutos dispersados por mamíferos son de color pardusco, crípticos y bastante aromáticos (Van der Pijl 1982, Howe & Westley 1997). Los grupos más importantes en los bosques tropicales son:

- **Mamíferos arborícolas:** Los primates son dispersores primarios pues toman directamente los frutos del árbol. La dispersión se consigue al roer y tumbar el fruto o al ingerirlo para después defecar las semillas. Los frutos que consumen son grandes (mayores de 14 mm), bastante aromáticos y de color pardusco, verde, naranja o amarillo. Son ricos en proteínas, azúcares y almidones (Zhang & Wang 1995).

Las distintas especies de primates tienen características de alimentación y comportamiento que determinan su efectividad como dispersores (Andresen 1999). En la estación Biológica Cocha Cashu, localizada en el Parque Nacional Manú (amazonia peruana), se evaluó la dispersión de semillas por dos especies de primates: El mono araña (*Alouatta seneculus*) y el mono aullador (*Ateles paniscus*). El mono araña es un frugívoro obligado que visita un número grande de especies de plantas (71 especies); forma grupos de varios tamaños de acuerdo con el tamaño de la cosecha, y debe conseguir grandes cantidades de fruta, por lo cual realiza recorridos largos. Estos monos defecan individualmente en perchas altas, formando una lluvia esparcida de heces y semillas. Como resultado una baja proporción de las semillas caen bajo el árbol madre.

Por su parte el mono aullador es frugívoro y folívoro y visita un menor número de especies de plantas (14 especies); forma grupos grandes y cohesivos de 10 a 15 individuos. seleccionan preferentemente árboles con grandes cosechas, y cuando éstas son pequeñas, también consume hojas. Estos grupos de monos comen y descansan sobre el árbol y defecan al mismo tiempo, juntos y en las perchas más bajas (Andresen 1999). Por esto, producen grandes pilas de heces bajo el árbol madre, lo cual aumenta las posibilidades de predación y la competencia intraespecífica entre las plántulas. Sin embargo, muchas semillas pueden escapar a la predación y a la competencia por efecto de los dispersores secundarios, principalmente los

escarabajos estercoleros (Andresen 1999). Las características anteriormente descritas permiten afirmar que el mono araña es un dispersor más efectivo que el mono aullador.

- **Murciélagos** (quiropterocoria): Los murciélagos frugívoros pertenecen al suborden Microchiroptera, y entre ellos los géneros *Artibeus*, *Carrollia* y *Sturnira* son los más importantes en el neotrópico. Estos animales defecan grandes cantidades de semillas de varias especies alrededor de los árboles fructificados y también llevan frutos a sus cuevas; además se alimentan del pericarpio o la pulpa y dejan caer las semillas (Fleming & Heithaus 1981). Tienen la habilidad de transportar frutos y semillas a grandes distancias, varios kilómetros, lejos de la planta madre (Heithaus *et al.* 1975), por lo cual se consideran dispersores bastante eficientes. Por esto, la dispersión por murciélagos es muy importante en hábitats fragmentados o en ecosistemas muy perturbados ya que promueve la recolonización de éstas áreas (Whittaker & Jones 1994).

Algunos murciélagos son generalistas y otros tienen preferencias marcadas por los frutos de ciertas familias de plantas, entre las cuales están tanto árboles pioneros (por ejemplo *Cecropia sp*, *Muntingia sp*, y *Solanum sp*), como especies de los estados avanzados de la sucesión (*Annona sp*, *Mammea sp*, *Manilkara sp*, *Persea sp*, *Spondias sp*, *Quararibea sp* y *Clusia sp*) (van der Pijl 1982, García *et al.* 2000). Los frutos que atraen a los murciélagos son aromáticos, con coloración poco vistosa, no presentan grandes diferencias de color durante su maduración y la pulpa es rica en almidones o lípidos (Heithaus *et al.* 1975). Son indehiscentes, sobresalen del follaje, son colgantes o caulinares (van der Pijl 1982).

**Dispersión por peces:** Este tipo de dispersión es común entre árboles y lianas de los bosques de ribera e inundables. Los peces ingieren las semillas y las transportan grandes distancias hasta que las defecan. Entonces la semilla se hunde o flota hacia el banco más cercano. Las semillas que se hunden han evolucionado mecanismos de latencia para evitar germinar dentro del agua, por lo cual solo germinan cuando la inundación ha bajado.

Una alta proporción de especies de árboles de estos hábitats inundables en la cuenca del Amazonas desprenden sus semillas en el agua. En el río Paraná se evaluaron las semillas que dispersa *Pterodorus granulatus* cuando migra río arriba durante la época de reproducción. En sus contenidos intestinales se encontraron 27 familias de plantas, y entre ellas fueron más comunes las de las familias Gramineae, Moraceae y Polygonaceae (De Souza-Stevaux *et al.* 1994).

**Dispersión por roedores nocturnos y herbívoros:** Estos animales son principalmente predadores de semillas, pero en muchos casos se convierten en dispersores al dejarlas caer durante la manipulación y transporte, o también al enterrarlas en sus cuevas para consumirlas posteriormente. Es principalmente este hábito de almacenar y enterrar semillas en su territorio para las épocas de escasez, lo que los convierte en dispersores pues almacenan más de las que consumen y finalmente algunas germinan en sus cuevas.

Los más comunes en este grupo son los roedores grandes como *Agouti paca*, *Dasyprocta punctata* y las ardillas (*Sciurus sp*, *Myoprocta sp*). Los primeros son dispersores secundarios y las ardillas son primarios (Heaney 1983). Las ratas espinosas (*Proechymys sp*) dispersan a través de la defecación de semillas viables (Adler & Kestell 1998). Los roedores generalmente tienen una dieta variada, consumen pulpa y semillas, hojas, invertebrados, flores y raíces, cambiando las proporciones con la disponibilidad a lo largo del año. Prefieren frutos medianos a grandes y semillas de color parduzco ricas en lípidos y proteínas, con olor suave y aromático; también consumen frutos duros con paredes gruesas como los de algunas palmas, *Juglans sp*, *Caryocar sp*, así como también frutas con pulpas y semillas duras, entre ellas *Nectandra sp* y *Brosimum sp* (Theimer 2001).

Las especies que son dispersadas por los roedores tienden a fructificar de manera sincrónica y estacional bien sea anualmente o cada pocos años (Foster 1982, Theimer 2001). De esta manera,



es más probable que los roedores entierren las semillas para almacenarlas. En Barro Colorado se reporta que *Dasyprocta punctata* almacena muchas más semillas de las que consume durante la estación de mayor abundancia de frutos.

En muchos casos la dispersión secundaria que efectúan los roedores es dependiente de la densidad (Sanchez-Cordero & Martinez-Gallardo 1998). Los parches densos de frutos o semillas que se presentan debajo de los árboles madre logran mayor remoción que las zonas con menor densidad, pues estos parches son más rentables para los predadores (Janzen 1970, 1971). Igualmente, existen evidencias de que la remoción es dependiente del hábitat. Esto se ha encontrado al comparar el proceso en diferentes microhábitats del bosque como claros vs. bosque maduro (Sanchez-Cordero & Martinez-Gallardo 1998).

Los herbívoros también pueden ser dispersores de semillas. En el neotrópico los pecaris o tatabras (Tayassuidae) y venados (Cervidae) consumen y dispersan frutos de color verde o café, a menudo indehiscentes y mayores de 5 cm de largo (Janzen 1983). Los tapires (*Tapirus sp*) también pueden dispersar semillas, pues en sus heces se han encontrado numerosas semillas viables, las cuales alcanzan mayores porcentajes de germinación que las semillas no dispersadas (Quiroga-Castro & Roldán 2001).

**Insectos:** Son dispersores secundarios que mueven semillas a distancias relativamente cortas. Los grupos más importantes son:

- **Escarabajos estercoleros:** Los montículos de heces que depositan los mamíferos y contienen gran cantidad de semillas, atraen a estos insectos. Fabrican bolas de estiércol que empujan hasta nidos localizados a distancias de 50 a 120 cm. En este proceso abren túneles en los montones de estiércol y entierran las semillas pequeñas a unos 5 cm de profundidad. Al enterrar las semillas los escarabajos favorecen su sobrevivencia pues evitan la detección visual por los predadores y las separan en grupos pequeños, donde tienen mejores condiciones para la germinación. También las pueden enterrar tan profundamente que no es posible la emergencia exitosa de la plántula (Andresen 2001, Andresen 1999).
- **Hormigas (mirmecoria):** Las hormigas dispersan semillas pequeñas moviéndolas hacia sus nidos donde aprovechan las partes carnosas ricas en lípidos que envuelven algunas semillas (eleosomas, pulpa o arilo), para después de algunos días descartarlas cerca de la entrada.

Algunas veces las mueven distancias pequeñas, menores de 10 m (Passos & Ferreira 1996). Los eleosomas son reservas de materias nutritivas, principalmente aceites, exteriores a la semilla que son utilizados como alimento. También consumen los mucílago dulces que se pegan a la cubierta seminal de algunas especies como *Apeiba membranaceae*. La remoción del arilo puede incrementar significativamente, tanto la proporción, como la velocidad de germinación de las semillas, como sucede en *Cabrela canjerana* (Meliaceae) (Pizo & Oliveira 1998).

### 5.2.2. Dispersión abiótica

Participan otros vectores como el agua, viento, gravedad o mediante la explosión de los frutos.

- **Dispersión por el agua (hidrocoria):** Este tipo de dispersión es común en los bosques de ribera y en los inundables. Algunas semillas pueden flotar durante las épocas de inundación pero son muy grandes para que las consuman los peces, por lo cual el agua las transporta. También puede ocurrir en semillas pequeñas con pelos que les permiten sostenerse en la superficie. La capacidad de flotar de algunas semillas grandes está relacionada con el volumen de aire encerrado en cámaras entre los cotiledones, como ocurre en *Swartzia polyphylla* (Williamson & Vera 1999) y *Pentaclethra macroloba* (Williamson & Costa 2000), o con la presencia de tejidos corchosos como en *Genipa americana* (De Souza *et al.* 1999). En algunas especies la maduración de los frutos coincide con el comienzo de la estación de lluvias; además

se ha encontrado que la densidad del fruto, asincrónicamente durante el proceso de maduración, alcanza valores superiores a uno, lo cual provoca que se sumerjan después de haber avanzado diferentes distancias (Williamson 1999).

- **Dispersión por el viento (anemocoria):** La dispersión por el viento parece ser más común en el dosel y es casi ausente en el sotobosque (Richards 1998). Varios árboles del dosel de los bosques húmedos tropicales como *Ceiba pentandra* y *Pterocarpus officinalis* tienen este tipo de dispersión (Levey *et al.* 1994). Sin embargo, es más común en bosques secos, pues el dosel es más abierto y el viento puede penetrar durante los períodos de defoliación (Baker *et al.* 1983).

Las semillas que dispersa el viento son muy livianas y sin adaptaciones para la dispersión animal. Desarrollan estructuras que les permiten sostenerse en el aire y viajar con las corrientes, como alas (una a cinco alas) y lanas (por ejemplo *Ceiba pentandra* y *Ochroma pyramidale*). Algunas familias tropicales importantes poseen este tipo de dispersión como las *Dipterocarpaceae* (Ashton 1988)

- **Dispersión por gravedad (barocoria):** Este tipo de dispersión puede involucrar solamente la gravedad cuando las semillas simplemente caen debajo del árbol madre, o también puede involucrar al viento cuando las semillas poseen alas que las alejan un poco del árbol madre, pero su peso les impide volar grandes distancias (Chambers & McMahon 1994). Son frutos o semillas grandes, pesadas, sin colores ni aromas llamativos. Algunas salen de cápsulas que se abren como algunas de la familia *Lecythidaceae*.

Al llegar al suelo pueden ser dispersadas por roedores y herbívoros (dispersión secundaria), pero en general, la dispersión es bastante restringida alrededor del árbol madre. Por esto, poseen adaptaciones químicas y mecánicas, y un gran tamaño de semilla, que les permiten sobrevivir bajo alta competencia y resistir predación y ataque de patógenos.

