

Fenología de 14 especies arbóreas y zoócoras de un bosque yungueño en Bolivia

Phenology of 14 zoochoric tree species in a Yungas forest of Bolivia

Alejandra I. Roldán¹ & Daniel M. Larrea²

¹Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada (BIOTA).

Casilla 9641. La Paz. Bolivia / Correo electrónico: aleiroidan@hotmail.com

²Herbario Nacional de Bolivia. Instituto de Ecología. Casilla 10077. La Paz. Bolivia.

Dirección actual: Lab. de Ecología Terrestre, Fac. de Ciencias, Univ. de Chile. A.P. 653, Santiago, Chile

Resumen

Presentamos información fenológica registrada durante dos años (octubre de 1998 - octubre de 2000) de 14 especies arbóreas cuyos frutos son consumidos por frugívoros, como una primera parte de un estudio mayor de fenología que se está realizando en el bosque yungueño del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (Bolivia). Realizamos registros quincenales o mensuales del porcentaje de botones florales, flores, frutos en estado de pre-dispersión, frutos en estado de dispersión y hojas. La producción de estructuras reproductivas estuvo asociada a la estacionalidad determinada por las precipitaciones. Los botones florales de la mayoría de las especies estudiadas estuvieron presentes en el período seco, la floración ocurrió principalmente desde fines de la época seca y la primera mitad de la época húmeda. La fructificación ocurrió en la mayoría de las especies durante la época húmeda. A pesar de que hubo algún grado de asociación de la floración y fructificación con las precipitaciones, durante todos los meses del año se registraron estructuras reproductivas. Para definir más claramente los patrones fenológicos es necesario incrementar el número de especies estudiadas y la escala temporal de las observaciones.

Palabras clave: fenología, Yungas, Cotapata, floración, fructificación.

Abstract

We present two years (October 1998 – October 2000) of phenological data for 14 arboreal species whose fruits are consumed by frugivores, as the first phase of a larger phenological study underway in the Yungas Forest of the Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (Bolivia). We recorded percentage of flower buds, flowers, predispersal fruits, dispersing fruits and leaves at biweekly or monthly intervals. Reproductive structures' production was associated with seasonal patterns of precipitation. Inmature flowers were present mainly during the dry season, anthesis occurred mainly during late dry season and the first half of the wet season. Most of the species had fruits during the wet season. In spite of this loose association of flowering and fruiting with precipitation, reproductive structures were recorded all year round. To have a clearer picture of the phenological patterns, it is necessary to increase the number of species studied and also the period of data collection.

Keywords: phenology, Yungas, Cotapata, flowering, fruiting.

Introducción

Estudios descriptivos de la fenología de plantas son fundamentales para comprender la dinámica de los recursos de las poblaciones, comunidades o ecosistemas (Bullock & Solis-Magallanes 1990). La actividad de polinizadores, frugívoros, depredadores y dispersores de semillas, así como el período de reproducción de muchos animales depende directa o indirectamente de la producción de flores y frutos en una comunidad vegetal (Terborgh 1986, Jordano 1992, Smith-Ramírez & Armesto 1994). De manera similar, los cambios estacionales en abundancia de numerosos grupos tróficos son el reflejo de los patrones de abundancia de los recursos alimenticios (Boletta et al. 1995). De este modo, el estudio de la fenología de especies consumidas por vertebrados permite lograr un acercamiento al conocimiento de la dinámica estacional de este grupo (Wallace & Painter 2002).

Con respecto a la formación de flores, la bibliografía existente indica que la mayor parte de la floración en bosques estacionales ocurre al final de la estación seca (Reich & Borchert 1984, Mabberley 1992). También, en bosques tropicales de tierras bajas, el pico de floración de árboles y arbustos frecuentemente coincide con la estación seca (Howe & Westley 1997). En bosques tropicales de tierras bajas, se han registrado dos períodos de intensa floración, uno en la mitad o a finales de la estación seca y un segundo, siguiendo el inicio de las fuertes lluvias (Terborgh 1986, Justiniano & Fredericksen 2000). En relación a la fructificación, se ha observado que en los bosques tropicales la disponibilidad de frutos es altamente variable en espacio y tiempo, aún en ambientes uniformes como aquellos que están cercanos a la línea del Ecuador (Terborgh 1986). Estudios de fenología en ambientes con una estación seca (o menos húmeda) y una estación lluviosa, han indicado uno o dos picos de fructificación que ocurren durante la época más húmeda y un período relativamente más

corto de baja disponibilidad de frutos durante la estación seca, momento en el cual se ha detectado la presencia de especies vegetales claves que mantienen a la comunidad de frugívoros residentes (Leigh & Windsor 1985, Terborgh 1986, Boletta et al. 1995, Brown 1995, Justiniano & Fredericksen 2000, Wallace & Painter 2002). Se ha visto también que la fructificación de las especies con dispersión zoócora se encuentran concentradas en la época húmeda (Sobral & Machado 2001).

Los bosques de montaña de los Yungas del Parque Nacional Cotapata presentan una estacionalidad determinada por las precipitaciones, puesto que presentan meses con valores menores de 60 mm de precipitación (Wright & Schaik 1994). Entonces, se podría esperar que los patrones temporales de floración y/o fructificación estén asociados a esta estacionalidad, sin embargo no se dispone de información alguna para corroborarlo. El presente estudio es la primera parte de un estudio más grande de fenología del bosque yungueño en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. Aquí se presenta información fenológica de 14 especies arbóreas (casi el 20% de las especies arbóreas registradas en el área) y cuyos frutos son consumidos por aves y mamíferos de los Yungas de Bolivia.

Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (PNANMI Cotapata), Bolivia, localizado en el Departamento de la Paz dentro de las provincias Nor Yungas (Cantón Pacollo) y Murillo (Cantón Zongo) (68°02'W y 16°20'S al SO, 68°03'W y 16°05'S al NO, 67°43'W y 16°10'S al NE, 67°47'W y 16°18'S al SE) (Fig. 1). La superficie del PNANMI Cotapata es de 58.620 hectáreas y el intervalo altitudinal es 1.100-5.600 m, abarcando cuatro pisos altitudinales con vegetación: Pradera Altoandina, Páramo Yungueño, Bosque Nublado de Ceja y Bosque Húmedo de Yungas (Ribera 1995).

El trabajo de campo tuvo lugar en el cerro Hornuni, a lo largo de una senda utilizada por los pobladores de aproximadamente 5 km de longitud, y altitud entre 1.600 y 1.800 m. La vegetación circundante a la senda es un bosque secundario en distintas etapas de sucesión, resultado de la actividad agrícola de la zona, alternado con algunas áreas cultivadas con café y cítricos. La vegetación original corresponde al bosque húmedo de Yungas (1.200-2.400 m), el cual se distribuye sobre laderas de fuerte pendiente, en valles aluviales y quebradas profundas y representa el 15% del área del PNANMI Cotapata (Ribera 1995).

El bosque de Yungas constituye el ecosistema más intervenido y más amenazado por la actividad humana en el Parque (principalmente agricultura). Sin embargo, existen zonas todavía representativas del bosque primario poco o nada intervenido, lo cual se debe a que son zonas de difícil acceso (Ribera 1995, L. Pacheco, com. pers. 2000). El bosque húmedo de Yungas está representado por emergentes de 30 metros como *Ficus* spp. y *Aniba* spp. y las especies más importantes de los estratos arbóreos y arbustivos son *Juglans* spp., *Brunellia boliviana*, *Podocarpus* spp., *Clusia pseudomangle*, *Byrsonima indorum*, *Cinchona*

calisaya, *Myrica pubescens*, *Myroxylon balsamum*, *Protium bangii*, *Tetragastris altissima*, *Anadenanthera colubrina*, *Meliosma boliviensis*, *Pourouma* sp., *Cecropia* spp., *Inga velutina*, *Palicourea bryophila*, *Psychotria trichotoma*, *Cedrela odorata*, *Triplaris* sp., *Nectandra* spp., *Ocotea* spp. entre muchas otras. También son comunes los helechos arborescentes de los géneros *Nephelea* y *Cyathea* (Ribera 1995).

El clima de la región es tropical húmedo con temperaturas medias anuales entre 12 y 17 °C y precipitación anual inferior a 2.000 mm (Ribera 1995). Las precipitaciones son estacionales, con una época seca entre abril - septiembre con aproximadamente 400 mm de precipitación y una época húmeda entre octubre - marzo, con aproximadamente 1.600 mm de precipitación. Ambos valores son promedio de 26 años de registro en la Estación Sainani con altitud de 2.210 m (ENERGOPROJEKT-HIDROINZENJERIN 1998). Para los años en que se realizó el estudio (1998-2000), se dispone de datos de temperatura y precipitación de la Estación Meteorológica de la Universidad Católica de Carmen Pampa a 1.815 m s.n.m. de altitud (a 12 km de Coroico en dirección a Chovacollo); cedidos gentilmente por el Ing. Manuel Chino (Fig. 2).

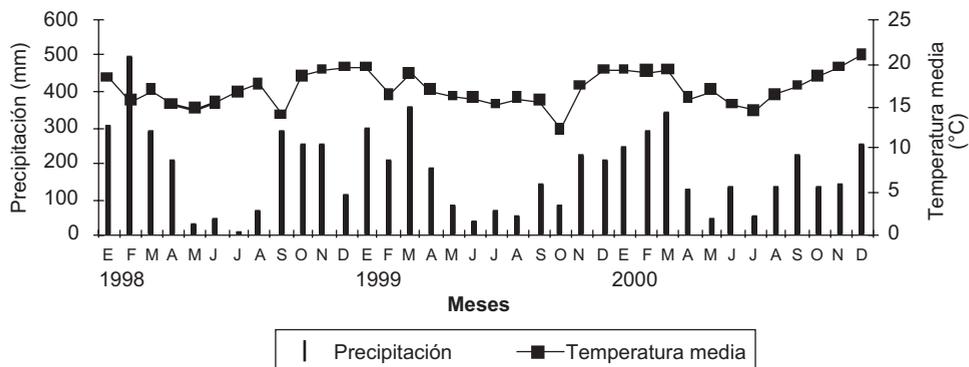


Fig. 2: Precipitación y temperatura media mensuales para el periodo 1998 – 2000. Datos registrados en la Estación Meteorológica de la Universidad Católica de Carmen Pampa a 1.815 m.

Metodología

Durante dos años, en el período comprendido entre octubre de 1998 a octubre de 2000, realizamos observaciones fenológicas en cinco individuos de cada una de 14 especies de arbóreas de dispersión zoocora, ubicadas a lo largo de la senda mencionada en área de estudio (Tabla 1). Las especies arbóreas fueron seleccionadas por considerarse que sus frutos

eran consumidos por aves y/o mamíferos (D. Pérez, com. pers. 1998) (Tabla 1).

Las observaciones fueron realizadas con binoculares y por un observador distinto en cada año. La frecuencia de observación fue de 15 días en el primer año y una vez al mes en el segundo año de observación. Para el registro fenológico, consideramos las siguientes fenofases: botones florales, flores abiertas, frutos en estado de pre-dispersión (inmaduros), frutos

Tabla 1: Clasificación taxonómica de las 14 especies arbóreas a las cuales se les realizó registro fenológico, especies de mamíferos y aves que consumen sus frutos y tipos de frutos (* información obtenida de Killeen et al. 1993)

