

**FENOLOGIA DE ESPECIES FORESTALES DE
LA MONTAÑA DEL OCASO, QUIMBAYA, Q.**

CARLOS ALBERTO AGUDELO HENAO, M. Sc.

GERMAN DARIO GOMEZ MARIN, Lic. Bio.

**UNIVERSIDAD DEL QUINDIO
FACULTAD DE EDUCACION
PROGRAMA DE BIOLOGIA**

HERBARIO UNIVERSIDAD DEL QUINDIO - HUQ

**FENOLOGIA DE ESPECIES FORESTALES DE
LA MONTAÑA DEL OCASO, QUIMBAYA, Q.**

**Proyecto de investigación financiado por la
Universidad del Quindío, a través del
Comité Central de Investigaciones
y la Dirección General
de Investigaciones .**

Armenia, julio de 2001

TABLA DE CONTENIDO

	Pág
1. RESUMEN	4
2. INTRODUCCION	5
3. OBJETIVOS	7
4. MARCO TEORICO	8
5. ESTADO DEL ARTE	11
6. MATERIALES Y METODOS	23
7. RESULTADOS	27
7.1 <i>Anacardium excelsum</i>	28
7.2 <i>Rollinia membranacea</i>	35
7.3 <i>Trophis caucana</i>	42
7.4 <i>Genipa americana</i>	47
7.5 <i>Cupania americana</i>	54
7.6 <i>Luehea seemannii</i>	60
7.7 Resultados adicionales del proyecto	68
8. DISCUSION	71
8.1 Caracterización morfológica	71
8.2 Etapas fenológicas	72
8.3 Calendarios fenológicos	88
8.4 Variables climáticas	91
9. CONCLUSIONES	98
10. RECOMENDACIONES	99
11. AGRADECIMIENTOS	100

12. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS 101

13. ANEXOS 105

RESUMEN

FENOLOGIA DE ESPECIES FORESTALES DE LA MONTAÑA DEL OCASO, QUIMBAYA, Q.

CARLOS ALBERTO AGUDELO HENAO y GERMAN DARIO GOMEZ MARIN, Herbario Universidad del Quindío - HUQ, Proyecto financiado por la Universidad del Quindío, Av. Bolívar Calle 12 N, Armenia, Q., e-mail: cagudelo@netxos.com.co

Se realizó un estudio fenológico sobre seis especies forestales que habitan en la reserva natural La Montaña del Ocaso entre junio de 1999 y junio de 2001, la reserva se encuentra entre 1000-1100 m de altitud en la confluencia de los ríos El Roble y De La Vieja en el municipio de Quimbaya. Para la investigación se aplicó el método de Fournier (1974), por lo cual se marcaron cinco individuos de cada especie en el campo y se hicieron observaciones permanentes (cada 15 días), lo cual permitió describir las características morfológicas que presenta cada especie en cada etapa de desarrollo, se determinó el tiempo de duración (meses) del desarrollo floral, carpelar, estado de reposo y estado de follaje de seis especies arbóreas y arbustivas del Ocaso y se construyeron calendarios fenológicos para cada una de las especies estudiadas. Los resultados permitieron identificar que las especies estudiadas presentaron generalmente tres etapas, a saber: Floración, fructificación y estado de reposo. Otras presentaron adicionalmente estados de defoliación y brotación foliar y el proceso de semillación en especies con fruto seco dehiscente como *Luehea seemannii* y *Cupania americana* es tan evidente que se catalogó como una fase fenológica nueva. De la fructificación se infiere que entre febrero y abril y entre agosto y septiembre se encuentran los periodos con mayor número de especies fructificando (4), las especies vegetales más sincrónicas fueron *Luehea seemannii* y *Rollinia membranacea*, mientras que las más asincrónicas fueron *Anacardium excelsum* y *Cupania americana*. Las fases de floración y fructificación son más complejas y demandan mayor tiempo de seguimiento pues los cambios son numerosos y rápidos. El clima presentó fuertes modificaciones que por momentos afectó la toma de observaciones y la realización de mediciones.

Las especies estudiadas fueron:

Familia	Nombre científico	Nombre común
1. Anacardiaceae	1. <i>Anacardium excelsum</i>	Caracolí.
2. Annonaceae	2. <i>Rollinia membranacea</i>	Anón
3. Moraceae	3. <i>Trophis caucana</i>	-
4. Rubiaceae	4. <i>Genipa americana</i>	Jagua
5. Sapindaceae	5. <i>Cupania americana</i>	Mestizo

6. Tiliaceae	6. <i>Luehea seemanii</i>	Guácimo negro
--------------	---------------------------	---------------

1. INTRODUCCION

En el departamento del Quindío mediante los estudios del Herbario Universidad del Quindío se ha logrado coleccionar el 80% de la vegetación e identificar el 40% de ella, sin embargo, no se han realizado estudios fenológicos que complementen la información existente. Esta situación fue lo que motivó la iniciación de este proyecto.

En el Quindío existe un marcado desconocimiento de las épocas en que se dan los procesos reproductivos de las especies vegetales forestales, lo que genera problemáticas tales como imposibilidad para planear estrategias de reemplazamiento, limitación para promover programas de multiplicación, desconocimiento de técnicas apropiadas de manejo de nuestras selvas, etc.

Identificar las épocas de reproducción de las especies vegetales del Ocaso permite establecer formas alternativas de manejo y aportar conocimiento con respecto a la ecología y a los procesos de desarrollo de las especies, así como vislumbrar los mecanismos de alimentación que la fauna silvestre del lugar sigue como consecuencia de los ciclos de las plantas.

Es fundamental emprender estudios integrales sobre las especies nativas de Colombia y específicamente de las del departamento del Quindío para aumentar el conocimiento sobre el desarrollo de las especies con el fin de facilitar su proliferación y el establecimiento de programas de manejo sostenible, conservación y protección de recursos naturales.

Un aspecto interesante y a menudo espectacular del dinamismo vegetal, podemos apreciarlo fácilmente en una temporada durante el año. Lo proporciona, la fenología de las plantas, al cumplirse en ella los fenómenos visibles de su vida y particularmente los que se acumulan a cierta periodicidad relacionada con el clima, del lugar en que ocurren. Estos fenómenos se

repiten con regularidad de la misma manera para cada especie y están sujetos a un ritmo particular, llamado ritmo fenológico, que determina el tiempo de germinar las semillas, la duración y suspensión del crecimiento del tallo y ramificaciones, el brotar de las hojas y su caída, la floración, el desarrollo y maduración de los frutos y semillas y la liberación de estas últimas.

Según las especies, todo el proceso vital de una planta, desde la germinación hasta la muerte, puede durar apenas unos días o semanas (plantas efímeras o fugaces), pocos meses y hasta un año (plantas anuales), o dos años (bienales); o parte del proceso (el brotar de hojas, la floración y la fructificación) puede repetirse en la misma planta año tras año durante largo tiempo, a veces siglos, sin que muera la parte puramente vegetativa de la planta: A las de esta última categoría se les llama perennes.

Este subproyecto hace parte del proyecto ESTUDIOS DE LA FLORA DEL QUINDIO, presentado por el Herbario HUQ, el cual constó además de otras tres áreas o subproyectos: Estudio taxonómico de la Flora del Quindío, Inventario de plantas artesanales del Quindío y Estudio comparativo de orquídeas en dos relictos del Quindío. El Macroproyecto fue presentado por los investigadores María Cristina Vélez N., Dra. Rec. Nat.; Carlos Alberto Agudelo H, M. Sc. y Diego Macias P., Esp. Edu. Amb.

El subproyecto de Orquídeas fue elaborado por los estudiantes de Biología Paula Andrea Viveros y Julio César Molina bajo la dirección de la Dra. Vélez; el de Plantas artesanales fue desarrollado por el Esp. Macias y la coinvestigadora Ana Lucía López, Esp. Edu. Amb.; el de Fenología por Agudelo con el coinvestigador Germán Darío Gómez M., Lic. Bio. y la participación parcial de Rigoberto Villa R., Lic. Bio. y el de Taxonomía por Vélez y Agudelo con el apoyo parcial de Carlos Alberto López R., Esp. Edu. Amb.; y Gloria Yaneth Ayala, Lic. Bio.; además de la dibujante María del Pilar Sepúlveda, Esp. Edu. Amb.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVOS GENERALES

Estudiar los procesos de reproducción de seis especies vegetales arbóreas y arbustivas de la selva "La Montaña del Ocaso" en Quimbaya , Quindío.

2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Describir las características morfológicas que presenta cada especie en cada etapa de desarrollo.
- Determinar el tiempo de duración (meses) del desarrollo floral, carpelar, estado de reposos y estado de follaje de seis especies arbóreas y arbustivas del Ocaso.

- Construir un calendario fenológico para cada una de las seis especies estudiadas.

3. MARCO TEORICO

3.1 Fenología:

El término Fenología proviene del griego "Phaino", (aparecer, hacerse ver). Etimológicamente según Del Villar (1978), es el estudio de los aspectos diversos que se sucede en la vegetación de una especie. La Fenología es pues la evolución de los distintos aspectos temporarios de una planta o de una vegetación.

Morrón (1978), la define como la ciencia que relaciona los factores climáticos con el ritmo periódico de las plantas o como Linneo lo expresó es "El almanaque de las plantas" .