- **Dispersión por la apertura autónoma del fruto (Autocoria):** Este tipo de dispersión es propio de cápsulas o vainas explosivas, que arrojan las semillas a grandes distancias. Ocurre cuando el fruto se seca y se abre súbitamente. Algunos ejemplos son las especies de árboles tropicales *Hura crepitans* y *Clathrotropis brachipetala*.

### 5.3. SÍNDROMES DE DISPERSIÓN

Por síndrome de dispersión se entiende el conjunto de características del fruto o semilla que se desarrollan evolutivamente para promover su dispersión (Van der Pijl 1982).

El proceso de dispersión es por definición estocástico y de naturaleza oportunista. Por esto, a pesar de que los síndromes de dispersión proporcionan una taxonomía ecológica útil (Tabla 8), muchos árboles tropicales pueden utilizar un número amplio de vectores para transportar sus frutos. Un ejemplo de esta situación son los frutos de *Spondias mombin*, un árbol ampliamente distribuido del dosel de los bosques neotropicales que tiene una amplia variedad de vectores de dispersión entre los que se encuentran micos, murciélagos, ardillas y varios marsupiales. También algunos frutos caen solos al suelo y una vez allí son consumidos por ñeques, guaguas, zainos, venados y tapires (Janzen 1985). Los frutos de *Spondias* pueden flotar y se dispersan eficientemente en el agua (Peters 1996). Otras especies como *Cecropia obtusifolia* y las del género *Ficus sp* también son dispersadas por un grupo amplio de frugívoros.

---

**TABLA 8. Características de varios síndromes de dispersión en especies tropicales**

---

Agente dispersor

Semillas o frutos

---

	Color	Olor	Forma	Recompensa
Aves frugívoras Obligadas.	Negro, azul, rojo, verde o morado.	Ninguno.	Semillas grandes (más de 1 cm de largo), ariladas, drupas. A menudo dehiscentes.	Pulpa, arilo.
Aves frugívoras facultativas.	Negro, azul, rojo, naranja o blanco.	Ninguno.	Semillas ariladas o drupas de medianas a pequeñas (menores de 1 cm de largo).	Pulpa, arilo.
Mamíferos almacenadores.	Café	Suave o aromático.	Nueces duras con paredes gruesas indehiscentes.	Semilla.
Mamíferos frugívoros arbóreos.	Verde, café, blanco, naranja o amarillo.	Aromático.	A menudo con semillas ariladas o drupas, a menudo compuestos.	Arilo o pulpa.
Murciélagos.	Verde, blanco o amarillo claro.	Aromático o vinagre.	Variada, frutos a menudo colgantes.	Pulpa
Mamíferos frugívoros terrestres.	Verde o café.	Ninguno.	Indehiscentes. A menudo mayores de 5 cm de largo	Pulpa
Hormigas.	No diferenciable.	Ninguno.	Mucílago dulce pegado a la cubierta seminal	Aceite
Gravedad.	Variado.	Ninguno.	No diferenciable.	Ninguna.
Dehiscencia explosiva.	Variado.	Ninguno.	Capsulas o vainas explosivas.	Ninguna.
Agua.	Variado, generalmente café o verde.	Ninguno.	Tamaño pequeño a mediano, con pelos, liviana con un tejido corchoso o cámaras de aire que le permiten flotar.	Ninguno.
Viento.	Variado, generalmente café o verde.	Ninguno.	Tamaño pequeño, con estructuras en forma de alas, plumas o globoso.	Ninguno

Modificado de Howe & Westley 1997

#### 5.4. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA DISPERSIÓN

**Observación prolongada en individuos seleccionados:** Consiste en permanecer en un lugar cercano al individuo con frutos maduros y registrar los animales que lo visitan así como su comportamiento (Estrada & Coates-Estrada 2001). Se necesitan varios días de observación para tener resultados confiables. Pueden observarse con binóculos, tomar fotografías o realizar capturas para la identificación de los animales.

Se deben seleccionar árboles con copas poco densas para facilitar la observación desde una distancia suficiente para que no se interfiera con el comportamiento del animal. Se recomienda comenzar las observaciones comenzando al amanecer y continuar hasta el atardecer para recoger información sobre los distintos grupos animales (Pizo 1997). Para el estudio de la dispersión por murciélagos se debe escoger un horario que comprenda desde las 7 pm hasta la 1 am, el cual corresponde al período de mayor actividad de este grupo (Flemming & Williams 1990). En este caso se requieren linternas o aparatos que permitan la visión nocturna (lentes o cámaras infrarrojo).

**Observación en transectos:** Se seleccionan transectos de tamaño adecuado, aleatoriamente, y cada vez que se encuentra un individuo de la especie animal de interés se anota un registro sobre las características de la alimentación, el tipo de fruto, el horario, entre otros, en caso de encontrarlo comiendo (Galietti *et al.* 1999). De lo contrario, se observa su comportamiento durante un período de tiempo tan largo como sea posible, con el objeto de acopiar información cuando el animal se alimenta.

**Análisis de contenido estomacal, esofágico y de heces:** Se lavan y se tamizan estos materiales hasta poder separar e identificar las semillas que contienen. Esta labor se facilita si se cuenta con una colección de referencia de los frutos y semillas del bosque en estudio. Este método se ha aplicado al estudio de la dispersión por aves, monos, y peces (Andresen 2000).

Cuando se analizan los contenidos estomacales y esofágicos de poblaciones pequeñas de animales, existen restricciones con respecto al tamaño muestral que se puede emplear, ya que es un método destructivo. Una variante no destructiva consiste en atrapar a los animales en redes de niebla y encerrarlos en sacos de tela unos 10 a 15 minutos para que defequen (Loiselle & Blake 1999) o administrarles sustancias para que regurgiten (Poulin *et al.* 1994), y luego analizar los contenidos de estos materiales. El análisis del porcentaje de germinación de semillas contenidas en las heces de los frugívoros, también es un parámetro útil para determinar la efectividad de la dispersión, comparado con el de semillas que no han tenido este tratamiento. Las semillas se lavan con agua corriente en un tamiz de malla fina (1 mm), y se ponen a germinar en cubetas o en platos petri, de acuerdo con el tamaño de la semilla (Traveset 1998).

**Cámaras automáticas:** Este método es útil para identificar los dispersores secundarios de una especie. Se instala un sensor de calor o movimiento en dirección a frutos dispuestos en el suelo del bosque. El sensor dispara una cámara fotográfica cuando el objetivo se mueve en su campo de detección y posteriormente las fotografías permitirán identificar a los dispersores (Griffiths & Schaik 1993).

**Otros métodos:** Para estudios de dispersión por roedores terrestres se utiliza la marcación con cuerdas, mediante la cual se evalúa el movimiento de semillas grandes que son dispersadas a cortas distancias (menos de 20 m). Para esto se recogen semillas de la especie que se desea estudiar, se perforan con ayuda de un taladro y se atan a pedazos de cordel de unos 50 a 60 cm, al otro extremo de los cuales se anuda un pedazo de cinta reflectiva (Forget 1990). Estas semillas marcadas se ponen sobre la hojarasca bajo la copa de los árboles con frutos. Después de un tiempo se buscan las semillas marcadas a partir del sitio inicial donde se abandonaron. También se pueden marcar las semillas con polvo fluorescente y abandonarlas sobre el suelo. Los frutos o las semillas se pueden encontrar posteriormente con ayuda de linternas de luz ultravioleta (Bossard 1990).

## 6. MECANISMOS DE REGENERACIÓN DEL BOSQUE

---

### 6.1. MECANISMOS DE REGENERACION NATURAL DESPUÉS DE DISTURBIOS ENDÓGENOS

Los disturbios endógenos han estado presentes continuamente durante toda la historia evolutiva de los bosques tropicales (Conell 1978). Estos bosques, principalmente en la faja ecuatorial (hasta 10° de latitud), raramente están sujetos a disturbios naturales de gran escala (Denslow 1985, Whitmore 1991), por lo cual los disturbios típicos que allí se presentan son de características intermedias, como los producidos por la caída de árboles. El cerramiento del dosel después de la ocurrencia de estos disturbios comprende los siguientes mecanismos (Brokaw 1985):

- **Crecimiento lateral del dosel:** Es el crecimiento de las ramas que se encuentran alrededor del claro. La mayor iluminación y espacio físico promueven que se active la expansión del follaje.
- **Regeneración a partir del banco de yemas:** Algunas especies tropicales se reproducen exclusivamente por medios vegetativos. Pueden originarse a partir de un banco de yemas localizadas en tallos, bulbos, rizomas y tubérculos. El banco de yemas conserva los genotipos ya establecidos. Los propágulos vegetativos se activan de manera dispersa en el tiempo y en el espacio, y pueden requerir de claves ambientales, como temperatura o humedad, para romper la latencia e iniciar el crecimiento.

La reproducción asexual a través de la propagación vegetativa y de raíces aéreas no es muy común en árboles tropicales, aunque se reporta la propagación clonal a través de la emergencia de raíces en ramas y hojas de árboles y arbustos del sotobosque (Sagers 1993). El rebrote a partir de fustes dañados parece ser un elemento importante en la regeneración de los bosques tropicales, principalmente a partir de tocones medianos a grandes (Negreros- Castillo & Hall 2000).

- **Crecimiento de plántulas y regeneración avanzada:** Son plántulas ya establecidas y suprimidas en el sotobosque, cuyo crecimiento se estimula después de la formación de un claro. Las tasas de crecimiento se incrementan debido a la menor competencia por espacio, luz y nutrientes con los árboles adultos.
- **Lluvia de semillas:** Se define como las semillas que están arribando al suelo del bosque en un momento dado, y que de acuerdo con las condiciones ambientales y la posibilidad de conservar su viabilidad, pueden germinar o entrar a formar parte de banco de semillas. La forma de la lluvia de semillas (o sombra de semillas), se puede caracterizar mediante dos parámetros: i) La función de densidad de semillas vs. distancia al árbol madre y ii) La heterogeneidad alrededor de esta función (Fleming & Heithaus 1981). La función de densidad- distancia es generalmente una distribución leptocúrtica con el máximo localizado en el árbol madre (Levin 1979). Este modelo general se aplica para sombras de semillas producidas por todos los sistemas de dispersión, que involucran o no los animales (Ausprunger & Kitajima 1992). Sin embargo, el sistema de dispersión ayuda a determinar el grado de curtosis (Hubell 1979), o la probabilidad de que las semillas sean depositadas a distancias muy grandes a partir del árbol madre.

Los animales pueden tener una gran influencia sobre esta función densidad-distancia a través de su comportamiento al alimentarse y defecar, el tiempo que permanecen cerca de la planta en fructificación, las velocidades de vuelo, las distancias que se mueven y el tiempo que retienen las semillas. Existe mucha variación a partir de este modelo general leptocúrtico debido a que las semillas se pueden encontrar a mayor o menor densidad de lo que predice el modelo, lo cual se debe al hábito de muchos frugívoros de consumir y hacer la digestión de su alimento en sitios especiales tales como perchas, cuevas, sitios de anidación o de descanso diurnos y nocturnos (Snow 1970, Heithaus & Fleming 1981).

Las semillas de los árboles tropicales se distribuyen de manera no uniforme y generalmente en un área restringida alrededor de los árboles madre (Viana 1992). Las semillas de las especies dispersadas por el viento pueden viajar unos 100 m desde el árbol madre en bosques no perturbados, pero la mayoría de ellas caen a unos 30 m de distancia (Kitajima & Ausprunger 1989, Ausprunger & Kitajima 1992). Una alta proporción de las semillas dispersadas por animales caen a una distancia menor de 40 a 50 m alrededor del árbol madre (Forget 1992).