Familia	Nombre Científico	Nombre Común	Tipo de fruto*	Mamíferos y Aves
Annonaceae	<i>Guatteria</i> sp.	Chía	Drupa apocárpica	<i>Cebus apella</i>
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i>	T'hampu-t'hampu	Cápsula septicida	Cracidae <i>Ateles chamek</i>
Guttiferae	<i>Clusia</i> sp.	Incienso	Cápsula septicida carnosa	<i>Cebus apella</i> , Cracidae
Guttiferae	<i>Vismia tomentosa</i>	Nochi	Baya	<i>Cebus apella</i> , <i>Ateles chamek</i>
Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.	Maurel crespo, Chirimaurel	Fruto con cúpula	<i>Ateles chamek</i> <i>Cebus apella</i> ?
Leguminosae	<i>Inga</i> sp.	Siquile	Vaina. Semillas envueltas en arilo jugoso y dulce	<i>Cebus apella</i>
Moraceae	<i>Pourouma minor</i>	Jarape-jarapito	Drupa con perianto persistente y carnoso	<i>Cebus apella</i> ?, <i>Ateles chamek</i> (hojas y brotes)
Moraceae	<i>Cecropia</i> cf. <i>angustifolia</i>	Keyaco	Sincárpico con pequeños aquenios reunidos en un fruto con un receptáculo carnoso	<i>Ateles chamek</i> , <i>Cebus apella</i> , <i>Nasua nasua</i>
Myrsinaceae	<i>Myrsine</i> cf. <i>oligophylla</i>	Karwa-karwa	Drupa	Cracidae, palomas, loros, aves pequeñas
Rubiaceae	<i>Ladenbergia</i> cf. <i>oblongifolia</i>	Paile- paile	Cápsula con semillas aladas	Loros
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	Tabaco-tabaco, Curucutu	Baya	Cracidae
Solanaceae	<i>Solanum lindenbergii</i>	Chaly-chaly	Baya	Cracidae
Solanaceae	<i>Solanum leucocarpon</i>	Sin nombre común	Baya	<i>Cebus apella</i> , Cracidae
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	Chinvía	Drupa	Cracidae

en estado de dispersión (maduros) y hojas. Para cada fenofase consideramos cinco categorías: 1 (0%), 2 (1-25%), 3 (26-50%), 4 (51-75%) y 5 (76-100%), las cuales representaron el porcentaje de, por ejemplo, flores con respecto al área total de la copa de cada individuo arbóreo (Smith-Ramírez & Armesto 1994).

Con el fin de incrementar el número de individuos considerados por especie, incluimos en este trabajo la información fenológica para ocho de las 14 especies bajo estudio (*Guatteria* sp., *Alchornea glandulosa*, *Vismia tomentosa*, *Nectandra* sp., *Pouroma minor*, *Ladenbergia* cf. *oblongifolia*, *Solanum* sp., *Trema micrantha*), obtenida a partir de registros mensuales en 10 parcelas permanentes de 10 x 100 m que establecimos entre los 1.600-1.900 m del Cerro Hornuni (PNANMI Cotapata). En las parcelas permanentes registramos los cambios fenológicos de todos los árboles mayores a 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) entre diciembre de 1999 a noviembre de 2001, utilizando la misma metodología mencionada para el presente estudio. Debido a que incluimos la información de las parcelas permanentes, durante el período de solape de ambos estudios (diciembre de 1999 a octubre de 2000), el número de individuos analizados para esas ocho especies es mayor a cinco (ver detalle en Resultados).

Para seis de las 14 especies, la información es presentada en gráficos, que muestran los valores mensuales promedio del total de árboles observados para las categorías de las distintas fenofases, durante los dos años de observación. En este caso, los dos registros por mes que se obtuvieron para el primer año de observación fueron promediados, debido a que no añadían más información.

Para las restantes ocho especies, se presentan sólo los períodos de tiempo en que ocurre cada fenofase, lo cual se debió a diferentes razones:

- 1) Dificultad en diferenciar entre las distintas fenofases en algunas fechas de registro (*Guatteria* sp., *Vismia tomentosa*).
- 2) Idem al punto anterior sumado a la inexistencia de estructuras reproductivas durante el primer año de observación (*Alchornea glandulosa*, *Nectandra* sp., *Cecropia* cf. *angustifolia*).
- 3) De los cinco individuos observados, uno se identificó hacia el final del estudio como perteneciente a otra especie (*Solanum leucocarpon*, *Myrsine* cf. *oligophylla*, *Solanum lindenbergii*).

Resultados

Información detallada de los cambios fenológicos

Las especies de las que se dispone información detallada de las categorías de las distintas fenofases son las siguientes :

Clusia spp.

Las identificaciones taxonómicas realizadas por la Lic. Emilia García (Herbario Nacional de Bolivia) indican que los siete individuos observados pertenecen a cuatro especies distintas (*Clusia* aff. *flaviflora*, *Clusia* aff. *lechleri*, *Clusia* cf. *trochiformis* y *Clusia* cf. *sphaerocarpa*), por lo que las curvas fenológicas observadas en la figura 3 deben considerarse para el grupo de estas cuatro especies.

En algunos casos, hubo solapamiento entre los períodos de las fenofases fértiles de especies distintas. Esto explica la gran amplitud de los períodos de las distintas fenofases.

Inga sp.

Tanto la floración como la fructificación ocurrió en forma sincrónica entre los individuos observados (Fig. 4). La abundancia de frutos en dispersión posiblemente se ve disminuida por el consumo de *C. apella* (F. Condori, com. pers. 1998). Si bien se registró que la abundancia de hojas siempre estuvo cerca al 100%, observaciones en otros árboles no marcados

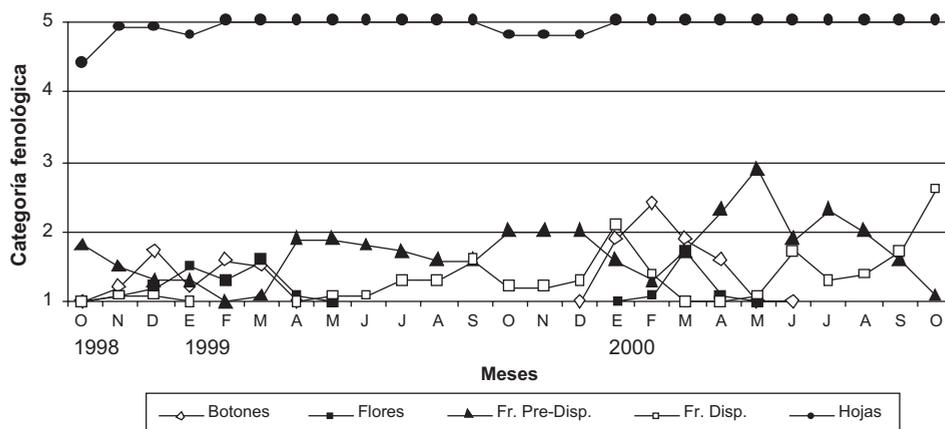


Fig. 3: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Clusia* spp. Datos tomados de cinco y siete individuos de la senda para el primer y segundo año, respectivamente.