Se entiende por Fenología al estudio de los fenómenos biológicos acomodados a cierto ritmo periódico, como la brotación la florescencia, la maduración de los frutos, etc. como es natural, estos fenómenos se relacionan con el clima de la localidad en que ocurren y viceversa, de la fenología se pueden sacar consecuencias relativas al clima y sobre todo al microclima, cuando ni uno ni otro se conocen debidamente (Font Quer, 1965).

La Fenología se relaciona por una parte con los procesos anuales, y por lo tanto con el medio, pues este proceso varía según el clima y dentro de cada clima puede ser modificada por la época y por la idiosincrasia de cada especie, en virtud de los caracteres adquiridos (Del Villar, 1978).

En el campo de la silvicultura, tales observaciones permiten prever entre otros, las pocas de reproducción de los árboles, su ciclo de crecimiento vegetativo, los periodos mejores para su propagación por estaca o por injerto y para polinizaciones en programas de mejoramiento genético, igualmente en otros campos permite una mejor comprensión de las cadenas alimenticias de la fauna silvestres e incluso son útiles para la planificación de actividades turísticas.

La Fenología toma gran importancia a nivel silvicultural, por la necesidad que impone conocer la dinámica de las comunidades vegetales y en especial los periodos o épocas de floración, fructificación, reproducción y en general el ciclo biológico de las especies vegetales. Los estudios de las variaciones que ocurren en las plantas son de suma importancia para la comprensión de la dinámica de las comunidades a la vez que proporciona información sobre la respuesta de estos organismos a las condiciones climáticas y edáficas de una zona en cuestión (Rodríguez, 1987).

Los fenómenos a observar en los procesos fenológicos son:

- **Floración.** Las flores son órganos formados por el conjunto de antófilos (hojas florales) más o menos vistosos, de las Angiospermas. Su evaluación implica el registro del estado en que se encuentran las flores día a día; esta etapa se divide en dos partes: botón floral y flor abierta.
- **Fructificación.** Comprende el desarrollo del ovario luego de la fecundación hasta la obtención de semillas maduras. Su registro se toma a partir del momento en que el fruto se hace visible. Se divide este fenómeno en dos fases: frutos verdes o inmaduros y frutos maduros.
- **Reposo.** Estado de la planta en la cual no se observan cambios aparentes en las plantas observadas.

- Caída del follaje. Este fenómeno se inicia cuando se presenta la defoliación o pérdida del follaje, su observación debe hacerse hasta la terminación completa del hecho, lo cual puede significar la pérdida total de las partes vegetativas o en algunos casos puede ser solo parcial.
- Brotación foliar. Consiste en el proceso de formación de hojas nuevas y se termina cuando las hojas en la totalidad del árbol hayan alcanzado su tamaño normal. La brotación ocurre cuando ha terminado completamente la caída del follaje o en ocasiones puede darse en forma paralela a esta.

Es necesario conocer los fenómenos de floración, fructificación, caída y brote del follaje con el fin de planificar actividades como recolección de semillas y material para la reproducción vegetativa, la época propicia para la asociación con cultivos agrícolas, etc.

Para este trabajo se siguieron los conceptos y métodos fenológicos expuestos por Fournier (1974 y 1978).

4. ESTADO DEL ARTE

Se referencia a continuación las investigaciones que en la selva del Ocaso se han efectuado y especialmente los estudios fenológicos adelantados en el Quindío, con respecto a Colombia y el mundo se presentan algunas de las publicaciones encontradas.

En la selva La Montaña del Ocaso:

No se han realizado en El Ocaso estudios fenológicos de ninguna índole, las investigaciones realizadas en dicha área han tratado sobre:

Corredor (1989), elaboró un estudio comparativo entre la avifauna de un bosque natural y un cafetal tradicional en el Quindío. Registrando un total de 97 especies de aves para el cafetal tradicional y 85 especies para el bosque natural.

Arias (1994), desarrolló un plan de aprovechamiento y reposición forestal persistente clase "C" para la especie guadua (*Guadua angustifolia*), en la hacienda El Ocaso.

Echeverry (1995), elaboró un manual de interpretación ambiental para el refugio de vida silvestre El Ocaso.

La Universidad del Quindío a través del Depto de Biología y el Herbario han desarrollado cinco investigaciones en El Ocaso, las cuales se resumen brevemente a continuación:

Londoño y Sabogal (1996), realizaron un Inventario de Macromamíferos terrestres y hallaron 10 especies.

Castaño y Agudelo (1996), realizaron un Inventario de Macromycetes, coleccionaron

187 individuos e identifico 48 especies.

Cardona y Ramírez (1996), estudiaron “ Los Aspectos etológicos y ecológicos del Mono Aullador *Alouatta seniculus* L.

Valencia y Rodríguez (1998), inventario los diplópodos y quilópodos en dos biotopos diferentes (bosque y guadua), colectaron 13 morfoespecies para la clase quilopoda.

Villa, Vila y Agudelo (1998) realizaron una recopilación fotográfica de los últimos veinticinco años aplicándose técnicas de fotointerpretación, foto análisis y foto lectura cartográfica de la selva “La Montaña del Ocaso”; siguiendo la metodología de Vila (1996) y Deagostini (1991).

Posteriormente identificaron las especies vegetales presentes en la selva, así mismo, se efectuó un estudio e inventario florístico de la selva para luego proponer técnicas silviculturales de manejo y aprovechamiento de selvas adecuadas para la zona, siguiendo las propuestas de Lampret 1996, Braun – Blanquet 1991, Rodríguez 1987 entre otros. Para el estudio florístico inventario el 1% del área total encontrándose 258 especies, distribuidas en 71 familias y 152 géneros, además 19 de ellas son nuevos registros para el departamento del Quindío, de igual manera caracterizó la selva según su estructura horizontal y vertical.

En el departamento del Quindío:

Sólo se conoce de una investigación fenológica realizada por Arias, Peña y Agudelo (1998), quienes efectuaron una evaluación integral a la especie *Billia columbiana* incluyendo aspectos como: la vegetación asociada al cariseco, registros climáticos de temperatura, altitud, humedad relativa e intensidad lumínica en temporadas seca y lluviosa; porcentaje de germinación, se describió la morfología externa e interna en sus diferentes estadios de desarrollo; se realizaron encuestas para la obtención de los usos tradicionales del cariseco y por último se determinó el calendario fenológico.

En el mismo estudio se identificaron 58 familias, 108 géneros y 161 especies de plantas que comparten su hábitat con el cariseco en las cuatro zonas de estudio (Bremen, Barbas, Toche y Génova); por otro lado se encontró un rendimiento del 100% en la propagación de la especie por medio de la semilla; una remoción de semillas y frutos en un lapso de 36 días del 91.66 y 87.5% respectivamente.

En el estudio fenológico se encontró que la duración del proceso de floración del cariseco es de 40 días, la formación, maduración y fecundación de una flor es de 20 días y la fructificación tarda 90 días. La morfología interna mostró la presencia de 10 tipos distintos de tejidos y cinco tipos de formas celulares, mientras que la morfología externa evidenció la presencia de seis órganos bien definidos y una variación morfológica considerable a nivel de la hoja. La especie crece óptimamente en suelos ácidos, franco arenosos, en sitios de clima frío, con baja intensidad lumínica y en altitudes que oscilan entre 1500 y 2600 m.

La profesora Suárez y varios estudiantes del programa de Biología de la Universidad del Quindío vienen haciendo un seguimiento a la fenología de *Billia columbiana* y a *Juglans neotropica*. El proyecto se encuentra en vía de desarrollo.

Agudelo (1999) realizó un seguimiento al crecimiento y desarrollo de *Billia columbiana* en tres sitios altitudinales distintos en el Quindío encontrando que no existen diferencias estadísticas significativa por efecto de la altitud en las variables longitud del tallo y diámetro en plántulas sembradas a 1480, 1900 y 2400 m.sn.m.

También menciona que las plántulas de *B. columbiana* presentan alta variación en la longitud y diámetro del tallo durante los primeros 30 meses de desarrollo. Así mismo dice que aunque no hay diferencia estadística significativa las plántulas que mayor crecimiento promedio presentaron fueron las sembradas a mayor altitud (2400 m) en la finca La Betulia, lo que sugiere que dicha altitud es probablemente la más adecuada para la plantación o repoblamiento del cariseco.

El ensayo de campo de Agudelo para determinar el efecto de la altitud sobre el crecimiento del cariseo produjo un 100% de supervivencia, ya que las 45 plántulas sembradas conservaron su vida después de 2.5 años de desarrollo.

En Colombia y el mundo:

Durante el desarrollo de este trabajo se localizaron informes y publicaciones sobre las siguientes investigaciones fenológicas:

McMillan (1967) analizó la variación fenológica dentro de 6 comunidades de hierbas transplantes de Texas y Nuevo México a Austin, trabajó con *Andropogon scoparius*, *A. gerardii*, *Panicum virgatum* y *Sorghastrum nutans*. Se encontró que el gradiente de comportamiento entre las poblaciones estuvo correlacionado con la duración en el periodo de crecimiento y la altitud de origen. La madurez más temprana fue alcanzada por poblaciones de periodos más cortos de crecimiento y altitudes mayores. A pesar de las variaciones de sitio y año el gradiente promedio del tiempo de floración fue similar. También observó que la uniformidad entre el tiempo de floración y la morfología entre poblaciones de *A. gerardii* y *P. virgatum* facilita la replicación vegetativa.