- **Banco de semillas:** Está conformado por todas las semillas viables presentes sobre o dentro del suelo o asociadas a la hojarasca (Garwood 1989). Este banco presenta variaciones espaciales y temporales. Los bancos de semillas tienen un componente transitorio con semillas que germinan a lo largo de un año a partir de la dispersión inicial, y uno persistente con semillas que permanecen en el suelo más de un año sin germinar (Dalling *et al.* 1997). Por esto, la riqueza del banco de semillas de un ecosistema particular cambia estacionalmente, de acuerdo con los ciclos de la lluvia de semillas. El componente persistente del banco de semillas constituye una reserva del potencial genético acumulado a lo largo del tiempo (Murawski 1995)

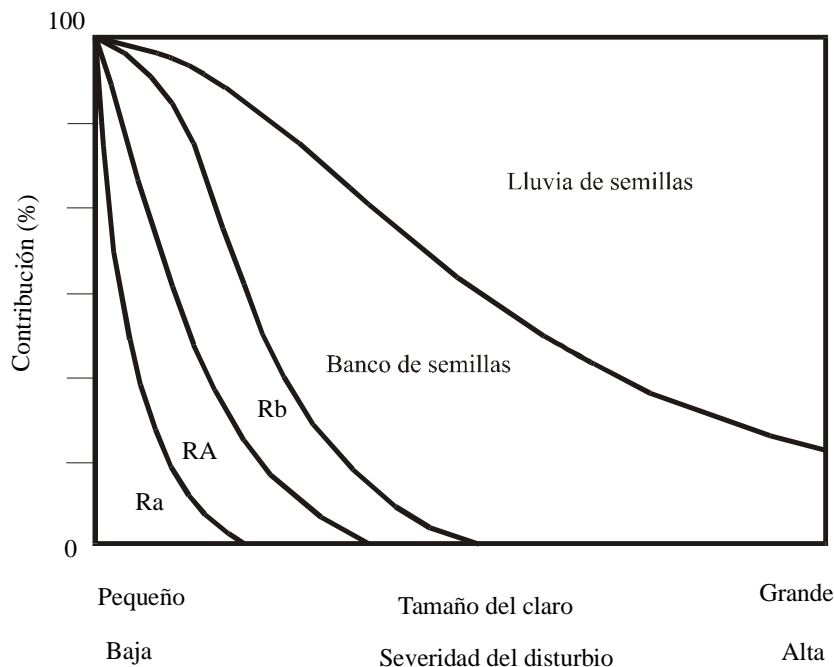
La distribución de las semillas en el suelo depende principalmente de su dispersión inicial y de los movimientos que efectúan posteriormente los animales y la lluvia. Los ingresos al banco de semillas resultan de la lluvia de semillas de fuentes locales o distantes; a su vez, las pérdidas se deben a germinación, enterramiento profundo, redispersión e interacción con animales y patógenos, lo cual conduce a la pérdida de viabilidad. Estos ingresos y egresos controlan directamente la densidad de semillas, la composición de especies y la reserva genética (Garwood 1989).

Los bancos de semillas de los bosques maduros están dominados por especies arbóreas, básicamente del grupo de las pioneras y secundarias iniciales, las cuales normalmente no se encuentran presentes en la vegetación actual del área (Dupuy & Chazdon 1998). Las semillas de las especies climax permanecen en el banco de semillas por períodos de tiempo muy cortos, generalmente menores de un año, debido a su falta de viabilidad a largo plazo (Garwood 1989, Vásquez- Yañez & Orozco- Segovia 1993)

## 6.2. IMPORTANCIA RELATIVA DE LOS MECANISMOS DE REGENERACIÓN EN DISTURBIOS NATURALES

La importancia relativa de estos mecanismos puede variar dependiendo del tamaño del claro y la severidad del disturbio natural (Figura 11). En los claros muy pequeños, como los que se presentan por la caída de una rama o parte de la copa de un árbol, el dosel se cierra por el crecimiento lateral de las ramas. En claros pequeños, producto de la caída de un árbol, se activa además, el banco de plántulas y la regeneración avanzada, y eventualmente se presenta regeneración a partir de los rebrotes de raíces y tocones de los individuos dañados.

En los claros más grandes predominan el banco de semillas y la lluvia de semillas como mecanismos de regeneración (Holl 1999). Los principales vectores de la dispersión de semillas que componen, tanto el banco como la lluvia de semillas, son el viento, las aves, los murciélagos y otros animales. Estos vectores alcanzan a dispersar semillas en las áreas abiertas formadas por la mayoría de los claros naturales que ocurren en estos ecosistemas, los cuales como se dijo son de tamaño intermedio (Cubiña & Aide 2001).



**FIGURA 11.** *Importancia relativa de los mecanismos de regeneración en disturbios naturales según el tamaño del claro*

### 6.3. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE ALGUNOS MECANISMOS DE REGENERACION

**Banco de semillas:** El método más empleado para evaluar la riqueza del banco de semillas del suelo es el de germinación. Para esto, se recogen muestras de suelo, generalmente utilizando un barreno, se distribuyen sobre cubetas o platos petri y se disponen en un sitio adecuado para la germinación. Se evalúan periódicamente las especies que germinan y su frecuencia. Algunas veces se dispone de muestras testigo con suelo estéril, que sirve de control, para detectar la contaminación de las muestras durante el experimento (Butler & Chazdon 1998, Cubiña & Aide 2001). La profundidad de la capa de suelo en la cubeta tiene influencia sobre la cantidad de plántulas que se obtienen, por lo cual se recomienda utilizar una capa delgada (aproximadamente de 5 mm) (Dalling *et al.* 1994). Es recomendable tener una colección de referencia de las semillas y plántulas del ecosistema en estudio pues muchas veces es difícil su identificación.

Como complemento al anterior, se pueden utilizar métodos de flotación para separar las semillas en la muestra de suelo, o por elutriación, que consiste en lavar las muestras de suelo en cedazos de malla fina. Las muestras que resultan de estos procesos se deben observar al estereoscopio para tratar de identificar las semillas o al menos separarlas por tamaño, forma, color, etc. Posteriormente será necesario confirmar su viabilidad (Gross 1990).

**Lluvia de semillas:** Se distribuyen trampas de semillas en el piso de bosque, levantadas unos 50 cm del suelo, las cuales capturan las semillas que ingresan. El contenido de las trampas se debe recoger periódicamente (máximo cada dos semanas) y luego se procede a la identificación y conteo de las semillas recogidas (Denslow & Gomez 1990, Holl 1999).

## 7. ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTULAS

---

El establecimiento y la sobrevivencia inicial de las plántulas es una etapa crítica en la historia de vida de las especies, pues tiene gran influencia en la conformación la estructura familiar, es decir, en la distribución espacial de los individuos emparentados (Murawski. 1995). De hecho, la mayor mortalidad ocurre en esta etapa, por causa de daños mecánicos, predación de semillas, ataque de patógenos y herbivoría, entre otros. Por ejemplo, la evaluación de la sobrevivencia de las cohortes de 75 especies de un bosque húmedo tropical en La Selva (Costa Rica) dio como resultado una vida media de las cohortes de plántulas de 2.49 meses y una tasa media de sobrevivencia anual de las cohortes de 0.14 (Li *et al.* 1996).

### 7.1. FACTORES QUE INFLUYEN EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTULAS

- **Capacidad de adaptarse a diferentes ambientes microclimáticos del bosque:** El proceso de dispersión de las semillas determina su distribución a lo largo del paisaje. En general, este patrón de dispersión es altamente heterogéneo, pues las semillas caen en diferentes micrositios. Algunos de estos poseen las condiciones ambientales necesarias para que las semillas germinen, y para que se establezcan y sobrevivan las plántulas, pero en muchas ocasiones las necesidades del estado de semilla y plántula son conflictivas (Schupp 1995). La disponibilidad de luz es el principal factor ambiental que limita tanto la germinación como el establecimiento. De acuerdo con la capacidad de adaptación a este factor, se pueden distinguir dos grupos generales de especies de árboles y otras plantas en el bosque, aunque esta clasificación no abarca el amplio espectro de posibles estrategias ecológicas de las plantas de los bosques tropicales (Svenning 2000, Dalling *et al.* 2001): Las especies **clímax o primarias** y las especies **pioneras** (Bazzaz 1984, Whitmore 1991). Las especies **pioneras** son aquellas que germinan y sobreviven solo en claros o en áreas abiertas, mientras que las semillas y juveniles de las especies de las especies **clímax** sobreviven bien en los sotobosques sombreados (Brokaw 1987, Kitajima 1996).
- **Competencia por recursos básicos:** En general, las plántulas deben competir por tres recursos esenciales: Radiación fotosintéticamente activa, agua y nutrientes. Aunque en los bosques tropicales se asume que el factor principal para el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas es la luz (Pompa & Bongers 1988), también son importantes los efectos de la competencia por los recursos del suelo como agua y nutrientes, principalmente el nitrógeno y fósforo (Lewis & Tanner 2000).
- **Micorrizas:** Las micorrizas presentes en el suelo pueden ser un factor importante en el establecimiento de las plántulas (Zangaro *et al.* 2000). De acuerdo con la hipótesis de Janos, las especies del bosque maduro tienden a ser obligadas con micorrizas arbusculares y las especies pioneras y secundarias iniciales son facultativas o no micorrícicas, principalmente con ectomicorrizas (Janos 1980, Janos 1983, Janos 1995). Por lo tanto, la posibilidad de que se establezcan especies de uno u otro grupo está condicionada por la presencia de esporas de las micorrizas correspondientes (Zangaro *et al.* 2000).
- **Hojarasca:** La presencia de hojarasca a diferentes profundidades sobre el piso del bosque crea heterogeneidad ambiental y variedad de micrositios que proporcionan nichos de regeneración para diferentes especies de plantas (Molofski & Ausprunger 1992). La hojarasca acumulada en el piso pueden modificar las condiciones ambientales de los micrositios donde se regeneran las plántulas, en cuanto a humedad, disponibilidad de radiación y nutrientes (Vitousek 1984, Vásquez- Yañez y Orozco- Segovia 1990). La hojarasca puede impedir la germinación y el



establecimiento de las plántulas de semillas pequeñas (de menos de 0.005 g de materia seca), mientras que generalmente las especies con semillas grandes se ven favorecidas por la presencia de hojarasca que conserva mayor humedad (Everham *et al.* 1996, Vásquez- Yáñez y Orozco-Segovia 1992, Molofski & Ausprunger 1992). Algunos estudios muestran mayor predación de semillas y plántulas, y menor sobrevivencia cuando existe cobertura de hojarasca (Vasconcelos 1990, Benítez- Malvido & Kossmann- Ferraz 1999), debido probablemente a que este micrositio favorece la presencia de herbívoros. La caída de hojarasca puede ocasionar daños mecánicos a las plántulas que lesiona o aplasta totalmente (Denslow *et al.* 1991, Drake & Pratt 2001). La respuesta de las especies a la presencia de hojarasca en el piso del bosque durante las primeras etapas de desarrollo es específica, por lo cual su presencia puede alterar la composición y estructura de las comunidades del sotobosque (Molofski & Ausprunger 1992).

- **Características de las semillas:** La latencia de las semillas también juega un papel importante en el establecimiento de las plántulas. Muchas especies de árboles pioneros poseen semillas pequeñas que se deshidratan y entran en latencia durante la dispersión. La latencia se puede romper cuando se cubren los requerimientos particulares de luz o temperatura asociados con la aparición de claros (Vásquez- Yáñez y Orozco- Segovia 1993, Garwood 1989). Ciertas especies de la fase madura del bosque también poseen semillas pequeñas con bajo contenido de humedad. A menudo éstas se dispersan por el viento o son ingeridas por vertebrados, y pueden permanecer latentes hasta que se suplan los requerimientos de germinación (Metcalfe & Grub 1995). Sin embargo, la mayoría de los árboles de la fase madura tienen semillas grandes, con altos contenidos de humedad y sin latencia, y puesto que no hacen parte del banco permanente de semillas del suelo, estas especies no se regeneran rápidamente después de los disturbios, como las especies pioneras (Murawski 1995, de Souza & Válio 2001). Un tamaño grande de semillas puede representar ventajas para el establecimiento exitoso de las plántulas, pues éstas contienen grandes reservas que cubren las necesidades durante algún tiempo después de la germinación y le ayudan a reponerse y crecer después de la predación parcial, la herbivoría o el daño mecánico (Ichie *et al.* 2001)
- **Factores relacionados con la densidad y la distancia al árbol madre:** De acuerdo con el modelo propuesto por Janzen (1970) y Connell (1978), los predadores y los patógenos que responden a la densidad o la distancia, tienden a concentrarse cerca de los árboles madre, y por lo tanto, la mortalidad de semillas y plántulas es casi total alrededor de ellos. Los propágulos que se dispersan lejos de la madre, tienen mayor probabilidad de escapar de la predación y logran por lo tanto sobrevivencia mas alta. La mayor proporción de reclutamiento de semillas debe ocurrir entonces a cierta distancia del árbol madre, y no en el área adyacente. A su vez, los propágulos de otras especies de plantas son capaces de colonizar el espacio vacío alrededor del árbol madre. Esto tiene como consecuencia una distribución espacial amplia de los individuos conoespecíficos y además mantiene la alta diversidad de especies que caracteriza los bosques tropicales. Este modelo también ha sido llamado teoría del escape o del anillo de exclusión (Howe 1990). Algunos estudios recientes de herbivoría en bosques tropicales confirman los dos supuestos básicos del modelo de Janzen-Connell: i) Los adultos y juveniles atraen la misma fauna herbívora y, ii) La mayoría de los enemigos naturales de los árboles y plántulas tropicales tienen dietas muy específicas. En los bosques de la isla de Barro Colorado (Panamá), el mayor daño por insectos lo ocasionan herbívoros especializados. Además, los daños en las hojas de los árboles y plántulas de las dos especies que se estudiaron (*Quararibea asterolepis* y *Alseis blackiana*) fueron causados por el mismo grupo de insectos herbívoros conformado por un número reducido de especies (Barone *et al.* 2000).