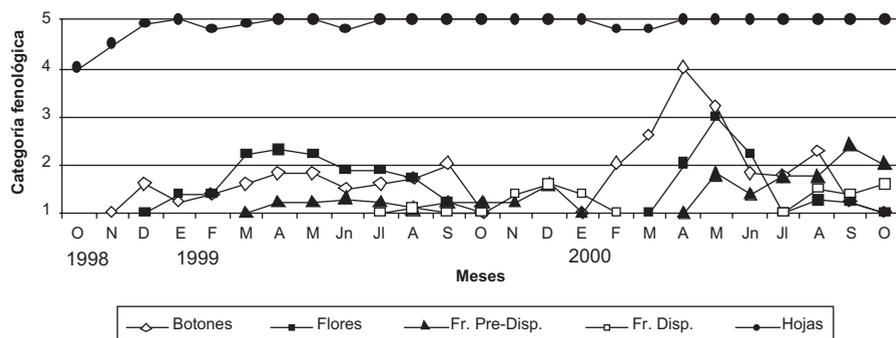


Fig. 4: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Inga* sp. Datos tomados de cinco árboles de la senda.

durante el año 2001 indicaron que en el momento de la producción de botones florales (febrero) algunos perdieron hojas en un 25%, mientras que otros mantuvieron el 100% de sus hojas.

Pourouma minor

Hubo dificultad en distinguir entre frutos en estado de pre-dispersión y en dispersión, por

lo que se consideraron sólo como frutos totales (Fig. 5). Los frutos fueron producidos en la época seca. Algunos de los individuos observados produjeron estructuras reproductivas los dos años, mientras que otros sólo en un año de los que duró el estudio. Tanto la floración como la fructificación ocurrió en forma sincrónica entre los individuos observados. El patrón que muestran las hojas no es muy claro, es posible que la menor

cantidad de hojas observadas en el primer año con respecto al segundo se deban a diferencias en la percepción del observador.

extendió también a la época húmeda. Tanto la floración como la fructificación ocurrió en forma sincrónica entre los individuos observados (Fig. 6).

Ladenbergia cf. oblongifolia

Solanum sp.

La oferta de frutos en dispersión difirió entre años, para el primer año estuvo restringida al periodo seco, mientras que en el segundo se

El período reproductivo de *Solanum sp.* abarca casi el año completo, entre abril y febrero (Fig. 7). El inicio de botones florales puede ocurrir

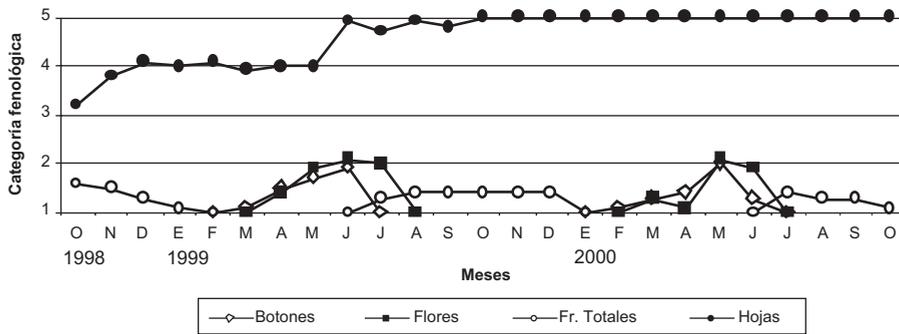


Fig. 5: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Pourouma minor*. Datos tomados de cinco árboles de la senda y dos árboles de las parcelas permanentes.

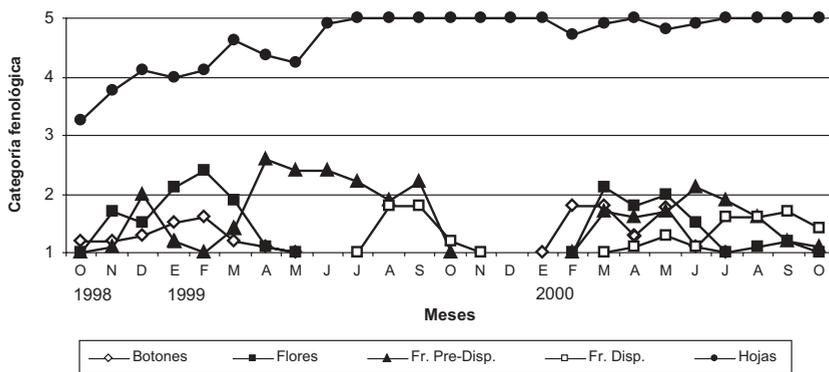


Fig. 6: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Ladenbergia cf. oblongifolia*. Datos tomados de cinco árboles de la senda y cinco árboles de las parcelas permanentes.

en abril o julio finalizando en agosto u octubre, según el año. Las flores se presentan en la época seca. Los frutos en dispersión se encuentran en la época con mayores precipitaciones, entre octubre y febrero. Tanto la floración como la fructificación ocurrió en forma sincrónica entre los individuos observados. Con respecto a la presencia de hojas, casi en todo el período de observación se registró pérdida de hojas, siendo más notoria antes del período de floración para el año 1999. En este momento los árboles perdieron entre el 25 y 75% de sus hojas.