Jackson (1966) evaluó 60 estaciones microclimáticas de diferentes lugares altitudinales, buscó la correlación entre temperatura acumulada del aire, es decir entre variaciones microclimáticas y eventos fenológicos. Nueve especies de amplia distribución tuvieron un rango medio de floración de 7.2 días en todas las estaciones. El rango máximo para una especie es de 11 días. Según la ubicación de nueve especie en el lado norte o lado sur de una pendiente ocurren retardos en la floración de hasta 6 días, esta diferencia que corresponde a 150 pies de variación en la pendiente es igual a lo que se espera que ocurra en 110 millas de latitud, asumiendo exposiciones estándares. Los resultados del trabajo sugieren que hay correlación entre la temperatura del aire y la floración en un microclima dado.

Sharp y Sprague (1967) evaluaron la floración femenina y el desarrollo de las bellotas en tres especies de robles en Pennsylvania. Las flores pistiladas emergen a fines de abril y comienzos de mayo, 5 a 10 días después aparecen las flores estaminadas, después de la polinización y fertilización se da el desarrollo de las bellotas, las cuales alcanzan su máxima maduración al finales de agosto. El viento, la precipitación, la humedad relativa y la presión del vapor no influyen significativamente en el rendimiento de bellotas.

Beatley (1974) observó los eventos fenológicos y sus relaciones ambientales en el desierto de Mojave, Nevada. Los eventos lluviosos que se suceden entre septiembre y diciembre determinan el crecimiento vegetativo y los procesos reproductivos en los arbustos en la siguiente primavera. La mayoría de las plantas en todos los años la estación de crecimiento está sincronizada dentro del periodo de otoño-invierno-primavera.

Styles (1975) estudió la relación entre nueve especies de colibrí hermitaños y no hermitaños en la polinización de *Heliconia*. Las *Heliconias* polinizadas por los hermitaños mostraron picos de floración secuenciados y no sobrelapados. El grado de especialización de las aves depende del nivel de autocompatibilidad de las diferentes especies de *Heliconia*. Encontró que mecanismos de aislamiento simpátrico entre especies de *Heliconia* incluye patrones espaciales y temporales que favorezcan la separación de los polinizadores.

Borchert (1980) analizó la caída de hojas, floración y emergencia de yemas de *Erythrina poeppigiana* en Costa Rica. Encontró alta asincronía entre árboles de la misma población, sugiriendo fuertes controles endógenos en el desarrollo de los árboles. Durante el primer año los árboles pasaron por dos ciclos de emergencia de hojas y yemas. Cuando se incrementa la sequedad los estados de desarrollo consecutivos tienden a ser más separados en el tiempo y más sincronizados.

Falcao y Lleras (1980) evaluaron aspectos de fenología, ecología y productividad de *Poraqueiba sericea* encontrando que la especie florece en épocas de menor precipitación

pluviométrica en junio a octubre. Se identificaron 21 especies de insectos visitando la especie, 10 de los cuales pertenecen a la familia Apidae, el número de flores varió entre 13000 y 82000 por árbol, con una tasa de formación de frutos relativamente baja (4-9%), posiblemente debido a la poca efectividad de los polinizadores.

Rabinowitz et al. (1981) estudiaron las propiedades fenológicas de plantas de pradera polinizadas por el viento e insectos, 82 especies fueron observadas en un transecto de 2x400 m con 2 mediciones por semana. Las curvas fenológicas son más estrechas para especies polinizadas por el viento que para especies polinizadas por insectos. Se encontró además que aunque especies con diferentes modos de polinización muestran diferentes formas de las curvas fenológicas las especies agregadas dentro de la comunidad no tienen patrones ensamblados de dispersión temporal o solapamiento y no puede ser distinguido de una colección aleatoria.

Putz y Windsor (1987) analizaron la producción de hojas, flores y frutos en 68 lianas, representadas en 43 especies en Barro Colorado, Panamá, durante 12 meses. Se contrastó la información fenológica de las lianas con 16 especies de árboles pioneros y 10 especies de sombrío. La mayoría de las lianas estuvieron siempre verdes y produciendo nuevas hojas en periodos más prolongados que la de los árboles. La mitad de las lianas florecieron en verano y la mitad en invierno. La mayoría de lianas que poseen propágulos que se dispersan ampliamente fructificaron en verano y las que tenían frutos carnosos lo hicieron en invierno.

Linhart et al. (1987), estudiaron los patrones de distribución y floración de plantas polinizadas por aves en tres fragmentos de bosque en Costa Rica, encontraron que no hay diferencias fundamentales en la composición de las especies de plantas polinizadas por aves, que la mayoría de especies estudiadas eran autocompatibles, la mayoría de plantas con corolas largas polinizadas por aves o por insectos se encuentran en claros formados por la caída de árboles. No se encontró tendencias consistentes en la variación fenológica entre los distintos tipos de fragmentos. La producción de néctar y de flores tiende a ser mayor en zonas de claros.

Smith (1987) analizó la predación de semillas y su relación con la dominancia de árboles y la distribución de manglares. Experimentos controlados para evaluar la predación de propágulos en 5 especies de mangle. En promedio el 75.7% de las semillas usadas en los experimentos fueron consumidas, también se encontró diferencias significativas entre la predación y las especies vegetales, ya que *Avicennia marina* es más predada que las demás especies, se considera que la composición química de los propágulos es la responsable de tal predación en el 97% de los casos, mientras que el tamaño de los propágulos no se consideró importante.

Bullock y Solís (1990) estudiaron la fenología de 108 especies durante 42 meses en bosques tropicales decíduos en tierras bajas de México. El crecimiento de las hojas está altamente concentrada en junio y julio. La mayoría de especies presentaron defoliación durante varios en cada año. La pérdida gradual de hojas en las especies sugiere diferencias inter e intraespecíficas en el crecimiento en cada estación, los picos de floración fueron entre junio y julio, extendiéndose hasta dos meses después, las especies más relacionadas florecen concurrentemente.

Carbonó, Saenz y Torrijos (1997), realizaron un estudio de la fenología vegetativa y reproductiva de *Dictyocaryum lamarckianum* en la Sierra Nevada de Santa Marta encontraron cinco estadíos en la fase vegetativa, el primero corresponde a la emergencia de la radícula y el inicio de la expansión de la primera hoja, el segundo desde la apertura de la primera hoja funcional hasta cuando se inicia la formación de 3 o más pinnas, el tercero definido por la aparición de hojas compuestas por 3 o más pinas, por lo general no divididas en segmentos, el cuarto caracterizado por el aumento del número de foliolos y longitud de las hojas, con foliolos completamente segmentados y el quinto definido por la aparición de la primera yema florífera.

En la fase reproductiva se encontraron 60 eventos que van desde la aparición de la yema floral hasta la apertura de la inflorescencia, tal proceso dura de 6 a 20 meses. Después de al

apertura de la inflorescencia y hasta la caída de frutos maduros se tomó un tiempo de 11 a 16 meses, el ritmo más alto de apertura de inflorescencias se dio entre diciembre de 1995 y marzo de 1996 y también entre mayo y junio de 1996.

Prance y Mori (1979) publicaron aspectos de la fenología de Lecythidaceae encontrando que algunas especies pierden sus hojas antes de la floración y las flores se desarrollan antes de que las hojas estén completamente formadas, en otros casos la caída de hojas coincide con la floración, lo cual determina una segunda estrategia fenológica, incluso se ha identificado una tercera estrategia en la cual la caída de hojas es independiente de la floración y hay un periodo más o menos continuo de producción de follaje. Han encontrado que la producción de hojas en *Gustavia superba* es bimodal con un pico de actividad al comienzo de la estación seca y otro al comienzo de la estación húmeda.

También reportan que los frutos de la mayoría de especies son dispersados por animales cuando alcanzan la madurez en la estación húmeda y que la evolución de diferentes estrategias fenológicas y periodos de floración y fructificación son probablemente importantes factores de aislamiento interespecífico.

Los estudios de Mori y Kallunki (1976), Prance (1976) y Mori et al. (1978) han demostrado que hay varias especies de la familia Lecythidaceae que son alógamas, las abejas son las principales polinizadoras de esta familia, las especies con flores principalmente cigomórficas tienden a tener menor número de estambres, especies con flores actinomórficas o cigomórficas utilizan polen como un atrayente mientras que otras usan néctar, se ha encontrado un aumento en la condición cigomórfica y la reducción de estambres con la producción de néctar.

Prance (1976) reportó 5 especies de avispas visitantes de flores de *Couroupita subsessilis*, Lecythidaceae a saber: *Polybia flavitincta*, *P. rejecta*, *P. sericea*, *Synoeca virginea* y *Chartergus* sp y por abejas *Apis mellifera* de la variedad africana, sin embargo dice que

como las avispas generalmente no colectan polen y que debido a la *C. subsessilis* no produce néctar no es claro cual es el papel de las avispas en la polinización.

Jackson y Salas (1965), estudió la polinización de *Lecythis elliptica*, colectaron 43 especies de insectos de 10 ordenes en sus flores, y encontraron que el polinizador primario fue la hembra de la abeja carpintero (*Xylocopa brasilianorum*), sus estudios también demostraron que esta planta es alógama.