Muchos investigadores han encontrado evidencias de predación de semillas (Wenny 2000, Burkey 1994, Clark & Clark 1984, Terborgh *et al.* 1993) y de herbivoría de plántulas (Clark & Clark 1987, Howe 1990) dependiente de la distancia o la densidad. Igualmente, el daño en el cuello de las plántulas recién germinadas, producido por diferentes tipos de hongos

patógenos (*damping-off*) es mayor entre aquellas que se encuentran más cerca del árbol madre (Ausprunger 1990). Los patógenos en las semillas también aumentan cuando éstas se encuentran en parches muy densos en el suelo del bosque o están más cerca del árbol madre (Ausprunger 1983, Ausprunger & Kelly 1984).

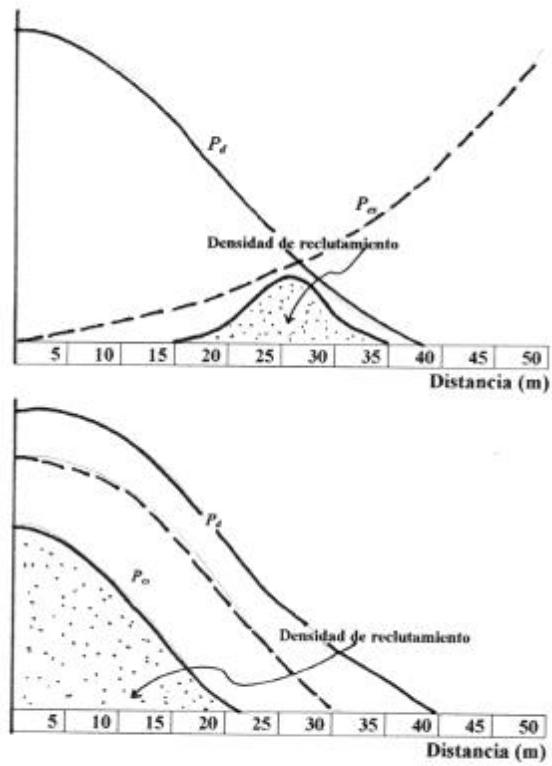
Pero no todas las especies muestran el patrón de mortalidad de semillas y plántulas que predice el modelo de Janzen-Connell (Terborgh *et al.* 1993, Condit *et al.* 1992). En otros casos, la distribución de los individuos conoespecíficos es agregada inicialmente alrededor del árbol madre, y luego se mantiene hasta el estado adulto. Se ha postulado que estas especies poseen ectomicorrizas específicas con una dispersión limitada en el suelo (Cuva 1994). También se argumenta que estas son especies con mecanismos de germinación poco efectivos (como la gravedad), o que poseen patrones de fructificación que sacian a los predadores (dependencia inversa de la densidad), como es el caso de algunas Dipterocarpaceae (Murawski 1995). Las semillas y plántulas que pueden germinar y crecer agrupadas deben poseer además defensas mecánicas y químicas contra la predación y la herbivoría (Foster 1986). Estos comportamientos contrastantes definen dos estrategias generales de establecimiento de plántulas en los bosques tropicales (Tabla 9).

**TABLA 9. Estrategias de establecimiento de plántulas en bosques tropicales**

<b>Establecimiento disperso</b>	<b>Establecimiento agrupado</b>
Dispersión por el viento, murciélagos o aves.	Dispersión por mamíferos arbóreos o terrestres, o por gravedad.
Generalmente peso de la semilla < 3 g.	Generalmente peso de la semilla > 3 g.
Semillas finamente dispersas.	Semillas depositadas en grupos.
Semillas y plántulas vulnerables a insectos, herbívoros y patógenos, y competencia entre plántulas.	Semillas y plántulas resistentes a insectos, herbívoros, patógenos y competencia entre plántulas.
Es raro el establecimiento de plántulas cerca del árbol madre.	Es común el establecimiento de plántulas cerca del árbol madre.
Generalmente se establecen en claros de pequeños a grandes (colonizadoras de claros).	Generalmente se establecen en el sotobosque sombreado.

## 7.2. MODELOS DE ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN FUNCIÓN DE LA DISTANCIA AL ÁRBOL MADRE

La distribución de las plántulas puede entenderse como el producto de dos probabilidades generales: i) La probabilidad de deposición de las semillas como una función de la distancia al árbol madre ( $P_d$ ), que como se mencionó anteriormente, corresponde al modelo leptocúrtico en todos los sistemas de dispersión; ii) La probabilidad de establecimiento ( $P_{es}$ ), que incluye la probabilidad de germinación y escape de predadores, herbívoros y patógenos (Janzen 1970). Cuando  $P_d$  y  $P_{es}$  son concordantes (Figura 12), es probable que ocurra una distribución gregaria de las plántulas y que se mantenga hasta el estado adulto. Cuando  $P_d$  y  $P_{es}$  son funciones discordantes, como ocurre cuando la predación, herbivoría y ataque de patógenos es más intensa cerca del árbol madre, es más probable que ocurra una distribución de plántulas y adultos no agrupada (Fleming & Heithaus 1981).



**FIGURA 12.** *Modelo general de establecimiento de plántulas en función de la distancia a la planta madre. Modificado de Fleming & Heithaus 1981.*

## 8. EFECTOS DE LAS PERTURBACIONES ANTROPICAS SOBRE ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS TROPICALES

---

**Sistemas de cruzamiento:** Puesto que muchas especies del bosque tropical tienen una distribución espacial amplia (Lieberman & Lieberman 1994) y una alta proporción de ellas posee mecanismos para evitar la autofertilización, la reducción de las poblaciones de plantas tropicales por procesos de extracción selectiva o fragmentación de los bosques, reduce drásticamente el número de individuos reproductivos, lo cual aumenta las distancias entre los individuos y hace más difícil la polinización. Como consecuencia se puede reducir la producción individual de semillas por disminución de polinización efectiva (Murawski *et al.* 1994) y aumentar el grado de endogamia entre los individuos remanentes (Murawski & Hamrick 1991, 1992) lo cual igualmente afecta la producción de semillas, al disminuir su viabilidad (Nason & Hamrick 1997).

**Patrones fenológicos:** El aprovechamiento selectivo y la creación de bordes durante el proceso de fragmentación cambian las condiciones microclimáticas del interior del bosque y por esto se pueden afectar los patrones fenológicos de las especies (Murcia 1995). En algunos casos se acelera la producción de frutos en árboles antes suprimidos debido al incremento de la radiación (Appanah 1990). Es decir, los árboles que quedan localizados cerca de los bordes o en áreas donde se realizan prácticas de liberación, pueden producir más frutos que los del interior del bosque (Richards 1996).

**Polinización:** La fragmentación de los bosques puede afectar el proceso de polinización a través de efectos sobre las poblaciones de plantas y polinizadores. Algunos de los efectos que se han señalado en las poblaciones de plantas son el cambio en la estructura reproductiva, en la densidad de floración y distribución espacial de los individuos. Por su parte, los efectos en las poblaciones animales incluyen cambios en el número de visitantes florales o en su identidad (Murcia 1996).

**Dispersión de semillas:** La tala selectiva y la fragmentación cambian los patrones del viento sobre el dosel, lo cual afecta las distancias de dispersión y los patrones de deposición de semillas en especies dispersadas por este vector (Stanley & Greitzinger 1996). Igualmente, estos procesos tienen un efecto negativo sobre la dispersión por vertebrados, pues afectan la composición de la fauna y pueden inducir cambios en su comportamiento (Forget & Sabatier 1997). Cuando después de un proceso de fragmentación todavía se conservan matorrales y árboles aislados alrededor de un área de bosque, las aves y los murciélagos pueden volar entre fragmentos pues éstos proveen perchas para los animales. Mientras están paradas en las perchas dejan caer o regurgitan semillas. Así estos sitios pueden funcionar como núcleos de regeneración (Ortiz *et al.* 2000). Pero cuando las áreas abiertas en pastizal, sin rastrojos, ni árboles, son muy extensas, la mayoría de los animales no son capaces de atravesarlas y no se presenta ingreso de propágulos por esta vía (Gorchov *et al.* 1993).

**Mecanismos de regeneración:** Por lo general el tamaño de los disturbios antrópicos es mayor que el de los disturbios naturales, pues se trata de procesos de destrucción del bosque, que se inician con procedimientos de tala y quema, para convertirlos en áreas agrícolas y ganaderas que eventualmente se abandonan (FAO 1993). En estas áreas grandes y severamente perturbadas, los únicos mecanismos de regeneración que siguen operando son los bancos de semillas y la lluvia de semillas (Figura 9). Sin embargo, los bancos de semillas de los bosques maduros y los de las áreas agrícolas y ganaderas o rastrojos difieren considerablemente. En estas áreas la riqueza del banco de semillas disminuye con la distancia al bosque (Cubiña & Aide 2001).

Los bancos de semillas en cultivos y pastizales activos o abandonados están dominados por herbáceas. El fuego reduce sustancialmente la cantidad y riqueza de semillas pues solo sobreviven aquellas que pueden resistir las altas temperaturas (Riswan & Kartawinata 1990) y solo en los rastrojos más antiguos empieza a aumentar la proporción de semillas de árboles y arbustos pioneros en los bancos de semillas (Garwood 1989). Aún en las perturbaciones antrópicas más leves como la tala selectiva se han podido detectar cambios en la composición del banco de semillas que pueden afectar la regeneración del bosque a largo plazo (Dupuy & Chazdon 1998). Por esto, la sucesión en pastizales y áreas agrícolas abandonadas depende en gran medida de la lluvia de semillas y a su vez ésta depende principalmente de los animales, pues son estos los principales dispersores en los bosques tropicales (Howe 1984, Holl 1998). Pero muchos mamíferos y aves rara vez se aventuran en las áreas abiertas de tamaños grandes, que son raras en los disturbios naturales (Cardoso da Silva et al. 1996). En diferentes estudios realizados en potreros abandonados se ha podido definir que las especies del bosque maduro dispersadas por animales alcanzan a propagarse solo unos 4 a 5 m a partir del límite bosque- potrero. El número de semillas dispersadas por el viento también declinó con la distancia desde el límite del bosque, y tuvo un aporte importante de las especies que ya estaban creciendo en el potrero (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001).

Por lo anterior, aunque la degradación de las características físicas y químicas del suelo por efecto de la quema y la compactación, la remoción de la biomasa y la erosión del suelo, los cambios en el microclima y la predación, pueden ser limitantes para la germinación y el establecimiento de las plántulas en las áreas abandonadas dominadas por pastos y arbustos (Maury- Lechon 1990, Holl, 1999, Cubiña & Aide 2001), la regeneración del bosque no ocurre debido principalmente a la baja disponibilidad de propágulos. Como se ha mencionado anteriormente, las posibilidades de dispersión de los propágulos disminuyen considerablemente con el incremento en la distancia a los bosques naturales y el efecto de la distancia es todavía más dramático si las fuentes de propágulos a partir de los bancos de semillas están agotadas.