Trema micrantha

La presencia de botones y flores ocurre principalmente en la época seca, mientras que los frutos en dispersión estuvieron presentes en la época húmeda, extendiéndose en algunos casos hasta febrero. Tanto la floración como la fructificación ocurrieron en forma sincrónica entre los individuos observados. Casi en todo el período de observación, se registró pérdidas de hojas, siendo más notoria antes la floración para 1999 (Fig. 8). En este momento los árboles perdieron entre 0–100% según el individuo arbóreo.

Periodo de cada fenofase para las restantes especies

En la Tabla 2 se puede observar el período para cada fenofase para las restantes ocho especies, y la presencia o no de sincronía de los periodos reproductivos entre los individuos observados de cada especie.

Agrupando a todas las especies

Un análisis de las 14 especies muestra alguna tendencia con respecto a la producción de estructuras reproductivas durante las estaciones seca y lluviosa.

Botones florales: Los botones florales se presentaron durante todos los meses del año (Fig. 9). Ocho de las especies estudiadas (*Alchornea glandulosa*, *Nectandra* sp., *Pourouma minor*, *Myrsine* cf. *oligophylla*, *Solanum* sp., *Solanum lindenii*, *Solanum leucocarpon* y *Trema micrantha*) presentaron botones florales sólo durante la época seca. Cuatro especies (*Guatteria* sp., *Inga* sp., *Cecropia* cf. *angustifolia* y *Ladenbergia* cf. *oblongifolia*) presentaron botones florales tanto durante la época húmeda como la seca.

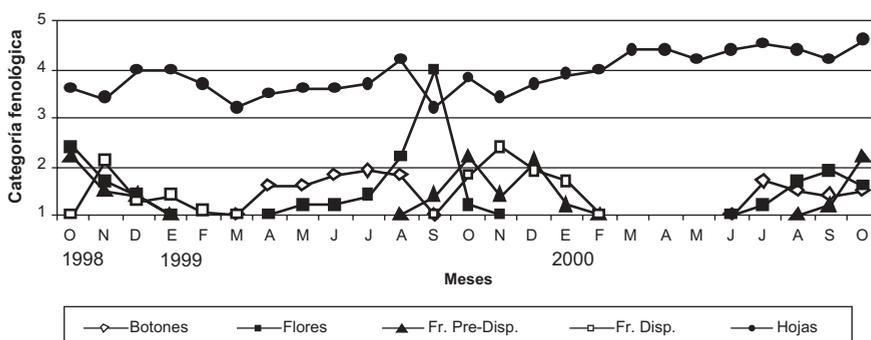


Fig. 7: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Solanum* sp. Datos tomados de cinco individuos de la senda y tres individuos de las parcelas permanentes.

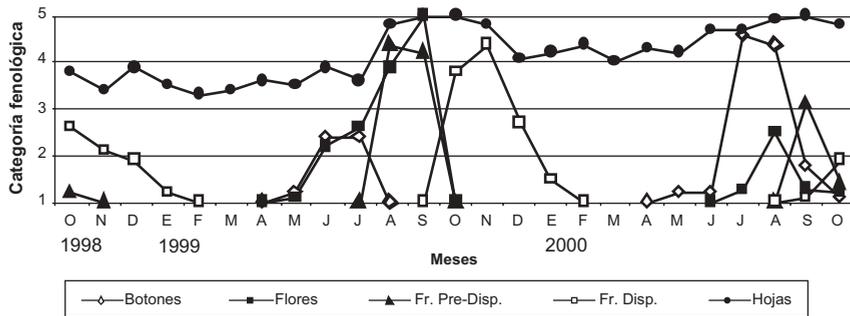


Fig. 8: Promedios mensuales de las categorías fenológicas para las fenofases Botones florales, Flores, Frutos en estado de Pre-Dispersión, Frutos en estado de Dispersión y Hojas de *Trema micrantha* Datos tomados de cinco árboles de la senda y cuatro de las parcelas permanentes.

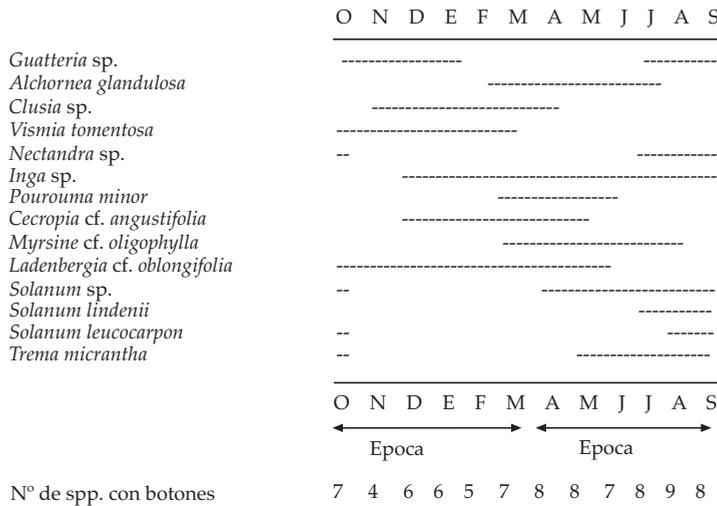


Fig. 9: Períodos con botones florales de las 14 especies estudiadas.

Una especie y un grupo de cuatro especies (*Vismia tomentosa* y *Clusia* spp.) produjeron botones florales en la época húmeda.

El número de especies con botones florales por mes varía de cuatro a nueve especies. Durante la época seca, el número de especies con botones florales es algo mayor (de siete a nueve especies) que durante la época húmeda (de cuatro a siete especies) (Fig. 9). Todo esto

indica una tendencia a presentarse más botones florales durante la época seca.