Alvim (1964), sugirió que la competencia entre la expansión de las nuevas hojas y las hojas viejas por fotosíntesis y/o hormonas puede causar la caída de las hojas.

FAO (1987), dice que el *Anacardium occidentale* o marañón florece en la región amazónica hacia finales de la estación de lluvias, en mayo o junio, con flores únicamente masculinas al principio, pues las flores bisexuales aparecen unas semanas después.

Calzavara (1973), sobre el *Anacardium occidentale* plantea que la fructificación varía entre unos lugares y otros de acuerdo con la estación seca, y así tiene lugar entre septiembre y diciembre en la región costera del Brasil y entre julio y octubre tierra adentro

FAO (1973), reporta que la Rubiaceae de nombre *Albertia edulis* o purui que crece en la zona amazónica florece entre julio y noviembre, con una segunda estación de febrero a abril en algunas zonas, fructifica de agosto a diciembre, con una posible segunda fructificación de marzo a abril. Una planta de 5 años de edad puede producir de 60-80 frutos.

Sobre la *Annona montana* o guanábana, planta de la familia Annonaceae, la FAO (1973), plantea que florece de abril a septiembre, es polinizada principalmente por escarabajos, fructifica de julio a septiembre, un árbol de 5 años puede producir unos 35 frutos de 1 kg. de peso y un árbol de 20 años puede generar más de 100 frutos. Esta planta es atacada en el tronco por un barrenador del género *Cratasomus*, pero su acción afecta poco al vigor de la

planta, el fruto también sufre ataque de barrenadores pertenecientes a los Dípteros, Lepidópteros y Coleópteros.

Otra especie de guanábana, la *Annona muricata* florece de Agosto a enero, fructifica de junio a noviembre, pero en condiciones especiales puede florecer y fructificar en cualquier época del año. En la región caribe esta especie sufre un ataque intenso de *Colletotrichum* spp, mientras que en la región brasileña de Manaus es atacada por *Pellicularia* spp. El fruto es atacado por los mismos barrenadores de *A. montana* (FAO, 1973).

Algunas especies presentan un proceso de fructificación muy lento, tal como ocurre con la *Bartholletia excelsa* o castaño de Brasil de la familia Lecythidaceae en la cual la fructificación aparecen entre noviembre y agosto, unos 14 meses después de que ha ocurrido la floración (FAO, 1973), esta planta mide de 40 a 60 m de altura.

La *Borojoa sorbilis* de la familia Rubiaceae es un árbol de 4-5 m de altura, se ha detectado que florece entre septiembre y diciembre en el Amazonas y fructifica entre enero y junio.

La *Genipa americana* o Jagua de la familia Rubiaceae ha sido vista con flores entre mayo y septiembre en casi toda la Amazonía, fructifica entre septiembre y abril. El fruto es comestible, se prepara en compotas, mermeladas, jaleas, frutas escarchadas, sirope o para preparar cócteles y licores (FAO, 1973). Los amerindios precolombinos usaban el fruto para preparar una pintura corporal de color azul basada en taninos y dotada de supuestas propiedades mágicas. La madera es de buena calidad, posee fibra fina y es fácil de trabajar, se utiliza en ebanistería, construcciones civiles y navales. Del fruto se afirma que inmaduro es un buen remedio para pequeñas heridas y úlceras. Árboles de 15-20 años se han observado con 400-600 frutos. Las semillas conservan su viabilidad hasta unos 90 días, la germinación se inicia a los 25-30 días, al principio el crecimiento es lento y requiere de un año para alcanzar el tamaño de trasplante, unos 20-40 cm, el crecimiento se acelera con el tiempo y puede alcanzar un crecimiento de 1 m por año.

La *Inga edulis* o guamo de la familia Leguminosae que también crece en El Ocaso, se sabe que florece y fructifica 2-3 veces al año, en épocas diferentes, las vainas maduras toman unos 3 meses en desarrollarse, se han encontrado frutos entre septiembre y junio en la Amazonía (FAO, 1973).

En *Pouteria macrocarpa* de la familia Sapotaceae se ha notado que florece entre marzo y agosto, fructifica de septiembre a diciembre, sin embargo algunos individuos se adelantan a estos periodos en 1-2 meses y otros comienzan o finalizan los periodos de floración más tarde (FAO, 1973).

En *Pouteria pariry* de la familia Sapotaceae se notó que la fructificación ocurre 5 meses después de la floración, las hojas se tornan de color púrpura y caen en agosto y septiembre salen las nuevas, la floración no es constante, en un año fue observada en noviembre y diciembre y al año siguiente entre marzo y abril (FAO, 1973).

Rollinia mucosa de la familia Annonaceae florece principalmente entre agosto y septiembre, incluso hasta diciembre en la Amazonía central, cuando finaliza la estación seca, fructifica de enero a junio. Tanto la floración como la fructificación puede producirse en cualquier momento del año (FAO, 1973). También es atacada por el barrenador de *Annona muricata*, aunque sin aparente disminución del vigor de las plantas.

Talisia esculenta de la familia Sapindaceae florece entre agosto y septiembre o hasta octubre, en ocasiones hasta diciembre, fructifica entre diciembre y febrero (FAO, 1973).

En *Cordia alliodora* se ha encontrado mucha variación en la época de fructificación, es así como en Cundinamarca fructifica entre julio y agosto, en el Valle en febrero a marzo y junio a agosto, en Meta de marzo a abril, en la Costa Atlántica de febrero a abril y en Antioquia de junio a agosto y de febrero a marzo. Esta especie es heterostilia con incompatibilidad asociada, cuando se polinizan flores con el mismo tipo de estilo producen frutos pequeños y

la mayoría son aspermos (vanos), la mayoría de polinizadores son insectos (Triviño et al. 1990).

Guevara (1988), recopiló las investigaciones nacionales hechas con cedro (*Cedrela odorata*) y en forma especial de las emprendidas por CONIF (Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal) en diferentes regiones colombianas; en los cuales se presentan aspectos taxonómicos, botánicos, ecológicos (asociación natural, clima, suelos y fisiografía) y de distribución geográfica del género *Cedrela*. Los resultados obtenidos de un gran número de ensayos de campo muestran el nivel de conocimiento sobre la silvicultura del cedro especialmente en cuanto a fenología, regeneración natural, reproducción micorrización, manejo y métodos de plantación, crecimiento y rendimiento de las propiedades físico-mecánicas de la madera. Con el fin de señalar la diversidad y el nivel de investigaciones con el cedro de Colombia.

Triviño et al. (1994) estudiaron el chachafruto (*Erythrina edulis*) como recurso genético de los suramericanos, su semilla, hojas apreciables como plantación intercalada con cultivos agrícolas en rotación. Como resultado obtuvieron que la mayor producción de semillas y frutos se presenta de Abril a Junio y de Septiembre a Octubre, la producción de proteína por unidad de área, procede de los frutos y del follaje, compite ventajosamente con otros cultivos agrícolas como por sus efectos mejoradores del suelo y los requerimientos mínimos de nutrientes.

Triviño (1990), investigó acerca del mejoramiento de semillas y fuentes semilleras en Colombia, para informar a los recolectores de semilla y mejoradores genéticos sobre sitios en el país donde se encuentran especies de valor económico y/o ecológico aportando datos preliminares sobre su fructificación y problemas fitosanitarios.

Triviño et al. (1990b), editaron las memorias del seminario-taller sobre investigaciones en semillas forestales tropicales en Bogotá, Octubre 26 al 28 de 1988, en este seminario se reconoció a la *Genipa americana* y al género *Cedrela* como las plantas forestales más

estudiadas a nivel de tecnología de semillas, y a la *Billia* sp y la *Cedrela* sp en vías de extinción.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1 Area de Estudio

El trabajo se realizó en la selva de La Montaña del Ocaso (Figura 1), la cual está localizada en la vereda el Laurel, al sur del municipio de Quimbaya en la esquina nor-occidental del municipio de Montenegro, en la confluencia del río Roble con el río La Vieja. La mancha selvática tiene un rango altitudinal que va desde los 900 hasta los 1100 metros, con una extensión aproximada de 85 hectáreas (Villa, Vila y Agudelo, 1998).

La vegetación nativa es una transición entre el bosque húmedo Pre-montano (bh-Pm) y bosque seco tropical (bs-T), con algunos elementos de bosque muy húmedo Pre-montano (bm-PM) según la clasificación de zonas de vida o formaciones vegetales realizadas por Holdridge (1977).

5.2 METODOS

Se siguió el método propuesto por Founier (1974 y 1978), por lo tanto se realizó una salida quincenal de dos días de duración, durante 16 meses, en las primeras salidas se seleccionaron las seis especies a evaluar fenológicamente, para lo cual se tubo en cuenta el trabajo de Villa, Vila y Agudelo (1998) y el estado poblacional de las especies.

Luego de seleccionadas las especies se procedió a marcar todos los individuos disponibles en la zona de estudio y se mapificaron para facilitar su localización. Por lo anterior, los criterios que se utilizaron para seleccionar las especies fueron:

- a. Que estuviera presente en El Ocaso.
- b. Que estuviera catalogada en vía de extinción.
- c. Que fuera catalogada como especie rara en la región
- d. Que fuera catalogada como especie dominante en El Ocaso

Figura 1. Mapa de la Hacienda El Ocaso que incluye la zona de reserva natural.