Una posibilidad adicional para la regeneración del bosque es el rebrote de tallos y tejidos subterráneos, pues es una respuesta común de varias especies de árboles de los bosques tropicales a diferentes tipos de perturbación (Miller & Kauffman, 1998). En el Amazonas occidental, los fuegos de origen antrópico inducen que una alta proporción de las especies de árboles (46%) rebrote a partir de tejidos subterráneos (Kauffman 1991).

## 9. PRÁCTICAS

---

Los estudios de biología reproductiva en especies tropicales requieren de períodos prolongados de tiempo para obtener resultados confiables. Por lo tanto, con estas prácticas no se pretende realizar investigaciones completas, sino ejecutar proyectos muy cortos, con los cuales se logren desarrollar habilidades y destrezas en los estudiante para la observación de fenómenos naturales, la disciplina en el seguimiento de un método y el manejo de algunos equipos simples de campo y laboratorio. También se busca conseguir una mejor comprensión de los conceptos teóricos a través de su aplicación a ejemplos concretos y la confrontación con los resultados de estudios ya realizados.

Por el tiempo que se requiere para los estudios de biología reproductiva, aún en los más simples como los que se describen en estas prácticas, es necesario comenzar las observaciones desde el principio del semestre. Se debe realizar un informe por cada práctica que contenga: **Introducción** (con justificación y objetivos), **revisión pertinente** (sobre el tema concreto), **metodología** (descrita con sus propias palabras), **resultados** (los principales resultados en figuras y tablas, y su explicación), **discusión** (interpretar los resultados) y **anexos** (debe incluir los formularios de campo y laboratorio).

### 9.1. FENOLOGÍA DE ESPECIES ARBÓREAS

**Introducción:** Los procesos cíclicos de los árboles, tales como la emisión de brotes, floración y fructificación son gobernados por la interacción entre informaciones genéticas adquiridas durante la evolución de la especie y las condiciones ambientales, especialmente climáticas, de la región donde ésta se desarrolla. El conocimiento de la fenología de una especie es básico para programar actividades como podas, recolección de semillas, estudios de polinización y planeamiento paisajístico. El objetivo de esta práctica es desarrollar habilidades para observar y describir las diferentes fases fenológicas de las especies arbóreas y estudiar el comportamiento de una especie en particular.

**Metodología:** Conformar grupos de dos o tres estudiantes cada uno. Cada grupo debe seleccionar una especie arbórea del campus universitario (o de la ciudad) que cuente como mínimo con tres individuos. A esta especie se le debe hacer un seguimiento fenológico quincenal durante 12 semanas, utilizando el método para observaciones fenológicas desarrollado por Fournier (Fournier 1976, Fournier & Charpentier 1976, Villasana *et al.* 1997), en el cual se asigna una calificación al evento fenológico de acuerdo con su intensidad. **0:** Ausencia del fenómeno. **1:** Presencia del fenómeno entre 1 y 24 % del total de la copa del individuo. **2:** Presencia del fenómeno entre 25 y 50 % del total de la copa del individuo. **3:** Presencia del fenómeno entre 51 y 75 % del total de la copa del individuo. **4:** Presencia del fenómeno entre 75 y 100 % del total de la copa del individuo (Fournier 1974, 1976).

Se deben considerar los siguientes eventos fenológicos: **Cambio foliar:** Defoliación y Aparición de brotes foliares. **Floración:** Presencia de botones florales y Floración. **Fructificación:** Presencia de frutos nuevos o verdes y Presencia de frutos maduros. La información se consigna en un formulario apropiado. Con los datos recogidos durante el semestre deben elaborarse los dendrofenogramas de la especie (Fournier & Charperntier 1975, Fournier 1976). En el campus se instala un pluviómetro y se registran los datos de precipitación semanal durante el estudio.

**Materiales:** Tabla para anotaciones, formularios de campo, binóculos, corta ramas, tijeras de podar, pluviómetro.

## Utilización y cuidado de los binoculares

La visión de un objeto con los dos ojos permite ver a su alrededor. Esto nos da el efecto de profundidad que se conoce como estereoscopia. Puesto que los objetivos de los lentes de los binoculares son más amplios que el ojo humano promedio, nos permiten una mejor percepción de profundidad. Los siguientes son los factores importantes al seleccionar binoculares:

- **Magnificación:** Es el primer número en la designación del binocular. Es el número de veces más grande que aparece un objeto. Al incrementar la magnificación pueden disminuir la nitidez, la claridad, la profundidad de campo y restringirse el campo de visión. Se utilizan lentes *zoom* para lograr mayor magnificación.
- **Enfoque:** Existen tres tipos de sistemas de enfoque: Central, fijo e individual. El sistema más común es el central, el cual enfoca las dos piezas oculares simultáneamente. El sistema fijo brinda una imagen enfocada a cualquier distancia. El sistema individual permite el uso del enfoque en cada pieza ocular.
- **Campo visual:** Es la dimensión más amplia del área circular de visión, vista a través del binocular. Normalmente se expresa en pies a 1000 yardas de distancia. El campo visual tiende a disminuir con el incremento de la magnificación.
- **Apertura:** Es el segundo número en la designación del binocular. Es el diámetro en milímetros, o apertura del objetivo o lente frontal. Normalmente va de 20 a 50 mm. El tamaño de la apertura determina la cantidad de luz que entra al sistema óptico y hasta cierto punto afecta el detalle y claridad de la imagen que se produce. Por lo tanto, entre mayor sea la apertura, mejor será la visión en condiciones de baja iluminación. Los binoculares que se utilizan para propósitos generales son 7x 35 y 7x 40. Los profesionales son 7x 42, 10x 50 y 8x 42. Por las condiciones de baja iluminación imperantes dentro del bosque, se recomienda una apertura amplia, mayor de 40 mm para observaciones en su interior.

## Manejo de los binoculares

- **Ajuste interpupilar:** La distancia entre los dos ejes visuales aumenta o disminuye al rotar las dos barras del binocular a partir del eje central. Se debe ajustar de manera que la línea visual del ojo coincida con la línea del eje visual del binocular.
- **Enfoque:** En general es importante mantener siempre los dos ojos abiertos cuando se enfoca el binocular. También se puede cerrar un ojo mientras se enfoca el lente opuesto y luego hacer el procedimiento complementario. Luego será necesario hacer un ajuste más fino con los dos ojos simultáneamente.
- **Cuidado y limpieza:** Un binocular es un instrumento de óptica fino, al cual debe dársele un cuidado similar al de las cámaras fotográficas. Una caída fuerte puede dañar su alineación o quebrar los lentes o los prismas internos, o dañar el mecanismo de enfoque. Por esto debe colgarse siempre al cuello durante su utilización en el campo. En algunos la estructura externa es resistente al agua, pero en general debe evitarse su utilización durante la lluvia y guardarlos en su estuche, en ambientes secos (usar sílica gel) para evitar la proliferación de hongos.

Para la limpieza es necesario primero quitar la acumulación de polvo o partículas de las superficies externas del objetivo y los lentes oculares. Inicialmente se deben soplar los lentes para remover la mayoría de las partículas. Después se usa un cepillo de cerdas muy suaves para completar el trabajo. Al soplar no se remueven todas las partículas y si se limpian los lentes restregándolos con cualquier material, aunque este sea muy suave, se corre el riesgo de rayar las superficies de los lentes que son muy pulidas.

Eventualmente algo de polvo puede acumularse dentro del binocular. La condición del prisma y el interior del ocular y de los objetivos de los lentes, se puede revisar mirando a través del final del objetivo del binocular. Si es visible una cantidad excesiva de polvo o si los lentes y prismas parecen “nublados”, el binocular necesita limpieza. Este trabajo solo puede realizarlo un técnico especializado.

El mecanismo de enfoque (central o individual) de un binocular, tiene una grasa especial. No intente engrasarlo, pues los aceites que se utilizan comunmente pueden diluir la grasa y liberar el mecanismo de enfoque. Si el mecanismo de enfoque está pegado, también requiere una reparación técnica.

## 9.2. VERIFICACION DE MECANISMOS DE AUTOINCOMPATIBILIDAD EN UNA ESPECIE FORESTAL

**Introducción:** Los mecanismos de autoincompatibilidad genética son una adaptación desarrollada por algunas especies para promover la alogamia. Es importante verificar si una especie posee tales mecanismos para tomar decisiones sobre su manejo en el diseño de proyectos de conservación, fuentes semilleras, entre otros. Con esta práctica se busca desarrollar destrezas en los procedimientos de polinización manual de especies arbóreas, los cuales además tienen muchas otras aplicaciones en estrategias de mejoramiento genético.

**Metodología:** Esta práctica se hace con todo el grupo. Se selecciona una especie arbórea hermafrodita del campus universitario, que por registros anteriores se pueda predecir que va a florecer durante el período de estudio y que tenga al menos tres individuos. En cada individuo se sigue el mismo procedimiento. Una vez empiecen a aparecer los botones florales, se hace un seguimiento más detenido hasta que la flor se desarrolle y esté próxima a abrirse. Antes de que ocurra la anthesis se embolsan unas 20 flores para protegerlas de que sean polinizadas. Si se trata de inflorescencias y algunas flores ya están abiertas, éstas deben cortarse. Una vez empiecen a abrirse las flores se emasculan 10 de ellas para evitar que se autofertilicen. Para esto se utiliza una cuchilla o bisturí, con el cual se cortan las anteras antes de que se libere el polen y embolsa nuevamente la flor. Se polinizan manualmente de la siguiente manera: Transferir su propio polen al estigma de las 10 flores no emasculadas, con ayuda de un pincel suave o un palillo, y se vuelven a embolsar. Se poliniza el estigma de las 10 flores emasculadas con polen de otros árboles y se embolsan nuevamente. Al final del semestre se cuentan los frutos que se formaron en cada tratamiento en relación con el número de flores polinizadas en el tratamiento correspondiente.

Con los datos obtenidos se debe calcular por individuo el Índice de auto-incompatibilidad (IAI) (Dafni 1992):

$$IAI = \frac{\text{Frutos que se forman por autofertilización}}{\text{Frutos que se forman por fertilización cruzada}}$$

Los valores de *IAI* reflejan las siguientes posibilidades:  $>1$ , autoincompatible.  $>0.2$  y  $<1$ , parcialmente autoincompatible.  $<0.2$ , principalmente auto-incompatible.  $0$ , completamente auto incompatible.

**Materiales:** Binóculos, escalera, bolsas de papel para aislar flores, pincel fino, palillo, recipiente para recoger el polen.



### 9.3. BANCO DE SEMILLAS Y LLUVIA DE SEMILLAS

**Introducción:** Los bancos y la lluvia de semillas son dos mecanismos muy importantes para la regeneración de los bosques y la restauración de zonas con perturbaciones antrópicas. En esta práctica se busca adquirir destrezas en el desarrollo de estudios de este tipo y conocer los procedimientos básicos de campo y laboratorio.

**Metodología:** Conformar grupos de dos o tres estudiantes cada uno. Cada grupo debe tomar una muestras con un barreno que recoja cilindros de suelo no perturbados hasta 10 cm de profundidad. Para esto, se selecciona un sitio en el bosque que no presente evidencias de pedregosidad, se entierra el barreno y se saca la muestra con cuidado. En el campo se divide la muestra de acuerdo con la profundidad de 0-5 cm y de 5-10 cm. Las muestrars se empacan en bolsas plásticas y se marcan. Una vez en el laboratorio se lavan y marcan dos cajas de germinación. Se llena el fondo de la caja con una capa de arena y encima se humedece la muestra de suelo formando una capa muy delgada y uniforme (unos 5 mm) (Dalling *et al.* 1994). Posteriormente se riega el suelo y se tapa la caja. Cada dos o tres días se revisa la caja para ver si se ha presentado germinación, y se anotan los datos, haciendo un esquema de las plántula para su identificación. Si es posible, se transplantan para facilitar la identificación posterior. Se evalúan los resultados durante 10 semanas.