Flores abiertas: Las flores también fueron registradas en todos los meses del año (Fig. 10). Tres especies (*Pourouma minor*, *Myrsine* cf. *oligophylla* y *Trema micrantha*) presentan su floración restringida a la época seca. Cinco especies y un grupo de cuatro especies (*Alchornea glandulosa*, *Inga* sp., *Ladenbergia* cf.

Tabla 2: Tiempo de duración de cada fenofase de ocho especies. Los símbolos indican algunas observaciones: *Pérdida de hojas antes de la formación de botones florales, •Floración sincrónica, ♠La fructificación mostró algo de asincronía, ♥Fructificación sincrónica. ♣Floración asincrónica.

ESPECIE FLORALES	BOTONES	FLORES DISPERSIÓN	FRUTOS PRE-DISPERSIÓN	FRUTOS	HOJAS
<i>Guatteria</i> sp. (n = 10)	Julio-Enero	Octubre-Febrero•	Enero-Agosto	Agosto-Enero♥	Todo el año
<i>Alchornea glandulosa</i> (n = 15)	Abril-Septiembre	Agosto-Noviembre•	Octubre-Noviembre	Octubre-Marzo♠	Todo el año. Pérdida de febrero a mayo*
<i>Vismia tomentosa</i> (n = 12)	Octubre- Marzo	Noviembre- Marzo	Diciembre-Enero	Febrero-Agosto♥ a Febrero	Todo el año. Pérdida de Enero
<i>Nectandra</i> sp. (n = 19)	Julio-Octubre	Septiembre- Marzo•	Septiembre-Marzo	Septiembre a Marzo♥	Todo el año
<i>Solanum leucocarpum</i> (n = 4)	Agosto- Octubre	Septiembre- Noviembre•	Octubre-Marzo	Diciembre- Abril♥	Todo el año
<i>Cecropia</i> cf. <i>angustifolia</i> (n = 6)	Diciembre- Mayo	Enero, Marzo y Julio♣	Marzo-Octubre	Mayo- Noviembre	Todo el año
<i>Myrsine</i> cf. <i>oligophylla</i> (n = 4)	Marzo-Agosto	Mayo- Octubre•	Junio-Octubre	Junio- Noviembre	Todo el año Pérdida de diciembre a marzo *
<i>Solanum lindenii</i> (n = 4)	Junio- Septiembre	Julio- Diciembre•	Agosto-Febrero	Octubre-Junio♥	Todo el año

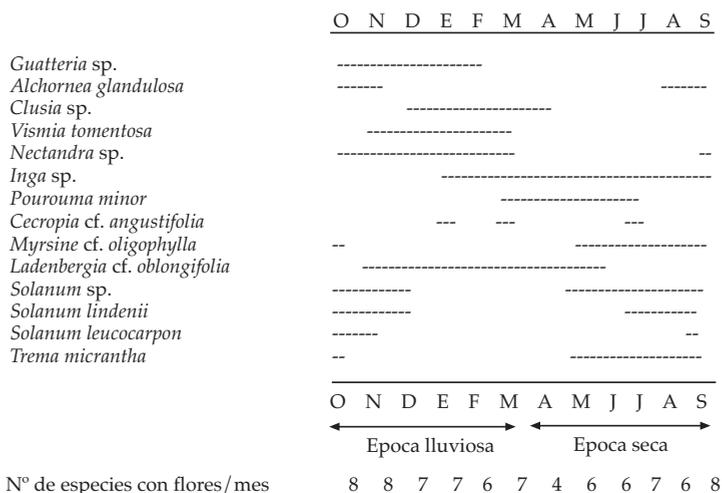


Fig. 10: Períodos con flores abiertas de las 14 especies estudiadas.

oblongifolia, *Solanum* sp., *Solanum lindenbergii* y *Clusia* spp.) presentan flores tanto durante la época húmeda como la seca. Cuatro especies (*Guatteria* sp., *Vismia tomentosa*, *Nectandra* sp. y *Solanum leucocarpon*) presentan flores en la época húmeda. La especie *Cecropia* cf. *angustifolia* floreció en forma discontinua en los meses de enero, marzo y julio, esto se debió a asincronía en la floración entre los individuos observados.

El número de especies en flor por mes fue de siete a ocho para todos los meses, salvo para abril y agosto donde el número de especies con flor fue de cuatro y seis respectivamente (Fig. 10). No se observa una relación clara entre las precipitaciones y la floración, sin embargo se puede ver que un número algo mayor de especies florecen en la transición de la época seca a la húmeda.

Frutos en estado de dispersión: Los frutos maduros también fueron registrados durante todo el año (Fig.11). Una sola especie (*Ladenbergia* cf. *oblongifolia*) presentó frutos maduros sólo en la época seca. Siete especies y un grupo de cuatro especies (*Guatteria* sp., *Vismia tomentosa*, *Inga* sp., *Cecropia* cf. *angustifolia*, *Myrsine* cf. *oligophylla*, *Solanum*

lindenbergii, *Solanum leucocarpon* y *Clusia* spp.) fructificaron tanto durante el periodo seco como húmedo. Por último, cinco especies (*Alchornea glandulosa*, *Nectandra* sp., *Pourouma minor*, *Solanum* sp. y *Trema micrantha*) presentaron frutos maduros en la época húmeda.

El mayor número de especies con frutos maduros fue registrado en las 2/3 partes iniciales de la época húmeda (10 a 12 especies), disminuyendo notoriamente entre los meses de febrero a julio (4 a 6 especies) (Fig. 11). Esto sugiere una tendencia a una mayor oferta de frutos maduros durante fines de la época seca y gran parte de la húmeda.

Hojas: Todas las especies presentaron hojas a lo largo del año. El valor promedio de hojas fluctuó entre las categorías 4 y 5 (mayor al 50%) a lo largo de todo el año, lo cual indica una alta cobertura de hojas en general. Algunas especies mostraron una clara pérdida de hojas (*Solanum leucocarpon*, *Solanum* sp., *Solanum lindenbergii*, *Trema micrantha*, *Guatteria* sp., *Alchornea glandulosa*, y *Myrsine* cf. *oligophylla*), pero nunca la pérdida fue mayor al 50%. Sólo en casos aislados, hubo individuos que perdieron sus hojas completamente por causas no identificadas.