De cada especie se marcaron cinco (o más) individuos con papel foilt, el papel se amarró a cada árbol con una cuerda de alambre y se consignó en él la siguiente información:

- a. Nombre común.
- b. Nombre científico.
- c. Número de individuo.
- d. Nombre de la Institución.

A cada especie y a cada individuo se le determinó la presencia o ausencia de las siguientes etapas fenológicas:

Fase reproductiva:

1. Floración
2. Fructificación
3. Liberación de semillas (semillación)

La fase de liberación de semillas normalmente no se diferencia en los estudios fenológicos, sin embargo y como una consecuencia de los largos procesos de semillación observados en *Luehea seemannii* y en *Cupania americana* se consideró adecuado tener en cuenta esta fase de manera independiente a la formación específica de los frutos.

Fase vegetativa:

4. Caída de follaje
5. Brotación de hojas y
6. Estado de reposo

La Floración se dividió en dos estados de desarrollo: Flor joven y flor abierta. El estado de flor joven comprende desde que se inicia la formación del botón floral hasta la antesis y el estado

de flor abierta comprende desde que abre la flor hasta que se torna senescente y se marchita totalmente.

La Fructificación se dividió en dos estados de desarrollo: Fruto joven y fruto maduro. El estado de fruto joven comprende desde que se forma el esbozo de fruto hasta que este alcanza el tamaño final de adulto y el estado de fruto maduro comprende desde que el fruto alcanza su máximo tamaño hasta que toma su madurez fisiológica. Se describieron las características morfológicas que presentaban en cada estado las distintas partes de la planta, así: Tallo, hojas, flor e inflorescencia, fruto y semilla.

Con las características morfológicas observadas se construyeron descripciones detalladas para cada especie. Las medidas de las estructuras morfológicas se hicieron con un calibrador o pie de rey y para las observaciones de estructuras pequeñas se usó una lupa manual de 20X o un estereoscopio Carl Zeiss Jena.

Para la estimación cuantitativa de la floración, fructificación, caída y brotación de hojas en los árboles bajo estudio se manejó el método cuantitativo de Fournier (1974). Dicho método se basó en la siguiente escala:

- 0 = Ausencia de la característica.
- 1 = Presencia de la característica entre 1-25%
- 2 = Presencia de la característica entre 26-50%
- 3 = Presencia de la característica entre 51-75%
- 4 = Presencia de la característica entre 76-100%

De cada especie se colectaron muestras que se llevaron al Herbario Universidad del Quindío - HUQ, se procesaron hasta obtener ejemplares estandarizados de herbario siguiendo la metodología de Lot y Chiang (1986). Con estos ejemplares se profundizó el estudio morfológico, lo cual permitió corroborar su taxonomía, utilizando claves especializadas para cada familia como las de Smith (1986), Gentry (1993) entre otros y por comparación a través de visitas realizadas al Herbario Nacional Colombiano COL en Bogotá.

El tiempo que tomó el desarrollo de cada fase fue medido en días, semanas y meses, con base en la información obtenida se construyeron los calendarios fenológicos para cada especie. Finalmente se realizó un registro fotográfico a cada especie en los distintos estados. Las observaciones y datos de campo se tomaron entre Junio de 1998 y Diciembre de 2000.

6. RESULTADOS

6.1 Estudio fenológico

Las especies seleccionadas para evaluar fenológicamente fueron:

Familia	Nombre científico	Nombre común
1. Anacardiaceae	<i>Anacardium excelsum</i>	Caracolí.
2. Annonaceae	<i>Rollinia membranacea</i>	Anón
3. Moraceae	<i>Trophis caucana</i>	No conocido
4. Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	Jagua
5. Sapindaceae	<i>Cupania americana</i>	Mestizo
6. Tiliaceae	<i>Luehea seemannii</i>	Guácimo negro

El Caracolí y el guácimo negro se seleccionaron porque están consideradas como especies amenazadas, su madera es muy utilizada, tienen poblaciones muy reducidas en el Quindío y sus frutos sirven de alimento al mono aullador. El Anón, la Jagua y el Mestizo porque son especies muy usadas en la zona por su madera y sus frutos (tanto por el hombre como la fauna), las 3 poseen poblaciones de abundancia media y la *Trophis* se incluyó porque es un arbusto muy abundante en El Ocaso.

A continuación se describen las seis especies involucradas en la investigación, se presentan en orden alfabético de la familia y de cada una se hace alusión a:

- Las características morfológicas identificadas
- Las etapas fenológicas establecidas
- El calendario fenológico que se propone.
- Las estrategias de polinización y

- La fauna asociada

1. Anacardiaceae

1.1 *Anacardium excelsum* o Caracolí. Fig. 1 y 2.

Etapas Fenológicas de *Anacardium excelsum*:

Etapas	Presente
Caída de Follaje	SI
Brotación de follaje	SI
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	NO
Reposo	SI

Caída de Follaje:

Esta fase tarda entre 30-40 días, se inicia con un amarillamiento de la lámina foliar seguido por resequedad y posterior caída, este proceso empieza a darse hacia la zona basal de la copa y se extiende progresivamente a todo el árbol, la mayoría de las veces la caída se da simultánea a la brotación, lo cual ocasiona que el árbol no quede totalmente defoliado, ya que cuando la defoliación está cercana al 100% la brotación va oscilando entre un 10-30%, este estado sólo dura entre 8-15 días. Sólo se observó un individuo que quedó completamente defoliado por un periodo no mayor de ocho días (Fig. 1c).

Brotación de follaje:

Generalmente esta fase inicia cuando la caída de follaje está aproximadamente en un 40-50%, la etapa dura de 25-30 días, la brotación se da hacia el ápice de las ramas, que es el sitio donde se concentra la mayoría del follaje en esta especie. Frecuentemente en cada rama se originan de 6-15 hojas alternas, formando ángulos de 45 grados con respecto al eje de la rama, presenta tonos verde-rojizos en las venas cuando jóvenes, las yemas apicales de las

ramas vienen cubiertas por 2-4 brácteas triangulares de 1-1.5 cm de longitud, consistencia carnosa (Fig. 1c).

Las hojas poseen un pecíolo corto, varía de 1.5-2 x 0.6-0.8 cm, cuando joven es verde claro con tonos café rojizos y verde oscuro cuando maduro, hacia la base es ensanchado y por el dorso aplanado, la lámina foliar varía entre 11-30 x 4.5-12.5 cm, es verde clara a verde rojiza a nivel de las venas primarias y secundarias, luego se torna verde oscura y lustrosa adaxialmente y verde clara abaxialmente con venas verde-amarillentas.

Floración:

La floración viene acompañada de la formación de hojas nuevas hacia el ápice de las ramas. Todo el ciclo de floración para la especie tarda entre 30-45 días, las flores se disponen en racimos ubicados hacia el ápice de las ramas, en general se forman de 5-8 racimos por rama, y de 3-12 racimos por cada m² de copa. El tamaño de los racimos varía entre 30-45 x 20-35 cm, poseen un pedúnculo verde claro cuando joven y verde amarillento cuando maduro, su arquitectura es dendroide y cada uno puede dar origen de 800-1500 flores, el proceso de floración viene acompañado por la formación de hojas nuevas hacia el ápice de las ramas (Fig. 1b).

Flor joven:

Esta etapa tiene una duración de 16-25 días, comprende botones florales de 0.2-0.25 x 0.1-0.17 cm, redondeados, café oscuros hasta botones próximos a abrir con un tamaño de 0.28-0.32 x 0.2-0.7 cm manteniendo el mismo color, ovario blanco verdoso de 0.1x0.13 cm, estigma de igual color (Fig. 1d).

Flor adulta:

Es una fase relativamente corta, el proceso tarda 2-3 días, la apertura floral dura de 6-8 horas, la flor abierta oscila en tamaño de 0.28-0.55 x 0.2-0.42 cm, presenta un pedicelo de 0.17-0.26 cm, cáliz conformado por 5 sépalos ovados, cóncavos, de 0.3 x 0.21 cm, corola de 5 pétalos lanceolados, amarillo claro cuando jóvenes a café claro con tonos rojizos hacia la cara interna

cuando maduros, los estambres heterodínamos que varían de 0.16-0.25 cm de longitud, presentan el filamento amarillo claro, las anteras son redondeadas, inicialmente rosadas y se vuelven rojas al madurar. Estilo más largo que los estambres, de 0.3-0.33 cm de longitud, blanco. Estigma negro. Ovario con cuello rojizo en el estadio medio de desarrollo y cuando maduro amarillo rojizo a verdoso.

Durante el transcurso de esta fase la coloración general de la flor pasa de un blanco amarillento a un amarillo crema para terminar en rojo claro a vinotinto cuando está senescente (Fig. 2a).

Fructificación:

Esta fase se empieza a dar cuando la floración lleva de 20-25 días, con frecuencia se pueden observar inflorescencias con frutos diferenciados, mientras que aún se siguen formando flores. El desarrollo de un solo fruto tarda de 35-40 días y toda la fase de fructificación en el árbol dura de 45-60 días (Fig. 2b).