El mismo grupo de estudiantes localiza una trampa de semillas de 50 x 50 cm en el piso del bosque. Después de un mes se recoge el material que se encuentra en la trampa, se empaca en una bolsa de plástico y se marca. En el laboratorio se separan los componentes de la hojarasca sobre un juego de tamices para no perder las semillas pequeñas. Se limpian y se descartan los materiales vegetativos y se recogen las semillas de diferentes tamaños. Con ayuda de un estereoscopio se clasifican las semillas por morfoespecie, y se identifican hasta donde sea posible (Denslow & Gómez 1990, Holl 1999). Exprese sus resultados por ha, teniendo en cuenta el diámetro de la trampa de semillas y del barreno.

**Materiales:** Barreno, trampa de semillas, bolsas plásticas, marcadores indelebles, cajas de germinación, arena fina esterilizada, estereoscopio, aguja de disección, juego de tamices, brocha fina.

## LITERATURA CITADA

- ADDICOTT, F.T. 1978. Abscission strategies in the behavior of tropical trees. In P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 381-398. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- ADLER, G.H. AND KESTELL, D.W. 1998. Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica* 30: 677-681.
- AIDE, T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- AIDE, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a
- de especies florestais em floresta tropical umida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amaz.* 9: 63-97.
- ALVIM, Pde T AND R. ALVIM. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 445-464. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- ANDRESEN, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersal seeds in a Peruvian Rain forest. *Biotropica* 31: 145-158
- ANDRESEN, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (*Sapotaceae*) seeds in Central Amazonia. *Jour. Trop. Ecol.* 17: 61-78.
- APPANAH, S. 1985. General flowering in the climax rain forest of South-east Asia. *J. Trop. Ecol.* 1: 225-240.
- APPANAH, S. 1990. Plant-pollinator interactions in Malaysian rain forest. In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 85-102. MAB Series, Volume 7. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- ARMSTRONG, J.E. & IRVINE, A.K. 1989. Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae) a distinctive beetle pollination syndrome. *Am. Jour. Bot.* 76: 86-94.
- ASHTON, P.S. 1989. Dipterocarp reproduction biology. In H. Lieth and M.J. A. Werger (Eds.). *Tropical rain forest ecosystems: Biogeographical systems and ecological studies*. Elsevier, Amsterdam.
- ASHTON, P.S.E., T.J. GIVNISH AND S. APPANAH. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: New insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *Am. Nat.* 132: 44-46.
- ASHTON, P.S:E. 1988. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Ann. Rev. Ecol Syst.* 19: 293-304.
- ASKER, M. S. AND L. JERLING. 1992. *Apomixis in plants*. CRC Press Inc. Boca Ratón, FL. 296 pp.
- AUSPRUNGER, C.K. 1990. The potential impact of fungal pathogens on tropical reproductive biology. In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. pp. 237-246. MAB Series, Volume 7. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- AUSPRUNGER, C.K. AND K. KITAJIMA. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73: 1270-1284.
- AUSPRUNGER, K.C. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: Changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- AUSPRUNGER, K.C. AND C.K. KELLY. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: Experimental studies on the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- BAKER, H.G., I. BAKER AND S.A. HODGES. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- BAKER, H.G., K.S BAWA, G.W. FRANKIE AND P.A. OPLER. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forests. In F.B., Golley (Ed.). *Ecosystems of the world, Vol. 14<sup>a</sup>. Tropical rain forest ecosystems: Structure and function*. pp. 183-215. Elsevier Scientific, New York.
- BAWA K.S., D.R. PERRY AND J.H. BEACH. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. Part I: Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. Jour. Bot.* 72: 331-345.
- BAWA K.S., S.H. BULLOCK, D.R. PERRY, R.E. COVILLE AND M.H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. Part II: Pollination systems. *Am. Jour. Bot.* 72: 346-356.
- BAWA, K. S. 1994. Effects of deforestation and forest fragmentation on genetic diversity in tropical tree populations. In R. M. Drysdale, S. E. T. John, and A. C. Yapa (Eds.). *Proceedings of the International Symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed*. pp. 10-16. Asean- Canada Forest Tree Seed Centre Project, Muak-Lek, Saraburi, Thailand.
- BAWA, K. S., P. S. ASHTON, AND S. M. NOR. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: Management issues. In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 3-13. MAB Series, Volume 7. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- BAWA, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63.
- BAWA, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical lowland wet forest. *N.Z. Bot.* 17: 521-524.
- BAWA, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Evolution* 11: 15-39.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In C.E. Jones and R.J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. pp 394- 410. Van Nostrand Reinhold. New York.
- BAWA, K.S. 1992. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica* 24: 250-255.
- BAWA, K.S. 1993. Effects of deforestation and forest fragmentation on genetic diversity in tropical tree populations. In R.M. Drysdale, S.E.T. John and A.C. Yapa (Eds.). *Proceedings International Symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed*. ASEAN- Canada Forest Seed Centre. Saraburi, Thailand.
- BAWA, K.S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, no yet. *Am Jour. Bot.* 81:456-460.
- BAWA, K.S. 1992. Sexual systems, pollination mechanisms and genetic diversity in tropical forest plants. In P. Kapoor-Vijay and J. White (Eds.). *Conservation Biology. A training manual for biological diversity and genetic resources*. The Commonwealth Science Council. London.
- BAWA, K.S. AND J.H BEACH. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann Miss. Bot. Gard.* 68: 254-274.

- BAWA, K.S. AND J.H. BEACH. 1983. Self incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland rain forest. *Am Jour. Bot.* 70: 1281-1288.
- BAWA, K.S. AND P.A. OPLER. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- BAWA, K.S., P.S. ASHTON AND S.M. NOR. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: Management issues. *In* Bawa K.S. and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. pp 3-16. MAB Series. UNESCO – The Parthenon Publishing Group. London U.K.
- BAZZAZ, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. *In* E. Medina, H. A. Mooney and C. Vázquez-Yañez (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. pp. 233-244. Junt, The Hague, The Netherlands.
- BENITEZ-MALVIDO, J. AND I.A. KOSSMAN-FERRAZ. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31: 598-606.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61: 1065-1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- BORCHERT, R. 1991. Growth periodicity and dormancy. *In* A.S Rhagavendra (Ed.). *Physiology of tree*. pp. 219-243. J Wiley. New York.
- BOSHIER, D.H., M.R. CHASE AND K.S. BAWA. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae) a neotropical tree. 2: Mating system. *Am Jour. Bot.* 82: 476-483.
- BOSSARD, C. C. 1990. Tracing of ant dispersed seeds. A new technique. *Ecology* 71: 2370-2371.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. *In* S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.). pp. 53-71. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- BROKAW, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Jour. Ecol.* 75: 9-19.
- BURKEY, T. 1994. Tropical tree species diversity: a test of Janzen's spacing mechanism. *Oecologia* 97:533-540.
- BUTLER, B.J. AND R.L. CHAZDON. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.
- CARABIAS-LILLO, R. AND GUEVARA, M. 1985. Caída de hojarasca en la selva *In* A. Gomez-Pompa and S. Del Amo. *Regeneración de selvas altas en Veracruz, Mex.* INIREB. México.
- CHAMBERS, J.C. AND J.A. MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Ann. Rev. Ecol Syst.* 25: 263-292.
- CHAN, H.T. AND S. APPANAH. 1980. Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps. Part I. Flowering biology. *Malay. For.* 43: 132-143.
- CHAPMAN, C.A., L.J. CHAPMAN, R. WANGHAM, K.HUNT, D. GEBO AND L. GARDNER. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- CHASE, M., C. MOLLER, R. KESSELI AND K.S. BAWA. 1996. Distant gene flow in tropical trees. *Nature* 383: 398-399.
- CLARK, D. A. AND D.B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124: 769-788.
- CLARK, D.B. AND D.A. CLARK. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dypterix panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.
- CLEGG, M.T. 1980. Measuring plant mating systems. *Bioscience* 30: 814- 818.
- COAT, T.B. 1974. A case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). *Biotropica* 6: 135- 137.
- CONDIT, R., S.P. HUBBELL AND R.B. FOSTER. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *Am. Nat.* 140: 261-286.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONSIGLIO, T. K. AND G.R. BOURNE. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *Jour. Trop. Ecol* 33: 571- 592.
- CRANE, P.R., E.M. FRIIS AND K.R. PEDERSEN. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- CRESTANA, C.S.M. 1996. Fenología de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) en mata ciliar da estacao ecologica moji-guacu, S.P. *Rev. Inst. Flor.* 8: 109-121.
- CUBIÑA, A AND T.M. AIDE. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 18-23.
- DAFNI, A. 1992. *Pollinatio ecology. A practical approach.* Oxford University Press. Oxford, U.K. 250 pp.
- DALLING, J. W., K. WINTER, D. NASON, S.P. HUBBEL, D.A. MURAWSKI AND J.L. HAMRICK. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: A shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933-945.
- DALLING, J.W., M.D. SWAINE AND N. C. GARWOOD. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonal mist lowland tropical forest, Panamá. *Jour. Trop. Ecol.* 13: 680.
- DALLING, J.W., M.D. SWAINE AND N.C. GARWOOD. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Func. Ecol.* 9: 119- 121.
- DE SOUZA, A. F., A.C.S DE ANDRADE, F.N. RAMOS, AND M.B. LOUREIRO. 1999. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). *Jour. Trop. Ecol.* 15: 667-680.
- DE SOUZA, R AND I.F.M. VALIO. 2001. Seed size seed germination and seedling survival of brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- DE SOUZA-STEVAUX, M.C., R.R.B. NEGRELLE AND V. CITADINI-ZANETTE. 1994. Seed dispersal by the fish *Pterodoras granulus* in the Paraná river basin, Brazil. *Jour. Trop. Ecol.* 10: 621-626.
- DENSLOW J. S. AND A. E. GÓMEZ. 1990. Seed rain to the tree fall gaps in a neotropical rain forest. *Can. Jour. For. Res.* 20: 642-648.
- DENSLOW, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. *In* S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 307-323. Academic Press, Orlando.
- DENSLOW, J.S, E. NEWELL AND A.M. ELLISON. 1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival on *Inga* seedlings. *Biotropica*, 23: 225-234.