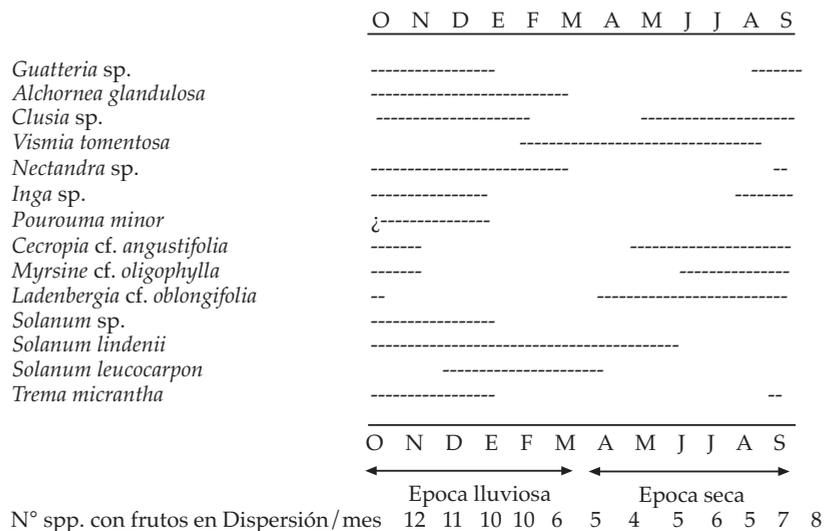


Fig. 11: Períodos con frutos en estado de dispersión de las 14 especies estudiadas.

Discusión

El estudio de la fenología de las 14 especies arbóreas mostró la presencia de botones florales, flores abiertas y frutos en estado de dispersión durante todos los meses del año, solapándose parcialmente los períodos de duración de cada fenofase entre las especies. Si bien resulta difícil ver claramente un patrón relacionado con la estacionalidad definida por las precipitaciones, es posible observar algunas tendencias.

En nuestro estudio la producción de botones florales fue mayor durante la época seca. Algunos autores indican que la floración es estimulada por el estrés hídrico (Reich & Borchert 1984, Mabberley 1992), lo cual explicaría que la formación de botones florales ocurra principalmente durante la época con menores precipitaciones.

La formación de botones florales en la época seca determinó que las flores abrieran principalmente durante la transición seca-húmeda. Esto coincide con lo encontrado en la mayoría de los bosques estacionales, donde la floración ocurre al final de la época seca (Reich & Borchert 1984, Mabberley 1992, Wright & van Schaik 1994), momento en que se ve favorecido el forrajeo de insectos en las flores (Howe & Westley 1997).

Los períodos de floración que observamos para las especies de este estudio, mostraron poco solapamiento, lo cual podría ser el resultado de la competencia interespecífica de las plantas por sus polinizadores (Heinrich 1976, Cole 1981, Gross & Werner 1983, Anker 1990). Es posible que este patrón cambie al aumentar el número de especies bajo estudio. Por otro lado, los individuos de las especies estudiadas, en general evidenciaron sincronía en la floración. Los períodos de floración sincrónicos, pueden ser ventajosos o desventajosos dependiendo de las interacciones denso-dependientes con los polinizadores. En algunas especies, floraciones sincrónicas pueden atraer mayor número de polinizadores y así lograr una mayor producción de frutos; en

otras especies una floración asincrónica puede ser más ventajosa, puesto que una masiva producción de flores agotaría a la comunidad de polinizadores (Howe & Westley 1997).

En el caso de la fructificación de las especies que estudiamos, esta se caracteriza por su larga duración, observándose un promedio de 6 meses [rango 4-9, n=13 especies (excluyendo a *Clusia* spp.)], que es mayor a la duración promedio de la disponibilidad de frutos para especies que crecen en bosques templados (1,5 meses) y en arbustales mediterráneos de tierras bajas (2,2 meses), pero coincide con aquellas que crecen en zonas tropicales incluyendo bosques de montaña (más de 4 meses) (Jordano 1992, Pavajeau 1993, MacCarty et al. 2002). La tendencia a presentarse un mayor número de especies con frutos durante la época húmeda coincide con lo reportado en otros trabajos que también indican que la fructificación de las especies con dispersión zoócora se concentran en la época más lluviosa (Sobral & Machado 2001). La única especie que presentó su fructificación limitada al periodo seco fue *Ladenbergia* cf. *oblongifolia*, lo cual puede deberse a que su fruto es una cápsula, cuya dispersión de sus semillas aladas seguramente se ve beneficiada durante el período de menor precipitación (Sobral & Machado 2001).

A pesar de que la mayoría de las especies estudiadas presentaron frutos durante la época húmeda, también hubo frutos apetecibles para frugívoros durante la época seca. Además debemos tener en cuenta que existen especies del género *Ficus* sp. que presentan frutos a lo largo de todo el año (A. Apaza, com. pers. 2001). Este patrón en la disponibilidad de frutos se asemeja al encontrado en bosques montañosos de latitudes bajas como ocurre en Colombia (Pavajeau 1993) y difiere del encontrado en otros bosques de montaña de latitudes mayores, como en las Yungas de Argentina (Boletta et al. 1995). En este último caso, se presenta mayor oferta de frutos carnosos en época húmeda, mientras que en época seca sólo una especie arbórea ofrece

frutos apetecibles para frugívoros. Esto puede tener relación con que las precipitaciones en esos bosques durante los meses secos son menores a las de nuestra área de estudio (Boletta et al. 1995).

El hecho que algunas especies como *Alchornea glandulosa*, *Cecropia* cf. *angustifolia* y *Nectandra* sp., presentaron frutos sólo en uno de los dos años de observación coincide con lo encontrado en especies de la familia Lauraceae en Costa Rica (Wheelwright 1986), donde se observaron que los individuos que produjeron muchos frutos un año produjeron pocos frutos en el siguiente. Esto sugiere la posibilidad de *trade-offs* en la asignación de recursos para reproducción entre años distintos.