Fruto joven:

Esta etapa dura de 15 a 20 días, se inicia cuando los pétalos y estambres caen, el ovario se torna verde claro con tonos vinotintos hacia la zona de inserción con el estilo (este persiste por 3 a 5 días), en esta fase el fruto presenta un tamaño que va de 0.27-1 x 0.1-0.42 x 0.2-0.7 cm, hacia los últimos días de este periodo el pedúnculo empieza a sufrir un engrosamiento bastante notable de 0.4-0.73 x 0.1-0.27 cm, no presenta variaciones en su color, siendo vinotinto durante todo el desarrollo del fruto.

Fruto maduro:

Esta etapa tarda de 20-30 días durante los cuales el fruto sólo presenta cambios a nivel de tamaño, 1-2.94 x 0.42-1 x 0.7-1.93 cm, su forma es semejante a un guante de boxeo, esta no cambia desde que inicia su crecimiento hasta que madura, su coloración predominante es verde claro hacia la parte posterior y verde oscuro hacia la base, el tamaño del pedúnculo oscila entre 0.73-2.4x 0.27-0.43 cm, su color sigue siendo vinotinto, cada fruto da origen a una

semilla carnosa, reniforme, blanca con tonos rosados hacia la zona de inserción al fruto, su tamaño va de 1.1-1.72x0.32-0.61 x 0.6-1.1 cm (Fig. 2c)

Reposo

Esta etapa dura alrededor de 4 meses, los individuos no presentan cambios ni actividad fisiológica distinguible, sus hojas son vigorosas y sanas, no obstante antes de iniciarse el proceso de defoliación al final de la etapa de reposo se presenta un amarillamiento y senescencia de las hojas. Mientras unos individuos de una misma región están en reposo otros pueden estar en floración y fructificación (Fig. 1a).

Calendarios Fenológicos para *Anacardium excelsum*:

Todos los individuos de Caracolí de una población o de una misma región no son sincrónicos, es decir que algunos individuos florecen en una época (grupo I) y otros individuos florecen en otra época (grupo II), con base en estas observaciones se proponen los siguientes calendarios para la especie:

Grupo I:

ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
Floración	Fructificación	Reposo					Caída	Brotación	Floración		

Grupo II

ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
Reposo	Caída	Brotación	Floración				Fructificación		Reposo		

En el grupo I de Caracolíes en los meses de octubre y diciembre se presentó una floración, la cual fue variable en su intensidad, ya que algunos individuos dieron una floración parcial muy escasa (1%), mientras que otros llegaron hasta el 100%.

En El Ocaso para los individuos ubicados en el grupo II, en los meses de mayo y junio la floración fue muy pobre (5%), debido a que las plantas fueron atacadas por una plaga cuyas larvas consumieron la mayoría de hojas e inflorescencias que estaban en formación.

En los meses de agosto y septiembre para el mismo grupo II que aparece como época de fructificación en El Ocaso el fenómeno antes descrito provocó una fuerte baja en la formación de frutos, sin embargo en otras áreas del Quindío (municipio de La Tebaida), las plantas fructificaron de manera normal.

En El Ocaso el ataque de la plaga generó modificaciones al ciclo, ya que en el mes de julio los individuos del grupo II perdieron los restos del follaje que había quedado luego de la intensa herbivoría y en el mes de agosto se dio la brotación (Fig. 2d).

Estrategia de polinización

Cuando los estigmas están receptivos las anteras aún se observan indehiscentes, lo cual sugiere que la especie presenta una polinización cruzada, la cual se puede dar cuando la flor recibe polen de una flor ubicada en la misma inflorescencia o de otras flores en inflorescencias de otras ramas del árbol. Dos polinizadores juegan papel importante dentro de este proceso, ellos son: Insectos (polinización entomófila) y el viento (anemófila). Algunos insectos observados penetrando al interior de las flores fueron Himenopteros (avispa gurrera) y *Apis mellifera* (abeja mielera).

Se deduce este tipo de polinización por tres aspectos:

- La longitud del estigma es mayor que la de los estambres.
- El estigma es receptivo cuando las anteras aún no han madurado.
- Desde el mismo momento en que la flor abre los pétalos, el estilo y el estigma son de mayor tamaño que los estambres.

Fauna asociada:

Mamíferos: El mono aullador (*Alouatta seniculus*) se alimenta de los frutos y semillas. Una vez el fruto cae al suelo es consumido por mamíferos frugívoros tales como armadillo (*Dasypus novencintus*) y el cuzumbo (*Nasua nasua*).

Insectos: Las larvas de una especie de polilla y la hormiga arriera (*Atta cephalotes*) se alimentan del follaje e inflorescencias, avispas y abejas (Himenópteros), cucarrones (Coleópteros) y mariposas (Lepidópteros) se relacionan con las flores.

Fig. 1. *Anacardium excelsum*. a. Hábito y estado de reposo. b. Estado de floración. c. Caída de follaje e inicio de la brotación. d. Rama en floración y fructificación simultánea.

Fig. 2. *Anacardium excelsum*. a. Desarrollo completo de la flor. b. vista interna de los frutos. c. Desarrollo completo de los frutos. d. Hojas adultas y fenómeno de herbivoría.

2. Annonaceae

2.1 *Rollinia membranacea* o Anón de monte. Fig. 3 y 4.

Etapas Fenológicas de *Rollinia membranacea*

Etapas	Presente
Caída de Follaje	SI
Brotación de follaje	SI
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	NO
Reposo	SI

Caída de Follaje:

En términos generales se restringe a 2.5 meses (mediados de Noviembre a Enero), al principio el proceso es lento y se nota un amarillamiento en las hojas y presencia de manchas café sobre toda la lámina, en la parte media del fenómeno se da un secamiento de la lámina foliar y finalmente se pierde la turgencia y consistencia de la hoja, lo cual conlleva a una flacidez y final desprendimiento de todo el follaje. Por un periodo de una semana el árbol queda defoliado completamente para luego iniciar la siguiente etapa.

Es frecuente encontrar individuos que cuando inician la caída de follaje aún presentan frutos secos completamente envejecidos, sólo que por la fortaleza del pedúnculo persisten en los árboles durante 2-3 meses (Fig. 3c).

Brotación foliar:

Se inicia hacia el ápice de cada ramas y de forma simultánea en todo el árbol, las láminas foliares de cada hoja empiezan a crecer de manera plegada, en cada sitio nace una sola hoja, la cual lleva en la base del pecíolo una yema que da origen a una nueva hoja y así sucesivamente hasta dar lugar a la conformación de una rama que porta 6 a 15 hojas. Este desarrollo se da en un periodo de uno a dos mes (febrero-marzo). La lámina en la parte abaxial presenta pubescencia densa y de color café oscuro durante los primeros 8 días de la brotación para tornarse verde oscura adaxialmente y verde amarillento abaxialmente al madurar. La lámina foliar puede alcanzar entre 15-32 cm de longitud y 7.5-15 cm de ancho (Fig. 3b).

Floración:

Esta fase se da de manera simultánea en toda la planta y se prolonga por espacio de dos meses (Fig. 4a).

Flor joven:

Comprende un periodo de 22 días, se inicia con una yema diferenciada de 0.16 cm, alcanza un tamaño máximo de la flor de 0.42x0.79 cm, pedúnculo 1.75x0.26 cm y apéndices de 1x0.5 cm.

Se inicia cuando la brotación foliar se encuentra en un 80%, es decir que comienza cuando la brotación aún no ha terminado, las flores se desarrollan en las axilas de las hojas, pueden crecer solitarias o en grupos de 3-4, pero sólo 1 o 2 llegan a la madurez, inicialmente se observa una yema redondeada con pubescencia café (hasta los 22 días), seguidamente se diferencian 3 apéndices blanquecinos que posteriormente dan lugar a la formación de los pétalos, hay elongación del pedúnculo, el cual viene acompañado de una bráctea triangular, se inicia la diferenciación de los pétalos, los cuales dan a la flor una forma triangular y un color amarillo claro.

Flor adulta:

comprende dos etapas, la primera que va desde que la flor ha alcanzado el máximo desarrollo de sus estructuras hasta que es polinizada y la segunda que comprende desde la pérdida de los pétalos hasta que la flor se transforma en el fruto o se cae.

En la primera etapa de flor adulta los pétalos se desprenden parcialmente de la parte más interna dejando al descubierto las estructuras reproductivas, se tornan amarillo-cafezuscas, el crecimiento oscila entre: tamaño de la flor de 0.42-0.57x0.79-0.85 cm, pedúnculo de 1.75-2x0.27-0.3 cm y pétalos de 1-1.3x0.5-0.66 cm.

La segunda etapa de flor adulta deja sin pétalos a la misma, quedan las anteras expuestas plenamente, comienza un proceso de secamiento bien sea para terminar con la formación de un embrión carpelar o la caída y por ende pérdida de la flor, el crecimiento varía así: flor 0.4-0.48x0.32-0.9 cm, pedúnculo de 2-2.3x 0.27-0.34 cm (Fig. 4b).

Fructificación :

Esta fase se inicia aún sin terminarse el proceso de floración, el desarrollo del fruto es lento, pues puede tardar de 3-4 meses en alcanzar su máximo crecimiento y maduración, con un peso de 150-200 gr. Aproximadamente el 80% de los frutos es atacado por ácaros y hongos que los torna de consistencia dura y les da la apariencia de secos o en otros casos adquieren manchas café en varias zonas, lo cual les hace perder su viabilidad en el proceso de maduración. La carga final de los árboles es muy variable, en algunos es tan sólo de una docena de frutos y en otros pueden oscilar entre 200-300 frutos, incluso hay individuos que no llegan a formar frutos (Fig. 4c).