- DOLINGUEZ, A. AND H.I. JOLY. 1997. Mating system of *Carapa procera* (Meliaceae) in the French Guiana tropical forest. *Am. Jour. Bot.* 84: 461-470.
- DRAKE, D.R. AND L.W. PRATT. 2001. Seedling mortality in Hawaiian rain forest: the role of small scale disturbance. *Biotropica* 32: 319-323.
- DUPUY, J. M., AND R. L. CHAZDON. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica. *Biotropica* 30: 223-237.
- EGUIARTE, L.E., N. PEREZ-NASER AND D. PUINERO. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69: 217-218.
- ELLSTRAND, N.C. AND D.R. ELLAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-42.
- ESTRADA, A. AND R. COATES ESTRADA. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Jour. Trop. Ecol.* 17: 627-646.
- EVERHAM, E.M., R.W. MYSTER AND E. VAN DE GENACHTE. 1996. Effects of light, moisture, temperature and litter on the regeneration of five tree species in a tropical montane wet forest of Puerto Rico. *Am. Jour. Bot.* 83: 1063-1068.
- FAEGRI, K AND L. VANDER PIJL. 1978. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. London. UK.
- FALCAO, M.A. AND E. LLERAS. 1980. Aspectos fenológicos e de produtividade do umari (*Poraqueiba sericea* Tulane). *Acta Amaz.* 10: 445-462.
- FALCAO, M.A. AND E. LLERAS. 1983. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade de cupacu (*Theobroma grandifolium* Willd ex Spreng Schum.). *Acta Amaz.* 13: 725-736.
- FAO. 1993. Summary of the final report of the Forest Resources Assessment 1990 for the Tropical World. FAO, Rome, Italy.
- FEDOROV, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.* 54: 1-11.
- FINKELDEY, R., N. DE GUZMAN AND S. CHANGTRAGOON. The mating system of *Pterocarpus indicus* Willd. At Makiling, Philippines. *Biotropica* 31: 525-530.
- FISHER, E. AND F.A.M. DOS SANTOS. 2001. Demography, phenology and sex of *Callophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Jour. Trop. Ecol.* 17: 9903-909.
- FLEMING T.H. AND C.F. WILLIAMS. 1990. Phenology, seed dispersal and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in a Costa Rican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 163-168.
- FLEMING, T.H., VENABLE, D.L. AND M. HERRERA. 1993. Opportunism vs specialization: The evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio* 107/108: 107-120.
- FLEMING, T.H. AND E.R. HEITHAUS. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.
- FORGET, P.M. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia* 87: 596-599.
- FORGET, P.M. 1990. Seed dispersal of *Voucapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 6: 459-468.
- FORGET, P.M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpinaceae), a large seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24: 146-156.
- FOSTER, R.B. 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. *Nature* 288: 624-626.
- FOSTER, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In E.G. Leigh, A.S. Rand and M. Windsor (Eds.). *The ecology of a neotropical forest* pp. 151-172. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- FOSTER, S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *The Bot. Rev.* 52: 261-299.
- FOURNIER L.A. AND C. CHARPENTIER. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25: 45-48.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- FOURNIER, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de los montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26: 54-59.
- FOURNIER, L.A. 1976. El dendrofenograma, una representación gráfica del comportamiento fenológico de los árboles. *Turrialba* 25: 96-97.
- FRANKIE, G.H., H.G. BAKER AND P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- FRANKIE, G.W., P.A. OPLER AND K.S. BAWA. 1976. Foraging behavior of solitary bees: Implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64: 1049-1057.
- GALLIETTI, M. V.B. ZIPARRO AND P.C. MORELLATO. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- GARCÍA, Q.S., REZENDE, J.L.P. AND AGUIAR, L. 2000. Seed dispersal by bats in a disturbed area of southeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 48: 125-128.
- GARWOOD, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: A review. In M. A. Leck, V. T. Parker, and R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press Inc. New York.
- GAUTIER-HION, A., J.M. DUPLANTIER, AND R. QURIS. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest. *Oecologia* 65: 324-337.
- GENTRY, A. 1982. Patterns of neotropical species diversity. *Evol. Ecol.* 15: 1-84.
- GIBSON, J.P. AND N.T. WHEELWRIGHT. 1996. Mating system of *Ocotea tenera* (Lauraceae), a gymnodioecious tropical tree. *Am. Jour. Bot.* 83: 890-894.
- GOTTSBERG, G. 1990. Flowers and beetle pollination in the South American tropics. *Acta Botanica* 103: 360-365.
- GRIBLE, R. AND J.D. HAY. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journ. Trop. Ecol.* 9: 199-211.
- GRIFFIN, A. R. 1990. Effects of inbreeding on growth of forest trees and implications for management of seed supplies for plantation programmes. In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 355-374. MAB Series, Volume 7. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.

- GRIFFITHS, M. AND C.P. SCHAIK. 1993. Camera trapping: a new tool for the study of elusive rain forest animals. *Tropical Diversity* 2: 131-135.
- GRIMALDI, D. 1999. The co-radiation of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 86: 373-406.
- GROSS, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Jour. Ecol.* 78: 1079-1093.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-45.
- HABERW.A. AND G.W. FRANKIE. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- HAMRICK, J. L. 1994. Genetic diversity and conservation in tropical forest. *In* R. M. Drysdale, S. E. T. John, and A. C. Yapa (Eds.). *Proceedings of the International Symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed.* pp. 1-9. Asean- Canada Forest Tree Seed Centre Project, Muak-Lek, Saraburi, Thailand.
- HARBONE, J.B. 1993. *Introduction to Ecological Biochemistry.* Academic Press. New York. 356 pp.
- HEITHAUS E.R., T.H. FLEMING AND P.A. OPLER. 1975. Patterns of foraging and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forests. *Ecology* 56: 841-854.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- HOLL, K. D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pastures? *Restoration Ecology* 6: 253-261.
- HOLL, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica*: 31: 229-242.
- HOWE, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical research management. *Biol. Cons.* 30: 261-281.
- HOWE, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedlings for seedling demography. *In* K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 355- 374 . MAB Series, Volume 7. UNESCO and The Parthenon Publishing Group. Paris, France.
- HOWE, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panamá: effect of herbivory and canopy closure. *J. Trop. Ecol* 6: 259-280.
- HOWE, H.F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: Where does the paradigm stand?. *Vegetatio* 107/108: 3-13.
- HOWE, H.F. AND L. C. WESTLEY. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal *In* M.J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology.* pp. 262-283. Blackwell Science. Oxford, U.K. .
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical deciduous forest. *Science* 203: 1299-1309.
- ICHIE, T, I. NINOMIYA AND K. OGINO. 2001. Utilization of seed reserves during germination and early seedling growth by *Dryobalanops lanceolata* (Dipterocearapaceae). *Jour. Trop. Ecol.* 17: 371- 378.
- JANOS, D.P. 1980. Micorhizae influence tropical sucesion. *Biotropica* 12: 56-64.
- JANOS, D.P. 1983. Tropical micorhizae, nutrient cycles and plant growth. *In* S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest ecology and management.* pp 327-345. Br. Ecol Soc. Spec. Publ. Blackwell, Oxford.
- JANOS, D.P. 1995. Mycorrhizas, succession and rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. *In* J.C. Frankland, N. Magan and G.M. Gaad (Eds.). *Fungi and environmental change.* Pp 129-162. British mycological society Symposium 20. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- JANSON, C.H.; E.W. STILES AND D.W. WHITE. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. *In* Estrada, A. and T.H. Fleming (Eds). *Frugivores and seed dispersal.* Pp 83-92. Dr. Junk Publishers, Dordrecht.
- JANZEN Y VASQUEZ YAÑEZ 1991
- JANZEN, D. A. 1975. Ecology of plants in the tropics. *Inst. of Biol.* 58. Arnold. London.
- JANZEN, D.A. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203- 205.
- JANZEN, D.A. 1983. *Costa Rican Natural History.* Chicago University Press (Ed.).
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat.* 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. 1974. Tropical black rivers, animals and mast fruting by the Dipterocearapaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JANZEN, D.H. 1976. Why do bamboos wait so long to flower? *Ann. Rew. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- JANZEN, D.H. 1995. *Seeding patterns of tropical trees.* Physiological Plant Ecology. Springer. New York, Berlín, Heidelberg.
- JHONSON, S.D. & K.E. STEINER. 2000. Generalization vs. especialization in plant pollination systems. *Trends in Ecol. and Evol.* 15: 140-143.
- JORDANO, D. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersors: a comparative analysisi of adaptations and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* 145: 163-191.
- JUSTINIANO, M.J. AND T.S. FREDERICKSEN. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forest. *Biotropica* 32: 276-281.
- KAUFFMAN, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in neotropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica* 23: 219-224.
- KAUR, A., C.O. HA, K. JONK, V.E. SANDS, H.T. CHAN, E. SOEPADMO AND P.S. ASHTONB. 1978. Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. *Nature* 271: 440-441.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *In* Mulkey, SS, Chazdon, RL and Smith AP (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology.* pp 559-596. Chapman and Hall, N.Y.
- KITAJIMA; K AND C.K. AUSPRUNGER. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree *Tachigalia versicolor.* *Ecology* 70: 1102- 1114.
- KJELLBERG, F. AND S. MAURICE. 1989. Seasonality in reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. *Expertia* 45: 653-660.
- KOPTUR, S. 1994. Floral and extrafloral nectars of Costa Rican *Inga* trees: A comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26: 276-284.
- KOPTUR, S. 1992. Interactions between insects and plants mediated by extrafloral nectaries. *In* E. Bernays (Ed.). *CRC Series on insect-plant interactions* Vol. 4. Pp 85-132.
- KRESS, W.J. AND J.H. BEACH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In* La Selva. *Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* L.A. Mc Dade, Bawa, K.S. Hespeneide, H.A. and G.S. Hartshorn (Eds.). pp 161- 182. The University of Chicago Press. Chicago and London.

- KUCHMEISTER, H., A.C. WEBER, I. SILVERBAUER-GOTTSBERG AND G. GOTTSBERG. 1999. A polinizacao e sua relacao com a termogenese em especies de Araceae e Annonaceae da Amazonia Central. *Acta Amazonica*: 217-245.
- LEPSH-CUNHA, M. 1996. Biologia reprodutiva de acaizeiro (*Euterpe oleraceae*) em amazonia central. Ms. Sc. Thesis. ESALQ, Universidade do Sao Paulo. Sao Paulo, Br. 164 pp.
- LEVEY, D.J., T.C. MOERMOND AND J.S. DENSLow. 1994. Frugivory: An overview. In L.A. Mc Dade, Bawa, K.S. Hespeneide, H.A. and G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* pp 161-182. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- LEVIN, D.A. 1979. The nature of plant species. *Science* 204: 381-384.
- LEWIS, S.L. AND E.V.J. TANNER. 2000. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 8: 2525-2538.
- LI, M., M. LIEBERMAN AND D. LIEBERMAN. 1996. Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. In M.D. Swaine (Ed.). *The ecology of tropical tree seedlings.* pp. 227-2324. *Man and the Biophere Series. Volume 17.* UNESCO and The Parthenon Publishing Group. Paris.
- LIEBERMAN, M AND D. LIEBERMAN. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. In L.A. Mc Dade, Bawa, K.S. Hespeneide, H.A. and G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* pp 106-119. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- LIETH, H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In H. Lieth (Ed.). *Phenology and seasonality modeling.* pp. 3-19. Springer- Verlag.
- LOISELLE, B.A. AND J.G. BLAKE. 1999. Dispersal of Melastomateaceae seeds by fruit- eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330-336.
- LONGMAN, K.A. AND J. JENIK. 1987. *Tropical forest and its environment.* Longman Scientific and Tecnical. Singapore.
- LUGO, A.E. AND J.L.FRANGI. 1993. Fruit fall in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 25: 73-84.
- MAGALHAES, L.M.S. AND J.C. ALENCAR. 1979. Fenologia do pau-rosa *Anida duckei* K. (Lauraceae) em floresta primaria na amazonia central. *Acta Amaz.* 9: 227-232.
- MALOOF, J.E. AND D. INOUE. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology* 81: 2651- 2661.
- MAURY-LECHON, G. 1991. Comparative dynamics of tropical rain forest regeneration in French Guyana. In A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore, and M. Hadley (Eds.). *Rain forest regeneration and management.* pp. 285-293. UNESCO, MAB Series 6. Paris, France.
- McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In L.E. Gilbert and P.H. Raven (Eds.). *Coevolution of animals and plants.* pp 159-191. University of Texas Press. Austin, TX.
- METCALFE, D AND P.J. GRUBB. 1995. Seed mass and lighth requirements for regeneration in South esat Asian rain forest . *Can. Jour. Bot.* 73: 817-826.
- MILLER, P.M. AND J.B. KAUFFMAN. 1998. Seedling and sprout response to slash and burn agriculture in a tropical deciduos forest. *Biotropica* 30: 538-546.
- MOERMORD, T.C. AND J.S. DENSLow. 1985. Fruit choice in neotropical birds: Effect of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Am. Ecol.* 52: 545- 549.
- MOLOFSKI, J AND C. AUSPRUNGER. 1992. The effect of leaf litteron early seedling performance in a Mexican tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- MOORE, P.D. 2001. The guts of seed dispersal. *Nature* 414: 406-407.
- MORELLATO, L.D.C, D.C. TALORA, A. TAKAHASI, C.C. BENCKE, E.C. POMERA AND V.B.ZIPARRO. 2000. Phenology of Atlantic rain forest: A compartive study. *Biotropica* 32: 811-823.
- MURAWSKI, D. A. 1995. Reproductive biology and genetic of tropical trees from a canopy perspective. In M.D. Lowman and N.M. Nadkarni (Eds.). *Forest canopies.* pp. 457-493. Academic Press., San Diego.
- MURAWSKI, D.A AND J.L. HAMRICK. 1991. The effects of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- MURAWSKI, D.A AND J.L. HAMRICK. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density. *Biotropica* 24: 99-101.
- MURAWSKI, D.A, B. DAYANANDAN AND K.S. BAWA. 1994. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forest. *Biotropica* 26: 23- 29.
- MURAWSKI, D.A., I.A.U.N. GUNATILLEKE AND K.S.W. BAWA. 1993. The effects of selective logging and mating patterns of *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Conser. Biol.* 8: 997. 1002.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. and Evol.* 10: 58-62.
- MURCIA, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In J. Schelhas and R. Greenberg (Eds.). *Forest Patches in tropical landscapes.* pp 19-36.. Island Press. Washington.
- MURRAY, K.G., S. RUSSELL, C.M. PICONE, WINNETT-MURRAY, K, W. SHERWOOD AND M.L. KUHLMANN. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: Consecuences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989-994.
- NASON, J.D. AND J.L. HAMRICK. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: Two case studies of neotropical canopy trees. *Jour. Hre.* 88: 264-276.
- NEGREROS- CASTILLO, P AND R. HALL. 2000. Sprouting capability of 17 tropixcal tree species after overstory removal in Quintana Roo, Mexico. *For. Ecol. and Mang.* 126: 399-403.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL, AND E. A. S. SERRAO. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: Forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- NEWSTROM, L.E., G.W. FRANKIE AND H.G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NEWSTROM, L.E., G.W. FRANKIE, H.G. BAKER AND R.K. COLWELL. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In L.A. Mc Dade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide and G.S. Hartshon (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* The University of Chicago Press.
- O'MALLEY, D.M. AND K.S. BAWA. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *Am. J. Bot.* 74: 1143- 1149.