El mantenimiento de al menos el 50% de la cobertura foliar en los individuos arbóreos estudiados refuerza la clasificación de esta zona como un bosque siempre verde. Además, coincide con los registros de fenología en las parcelas permanentes, donde sólo cinco especies de las 70 en estudio presentaron pérdida total de hojas (A. Roldán, datos no publicados).

El análisis de la fenología de las parcelas permanentes establecidas en el PNANMI Cotapata nos permitirá conocer con mayor precisión los patrones estacionales en el bosque yungueño. El presente trabajo con una muestra del 20% de las especies encontradas en las parcelas, nos da algunas ideas sobre el comportamiento fenológico de las especies zoócoras y nos advierte sobre la importancia de que este tipo de estudio presenten una mayor escala temporal.

Conclusión

El bosque yungueño del Parque Nacional Cotapata es un bosque estacional. Esta estacionalidad indicaría que el estrés hídrico es un factor importante que estimularía la formación de botones florales, conduciendo a que la floración de la mayoría de las especies estudiadas ocurra en los meses de transición

entre las épocas seca y húmeda. La mayor parte de la fructificación de las especies ocurrió en la época húmeda. A pesar de observarse patrones estacionales en la producción de las distintas estructuras reproductivas, durante todo el año se observaron flores y frutos, lo cual sugiere que la estacionalidad determinada por las precipitaciones no es muy marcada. Los patrones mencionados deben confirmarse con estudios que involucren mayor número de especies y más amplios periodos de tiempo de observación.

Agradecimientos

Manuel Chino nos facilitó los datos meteorológicos de la estación de Carmen Pampa. María Sol Aguilar colaboró con la toma de datos. Faustino Condori, Pedro Callisaya y Dionicio Pérez fueron nuestros guías y referencias locales. Emilia García del Herbario Nacional de Bolivia identificó las especies. El presente trabajo se realizó gracias al apoyo de Wildlife Conservation Society. D.M. Larrea es becario de la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-01-M1). Agradecemos los comentarios de Bonifacio Mostacedo y dos revisores anónimos que ayudaron a mejorar este trabajo.

Referencias

- Anker, R. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Tree* 5: 135-140.
- Boletta, P.E., R. Vides-Almonacid, R.E. Figueroa & M.T. Fernández. 1995. Cambios fenológicos de la selva basal de Yungas en la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) y su relación con la organización estacional de las comunidades de aves. pp. 103-114. En: A.D. Brown & H.R. Grau (eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

- Brown, A.D. 1995. Fenología y caída de hojarasca en las selvas montanas del Parque Nacional El Rey, Argentina. pp. 93-102. En: A.D. Brown & H.R. Grau (eds.). Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Bullock, S.H. & A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22: 22-35.
- Cole, B.J. 1981. Overlap, regularity, and flowering phenologies. *American Naturalist* 117: 993-997.
- ENERGOPROJEKT-HIDROINZENJERIN. 1998. Estudio de factibilidad generación hidráulica, Proyecto Coroico. Informe Final. Anexo 4: Estudio de evaluación de impacto ambiental. Electropaz. Grupo Iberdrola. 340 p.
- Gross, R.S. & P.A. Werner. 1983. Relationship among flowering phenology insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*, Compositae). *Ecological Monographs* 53: 95-117.
- Heinrich, B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890-899.
- Howe, H.F. & L.C. Westley. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. pp. 262-283. En: M.J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. pp. 105-156. En: M. Fenner (ed.). *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*.
- Justiniano, M.J. & T.S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Killeen, T.J., E. García E. & S.G. Beck, 1993. Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia. Missouri Botanical Garden. La Paz. Bolivia. 958 p.
- Leigh, E.G. & D.M. Windsor. 1985. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. pp. 11-122. En: E.G. Leigh, A. Stanley Rand & D.M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Mabberley, D.J. 1992. *Tropical Rain Forest Ecology*. Chapman & Hall. New York. 300 p.
- McCarty, J.P., D.J. Levey, C.H. Greenberg & S. Sargent. 2002. Spatial and temporal variation in fruit use by wildlife in a forested landscape. *Forest Ecology and Management* 164: 277-291.
- Pavajeau, L. 1993. Características morfológicas y oferta de frutos para el consumo de las aves del Bosque Andino de Carpanta. pp. 97-125. En: G.I. Andrade (ed.). *Carpanta. Selva Nublada y Páramo*. Editorial Presencia. Bogotá.
- Reich, P.B. & R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Ribera, M. O. 1995. Aspectos ecológicos del uso de la tierra y conservación en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. pp. 1-82. En: C. B. Morales (ed.). *Caminos de Cotapata*. Instituto de Ecología, FUNDECO, FONAMA – EIA., La Paz.
- Smith-Ramírez, C. & J.J. Armesto. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- Sobral Griz, L.M & I.C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. pp. 371-

384. En: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.).
Frugivores and Seed Dispersal. Dr. W.
Junk Publishers. Dordrecht.
- Wallace, R.B. & R.L.E. Painter. 2002.
Phenological patterns in a southern
amazonian tropical forest: implication
for sustainable management. *Forest
Ecology and Management* 160: 19-33.
- Wheelwright, N.T. 1986. A seven-year study of
individual variation in fruit production
in tropical bird-dispersed tree species in
the family Lauraceae. pp. 19-35. En:
Estrada, A. & T.H. Fleming (eds.).
Frugivores and Seed Dispersal. Dr. W.
Junk Publishers. Dordrecht.
- Wright, S.J. & C.P. van Schaik. 1994. Light and
the phenology of tropical trees.
American Naturalist 143: 192-199.

Artículo manejado por: Bonifacio Mostacedo
Recibido en: Febrero de 2002.
Aceptado en: Abril de 2003.