La fructificación es indudablemente la etapa más vulnerable, ya que la planta invierte una gran energía en formación y maduración del fruto pero el producto final es muy bajo.

Fruto joven:

En esta primera etapa el fruto tiene forma redondeada y a medida que se desarrolla adquiere una compresión o achatamiento vertical, por lo cual se vuelve más ancho que alto, inicialmente es de color verde claro, está cubierto por pubescencia blanquecina que luego

desaparecen, el tamaño varía entre 1-1.7 x 1.2-1.8 cm, pedúnculo de 2.8-3.4 x 0.47-0.52 cm, con la madurez el pedúnculo reduce la longitud y aumenta en grosor, la consistencia pasa de carnosa y flexible a leñosa y dura, el color pasa de verde-cafezusco a verde-claro. Hasta un tamaño del fruto de 4-4.6 x 4.65-4.78 cm y del pedúnculo de 3.5-3.82 x 0.5-0.57 cm se puede considerar en la etapa joven.

Fruto maduro:

De acuerdo a las observaciones realizadas el tamaño del fruto no está directamente relacionado con la maduración del mismo, pues se han visto frutos maduros en diferentes tamaños, sin existir la predominancia de un tamaño particular.

Los tamaños registrados para frutos maduros en esta especie van de 4.88-7.5 x 5.26-9.5 cm con un pedúnculo de 3.2-3.54 x 0.57-1.3 cm, persistente, incluso cuando el fruto es cosechado o se cae, el color del fruto varía de verde claro cafezusco a verde amarillento, se agrupan de 1-3 en las axilas de las hojas en posición péndula, por rama se pueden encontrar de 5-18 frutos, un fruto maduro puede contener de 30-80 semillas, es carnoso, indehiscente. Las semillas están cubiertas por una delgada membrana blanquecina, son ovaladas, aplanadas, negras con tonos café hacia la base y blancas hacia la inserción al fruto, su tamaño varía entre 1.1-1.7 x 0.8-1.4 cm (Fig. 4d).

Reposo:

Esta etapa tarda de 1-2 meses y en ocasiones al final de la fructificación se empieza a evidenciar un amarillamiento del follaje que redundará en su posterior caída, lo cual dificulta una separación clara de la etapa de reposo, en esencia porque la presencia de frutos en el árbol es larga en el tiempo (Fig. 3a).

Calendario Fenológico de *Rollinia membranacea*

Tomando como base las anteriores observaciones se propone el siguiente calendario fenológico para el Anón:

ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
follaje	Brotación		Floración				Fructificación			Reposo	Caída de

Estrategia de polinización

Dado que la flor presenta posición péndula y que al momento de la antesis sólo abre un pequeño poro se presume que la polinización puede ser anemófila y entomófila.

Algunos insectos como hormigas y ácaros conviven permanente en toda la planta y un escarabajo de tamaño mediano se alimenta de los pétalos y penetra de forma brusca al interior de las flores, lo cual provoca eventualmente la polinización y frecuentemente la caída de los pétalos e incluso de la flor completa.

Fauna asociada:

Insectos: Un coleóptero suele alimentarse de los pétalos. La larva de una mariposa (Lepidóptero) se alimenta del follaje, la hormiga arriera transporta fragmentos de las hojas a los nidos y dos especies de ácaros viven entre los frutos y las hojas, al igual que una especie de hormiga.

Arácnidos: Una especie de araña hace su nido enrollando las hojas de este árbol (Fig. 3d).

Fig. 3. *Rollinia membranacea*. a. Hábito y estado de reposo. b. Estados de desarrollo de las hojas. c. Caída de follaje. d. Fauna asociada, araña construye su nido.

Fig. 4. *Rollinia membranacea*. a. Estado de floración. b. Desarrollo completo de la flor. c. Desarrollo completo del fruto. d. Fruto seco y persistente en el árbol.

3. Moraceae

3.1 *Trophis caucana*. Fig. 5.

Etapas Fenológicas de *Trophis caucana*

Etapas	Presente
Caída de Follaje	NO
Brotación de follaje	NO
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	NO
Reposo	NO

Esta especie no presenta de manera definida etapas de caída de follaje, brotación de hojas y reposo.

Floración:

Las observaciones realizadas permitieron identificar que es una especie dioica, posee arbustos masculinos y otros femeninos. Es frecuente encontrar que dichos arbustos se disponen en el ecosistema de forma aislada.

Flor femenina:

Estas flores se disponen en las axilas de las hojas, se distribuyen a lo largo de las ramas, sin embargo se puede observar mayor concentración hacia el ápice de las ramas y cada rama

puede contener entre 8 y 22 flores dispuestas de manera solitaria y con frecuencia pareadas (Fig. 5c).

Flor joven:

Esta fase tiene una duración de 40 a 60 días, se inicia con la diferenciación de 1 a 2 y en ocasiones a tres botones por hoja, son verde oscuro, miden de 0.17-0.32 x 0.08-0.25 cm, el pedicelo es muy reducido, mide 0.07-0.11 cm, lo cual hace que parezcan sésiles. Cada botón floral es de forma cónica y está formado por 8 a 15 brácteas de un tamaño de 0.22 - 0.6 x 0.55-0.62 cm.

Flor adulta

Esta fase tiene una duración de 30 a 45 días, se inicia con la aparición de un estigma bifido hacia el ápice, dicho estigma aparece en flores con un tamaño que oscila entre 0.32-0.66 x 0.3-0.55 cm, inicialmente tienen una coloración blanquecina que 7 a 10 días después se tornan verde claro o verde amarillento, cada una de las bifurcaciones del estigma tiene una longitud de 0.5-0.76 cm, en general se producen abundantes flores durante todo el año.

Flor masculina:

Este tipo de flores se disponen en cabezuelas solitarias o en ocasiones pareadas cada una de las cuales puede contener de 16 a 22 botones, por lo general los individuos masculinos permanecen durante todo el año con un porcentaje alto de floración que puede variar entre un 80-90% (Fig. 5b).

Flor joven

Esta etapa tiene una duración de 25-35 días, periodo durante el cual ocurre la diferenciación, crecimiento y apertura de la cabezuela, el tamaño varía entre 0.17-0.3x0.26-0.68 cm, su coloración es verde clara, cada cabezuela tiene de 8-16 brácteas lanceoladas de 0.13x0.3 cm.

Flor adulta:

Esta fase tiene una duración de 8-10 días, se inicia con la diferenciación de cada uno de los botones florales y culmina con la maduración (amarillamiento) y antesis floral, las cabezuelas presentan un tamaño de 0.35-0.39x0.67-0.74 cm, el tamaño de las flores abiertas varía de 0.1-0.17x0.9-0.15 cm, su forma ovoide y apiculada es constante, cada una de ellas aloja de 4-5 estambres curvados hacia adentro que una vez ocurre la antesis floral hace las veces de catapulta y arroja el polen hacia el aire. Cuando la liberación de polen termina en toda la inflorescencia esta se seca y cae.

Fructificación:

Ocurre de manera constante durante todo el año, en general es baja pues no supera el 5% de las flores. Los frutos una vez han alcanzado su máximo desarrollo persisten en la planta durante muy poco tiempo (1-2 días), en ocasiones se han encontrado de 2-4 frutos como parte de una misma flor, sin embargo es esporádico y lo usual es encontrar un fruto por flor (Fig. 5d).

Fruto joven:

Esta etapa dura de 20-25 días, el estigma es persistente, se inicia la diferenciación del fruto, una semana después de que el estigma se reseca y disminuye de tamaño las brácteas que conforman la flor se abren apicalmente y empieza a darse el crecimiento del ovario el cual mide de 0.5x0.8 cm, coloración amarillo-claro.

Fruto maduro:

Esta dura de 15-22 días, el fruto alcanza su máximo desarrollo al presentar un tamaño de 0.7-0.76x0.8-0.9 cm, las brácteas que lo recubren se abren y forman un disco basal de 1-1.5 cm de diámetro y lo exponen completamente, la cara interna de las brácteas presentan la misma coloración naranja del fruto, el tamaño de éstas va de 0.22-0.6x0.55-0.62 cm, una vez ocurre la exposición del fruto permanece solo 1-2 días en la rama y luego cae. El disco conformado por las brácteas persiste por 1-2 días más (Fig. 5e).

Reposo:

Algunos individuos masculinos ubicados hacia la parte interna de la selva presentaron etapas de reposo en los meses de septiembre a diciembre, tiempo durante el cual la producción de flores fue nula, los demás individuos de esta especie, tanto masculinos como femeninos tuvieron una actividad constante durante todo el año (Fig. 5a).

Calendario Fenológico de *T. caucana*

ENE FEB MAR ABR MAY JUN JUL AGO SEP OCT NOV DIC

Floración femenina y masculina masiva durante todo el año.

Fructificación baja y constante durante todo el año.

Para la comprensión del calendario es preciso partir del reconocimiento de que esta especie es dioica, es decir que presenta individuos que portan flores masculinas e individuos independientes que llevan flores femeninas. Las plantas de sexo masculino se observaron produciendo flores durante todo el año, lo cual se daba gracias a la asincronía en la formación de ellas, es decir que en un individuo se podía encontrar flores en distintos estados de maduración en una misma rama, proceso que se repite constantemente a lo largo de los meses.