- O'MALLEY, D.M., D.P. BUCKLEY, G.T. PRANCE AND K.S. BAWA. 1988. Genetics of Brazil-nut (*Bertholletia excelsa* Humb& Bompl, Lecythidaceae). II: Mating system. *Theor. Appl. Genet.* 76: 929-932.
- OBERBAUER, S. F. AND B.R. STRAIN. 1986. Effects of canopy position and irradiance on leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Wild.) Kuntz. *Am. Jour. Bot.* 73: 409-416.
- OLLERTON, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant pollination systems. *J. Ecol.* 84: 767-769.
- OPLER, P.A. 1976. Rainfall as a factor in the release timing and synchronization of anthesis in tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3: 231-236.
- OPLER, P.A., G.W. FRANKIE AND H.G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of tree and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- ORTIZ-PULIDO, R., J. LABORDE AND S. GUEVARA. 2000. Frugivoria por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32: 473-488.
- PARROTA J., J. W. TURNBULL AND N. JONES. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *For. Ecol. and Manag.* 99: 1-7.
- PASSOS, L. AND O.FERREIRAS. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semi deciduous forest in south east Brazil. *Biotropica* 27: 268-273.
- PERRY, D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 155-157.
- PERRY, D.R. AND A. STARRET. 1980. The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, *Dipterix panamensis*. *Biotropica* 12: 307-313.
- PETERS, C.M. 1996. The ecology and management of non-timber forest resources. World bank technical paper No. 322. The world bank. Paris, France. 157 pp.
- PIÑA-RODRIGUEZ, F.C.M. AND I.B. DE AGUIAR. 1993. Maturacao e dispersao de sementes. In I.B. De Aguiar, F.M.C. Piña-Rodríguez, and M.B. Figliolia (Eds.). Sementes florestais tropicais. Pp 215-274. Associacao brasileira de tecnologia de sementes. Brasilia, Br.
- PIÑERO, D. AND J. SAKURAN. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 70: 461-472.
- PIZO, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabrelea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Jour. Trop. Ecol.* 13: 559-578.
- PIZO, M.A. AND P.S. OLIVEIRA. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmymecochorous neotropical tree *Cabrelea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Am. Jour. Bot.* 85: 669-674.
- POMPA, J AND F. BONGERS. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75: 625-632.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE AND R. McNEIL. 1994. Effect and efficiency of tartar emetic in determining the diet of tropical land birds. *Condor* 96: 98-104.
- PRANCE, G.T., J.M. IDOBRO AND O.V. CASTAÑO. 1983. Mecanismos de polinización de *Eschweilera garagarae* Pittier I en el Chocó, Col. *Mutisia* 60: 1-7.
- PRIMACK, R.B. AND P.B. TOMLINSON. 1980. Variation in tropical forest breeding systems. *Biotropica* 12: 229-231.
- PUTMAN, R.J. 1996. Community Ecology. Chapman & Hall. London. U.K. 178 pp.
- REICH, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: Patterns, causes and consequences. *Can. Jour. Bot.* 72: 164-174.
- REICH, P.B. AND R. BORCHERT. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.
- REICH, P.B. AND R. BORCHERT. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61-74.
- RENNER, S.S. AND J.P. FEIL. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Am J Bot* 80: 1100-1107.
- RENNER, S.S. AND R.E. RICKLEFS. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *Am. Jour. Bot.* 82: 596-606.
- RICHARDS, P. W. 1996. The tropical rain forest. Cambridge University Press. Cambridge, U.K. 575 pp.
- RISWAN, S., AND K. KARTAWINATA. 1991. Regeneration after disturbance in a lowland mixed dipterocarp forest in East Kalimantan, Indonesia. In A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore, and M. Hadley (Eds.) Rain forest regeneration and management. pp. 295-302. UNESCO, MAB Series 6. Paris, France..
- RITLAND, K AND S. JAIN. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. *Heredity* 47: 35-42.
- RITLAND, K. 1983. Estimation of mating systems. In S.D. Tanksley and T.J. Orton (Eds.). Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Pp 289-302. Elsevier Science Publisher B.V. Amsterdam.
- ROBACKER D.C., B.J.D MEEUSE AND E.H. ERICKSON. 1988. Floral aroma: How far will plants go to attract pollinators?. *BioScience* 38: 390-398.
- ROUBIK D. W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum preferences *J Insect Behav* 6: 659-673.
- SAGERS C. 1993. Reproduction in neotropical shrubs: The occurrence and some mechanisms of asexuality. *Ecology* 74: 615-618.
- SALDARRIAGA, J. G. AND C. UHL. 1991. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rionegro. In A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore, and M. Hadley (Eds.). Rain forest regeneration and management. pp. 303-312. UNESCO, MAB Series 6. Paris, France.
- SANCHEZ-CORDERO, V AND R. MARTINEZ-GALLARDO. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journ. Trop. Ecol* 14: 139-151.
- SAWYER, N.W. AND G.J. ANDERSON. 2000. Dioecy in South American *Deprea* (Solanaceae). *Biotropica* 32: 291-298.
- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. Jour. Bot.* 82: 399-409.
- SNOW, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 16: 173-192.
- STACY, E.A., J.L. HAMRICK, J.D. NASON, S.P. HUBBELL, R.B. FOSTER AND R. CONDIT. 1996. Pollen dispersal in low density populations of three neotropical tree species. *Am. Nat.* 148: 275-298.

- STEINER, K.E. 1981. Nectavory and plant pollination by neotropical marsupials. *Ann. Miss. Bot. Gar.* 68: 505-513.
- STEVENSON, P.R., M.J. QUIÑONES AND J.A. AHUMADA. 1998. Annual variation in fruiting pattern using two different methods in a lowland tropical forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 30: 129-134.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbirds pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbirds food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution among the hummingbirds and food-plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES, F.G. AND C.E. FREEMAN. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- SVENING, J.C. 2000. Small canopy gaps influence plant distribution in the rain forest understory. *Biotropica*: 252-261.
- TANNER, E.V.J. 1982. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaican trees. *Biol. Jour. Linn. Soc.* 18: 263-278.
- TERBORGH, J. 1983. Five new world primates. Princeton University Press. Princeton New Jersey.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plants resources in the tropical forest. In M.E. Soulé (Ed.). *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal. Commentary. In K.S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants: Management issues*. Man and the Biosphere Series, Vol. 7. UNESCO, Paris and The Parthenon Publishing Group. Carnsforth, U.K. 420 p.
- THEIMER, T.C. 2001. Seed scatterhoarding by white-tailed rats: Consequences for seedling recruitment by an Australian rain forest tree. *Jour. Trop. Ecol.* 17: 177-189.
- TOLEDO, V.M. 1977. Pollination of some rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9: 292-267.
- TOMLINSON, P.B. 1974. Breeding mechanisms in trees native of tropical Florida- a morphological assesment. *J. Arnold Arb.* 55: 260-290.
- TRAVESET, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivore's guts on germination: A review. *Plant Ecol. Evolut. and System.* 1: 151-190.
- TUTIN, C.E.G., AND M. FERNANDEZ. 1993. relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. *Jour. Trop. Ecol.* 9: 241-248.
- URREGO, L.E. AND J.I. DEL VALLE. 2001. Relación fenología-clima de algunas especies de los humedales forestales (guandales) del Pacífico sur colombiano. *Interciencia* 26: 150-156.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlín 165 pp.
- VAN SCHAIK, C.P., J. TERBORGH AND S. J. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forest. Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 353-377.
- VASCONCELOS, H.L. 1990. Effects of litter collection by understory palms on the associated macroinvertebrate fauna in central Amazonia. *Pedobiologia* 34: 157-160.
- VASQUEZ- YAÑEZ, C., AND A. OROZCO- SEGOVIA. 1992. Effects of litter from a tropical rain forest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiol.* 11: 391-400.
- VASQUEZ- YAÑEZ, C., AND A. OROZCO- SEGOVIA. 1993. Patterns of longevity and germination in the tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-87.
- VIANA, V.M. 1992. Seed dispersal and gap regeneration. The case of three amazonian tree species. PhD. Thesis. Harvard University. Cambridge, Mass. 270 pp.
- VILLASANA, R.A. AND A.S. SUAREZ DE GIMENEZ. 1997. Estudio fenológico de dieciséis especies forestales presentes en la reserva forestal Imataca (Estado de Bolívar, Ven.). *Rev. For. Venez.* 41: 13-21.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*: 71: 1952-1958.
- WASER, N.M. AND M.V. PRICE. 1982. A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63: 1168-1172.
- WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal of a high quality fruit by specialized frugivores: high quality dispersal? *Biotropica* 32: 327-337.
- WHEELWRIGHT, N.T. AND G.H. ORIAN. 1982. Seed dispersal by animals: Contrast with open dispersal, problems of terminology and constraints of coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.
- WHITEHEAD, D.R. 1983. Wind pollination some ecological and evolutionary perspective. In Real, L.(Ed.) *Pollination biology*. pp 97-108. Academic Press, Orlando, USA.
- WHITMORE T.C. 1998. An introduction to tropical rain forest. Oxford University Press. New York. 282 pp.
- WHITMORE, T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore and M. Hadley (Eds.). *Rain forest regeneration and management*. pp. 67-89. UNESCO, MAB Series 6. Paris, France.
- WHITTAKER, R.J. AND S.H. JONES 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatu, Indonesia. *J. Biogeog.* 21: 245-258.
- WILLIAMSON, B AND C.V.M. VERA. 1999. Dispersal of amazonian trees: hydrochory in *Swartzia polyphylla*. *Biotropica* 31. 321-328.
- WILLIAMSON, G.B. AND F. COSTA. 2000. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Pentaclethra macroloba*. *Biotropica* 32: 548-552.
- WILLSON, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- WORRES, M. 1985. Structural and other adaptations to long term flooding by trees in central Amazonia. *Amazonia*: 459-484.
- WRIGHT, S. J. AND C.P. VAN SCHAIK. 1994. Light and the phenology of tropical trees *Am. Nat.* 143: 192-199.
- ZANGARO, W., V.L.R. BONONI AND S.B. TRUFEN. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Jour. Trop. Ecol.* 16: 603-622.
- ZHAN, S AND L.X. WANG 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* y *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica* 27: 397-401.



CONDON, M.A. AND L.E. GILBERT. 1988. Sex expression of *Guarania* and *Psiguria* (Cucurbitaceae), neotropical vines that change sex. *Am. Jour. Bot.* 75: 875-884.

OPLER, P.A., H.G. BAKER and G.W. Frankie. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-247.