De igual forma, las plantas de sexo femenino presentaban floración continua y permanente a lo largo del año, con un desarrollo similar al de las masculinas. A pesar de la abundancia y constancia en la producción de estas flores, la generación de frutos no era similarmente masiva, sino que era baja (10%) y constante en cada mes.

Dos individuos masculinos que se encontraron en el interior de la selva, bajo el dosel y que recibían baja intensidad de luz se les observaron flores en los meses de julio a septiembre y el resto del tiempo permanecieron en reposo. También se observó un individuo femenino al interior de la selva sin flores ni frutos, pero con varias plántulas y juveniles a su alrededor. Como consecuencia de esto no se puede afirmar que la especie es completamente sincrónica en sus ritmos fenológicos. Aquellos individuos ubicados en zonas de ecotono y

con mayor exposición a la intensidad lumínica directa presentaron mayor sincronía en sus ritmos y fases.

Estrategia de polinización

Dada la separación de los sexos en pies de plantas distintos la polinización es cruzada, pudiéndose dar el intercambio de material genético entre cualquiera de los individuos localizados en el área. Dado que no se observaron animales polinizadores visitando flores femeninas se propone que su polinización principal es de tipo anemófila.

Fauna asociada:

Insectos: En las flores masculinas se observó la presencia de coleópteros y abejas capturando polen. Existe una especie de grillo (Ortóptero) que se camufla entre sus ramas y adquiere un color similar a las brácteas persistentes una vez el fruto se ha desprendido.

Fig. 5. *Trophis caucana*. a. Hábito y ramificación. b. Arbol con flores masculinas. c. Arbol con flores femeninas. d. Fruto maduro. e. Brácteas persistentes.

4. Rubiaceae

4.1 *Genipa americana* o Jagua. Fig. 6 y 7.

Etapas Fenológicas de *Genipa americana*

Etapas	Presente
Caída de Follaje	SI
Brotación de follaje	SI
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	NO
Reposo	NO

Caída de Follaje:

Esta fase tiene una duración aproximada de un mes, se inicia con un amarillamiento del follaje, seguido por resequedad y la posterior caída del mismo. La pérdida de follaje es generalizado quedando el árbol completamente defoliado por un lapso de 3-5 días. En ocasiones esta fase es inducida por una herbivoría intensa que afecta a toda la copa del árbol (Fig. 6c).

Brotación de follaje:

Se presenta en la zona apical de las ramas, cada hoja viene acompañada por una bráctea triangular de 1-2 x 0.5 cm, cuando la hoja está joven la bráctea es del mismo color, verde claro, una vez que la hojas se ha desarrollado adquiere un color verde oscuro la bráctea se seca y cae. La hoja madura mide entre 30-50 x 12-25 cm, crecen formando un ángulo de 45 grados, cada ramillete tiene un número par de hojas que oscila entre 4 y 12 por rama. Una vez el proceso de brotación está en un 80% empieza a formarse los botones florales (Fig. 6b).

Floración:

Cada inflorescencia tiene una duración de 2-3 meses para su desarrollo, las flores se disponen hacia el ápice de las ramas en número de 6-10 botones por inflorescencia. La floración no se da de manera sincrónica en toda la planta sino que ocurre periódicamente cada 3-4 meses y en distintas ramas por lo cual un individuo puede presentar flores durante gran parte del año. En la Amazonía se reportó floración entre mayo y septiembre.

Flor joven:

Esta etapa tarda de 30-35 días, los botones florales son cilíndricos, al comienzo solo se diferencia el cáliz, el cual va acompañado de una pequeña bráctea triangular ubicada hacia la base, mide de 0.52-0.67 x 0.42-0.55 cm, es de color verde claro, la coloración del cáliz sigue siendo la misma durante todo el ciclo floral, mide de 1-3.13 x 0.42-1.2 cm, seguidamente se nota la formación de los primordios de pétalos, que son de 0.2-2.7 x 0.19-0.96 cm, cónicos y amarillo crema al comienzo para volverse amarillo fuerte al momento de abrir la flor, pétalos imbricados, inicialmente la línea de unión entre los pétalos es longitudinal y cuando va a ocurrir la antesis se observa una curvatura provocada por un giro de la corola (Fig. 6d).

Flor adulta:

El desarrollo de esta etapa está entre 5-7 días, el cáliz genera 5 crestas hacia la parte superior, los primordios de pétalos curvan su línea de unión y la antesis se da entre 6-12 horas, cada flor presenta en general 5 pétalos pero en ocasiones puede tener 6, estos son cuneados hacia la base y ensanchados apicalmente, miden de 2.4-2.72 x 1.2-1.4 cm, son ligeramente obtusos, amarillo claro al comienzo y amarillo encendido después de la

polinización, entre pétalos y pétalos se localizan las anteras, miden de 0.21-0.83 x 0.1-0.16 cm, son amarillo claro y en forma de cinta, con dos líneas de dehiscencia longitudinales, cuando inmaduras las anteras están pegadas al estilo y dejan una huella en el mismo al desprenderse, en la parte interna de la corola se observan pelos blanquecinos y café, que con la madurez de la flor se tornan más oscuros, el estilo es cilíndrico, mide de 1.35-1.43 x 1.33-1.41 cm, posee un estigma bifurcado de 0.6-0.87 cm de longitud, verde claro cuando joven y verde cafezusco cuando maduro, la zona de inserción de la corola al cáliz, al igual que el ovario son de color vinotinto, el vario mide de 0.72-0.95 x 0.5-0.75 cm, una vez se ha dado la polinización la corola se desprende y cae (Fig. 7a).

Fructificación:

Se presenta durante todo el año, un mismo individuo puede poseer frutos en todos los estados de crecimiento como consecuencia de la periodicidad en la floración y de la larga durabilidad de los frutos. En la Amazonía la FAO (1973) reportó la presencia de frutos entre septiembre y abril.

Fruto joven:

Esta etapa tiene una duración de dos a tres meses (Fig. 7b).

Una vez el ovario ha sido fecundado el cáliz empieza a tornarse de color café hacia la base hasta llegar a las crestas ubicadas en el ápice del cáliz, dando la apariencia de seco. En esta fase se puede considerar dos etapas de crecimiento, la primera que comprende la formación de todas las estructuras del fruto y la segunda el aumento de tamaño de las mismas.

En la primera etapa el fruto es de color verde oscuro con manchas café claro que pueden cubrirlo completamente, el tamaño va desde 4.18-6.37 x 3.12-4.61 cm, pedúnculo de 1.61-1.73 x 0.5-0.57 cm. En la segunda etapa la coloración es semejante pero su tamaño aumenta considerablemente, ya que van desde 7-37-10.21 x 5.45-7.9 cm, pedúnculo elongado de 1.96-2.14 x 0.84-1.16 cm.

Fruto maduro:

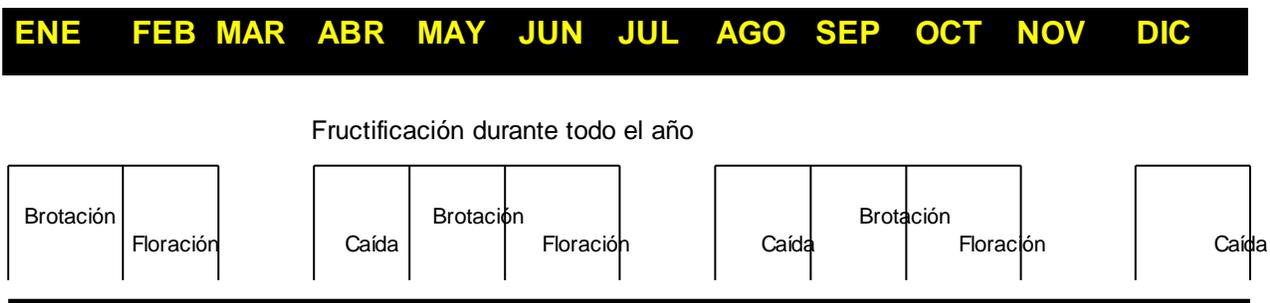
Esta etapa dura de 6 a 9 meses. En los primeros momentos de maduración el fruto es de color verde oscuro con manchas café claro a cenizo, que en ocasiones lo cubren totalmente, cuando madura es de color ladrillo, de aroma similar al café fermentado y de consistencia blanda, generalmente queda cubierto por líquenes costrosos y en algunos casos de un moho negro, mide de 10.93-13.6 x 8.1-8.6 cm, pedúnculo de 2.72-2.76 x 1-1.6 cm, el fruto adulto puede alcanzar un peso entre 450 y 500 gr., cada fruto posee entre 180-200 semillas distribuidas en 4 lóculos. Las semillas son aplanadas, comprimidas lateralmente, con formas desde redondeadas hasta triangulares, miden de 0.45-1.03 x 0.41-0.84 cm (Fig. 7d)

Una vez el fruto madura y se torna blando puede servir de alimento a la hormiga arriera (*Atta cephalotes*), inicialmente retiran todo el exocarpo, debilitándolo y provocando su caída, luego las partes carnosas del fruto e incluso las semillas son transportadas hacia el interior de los hormigueros.

Reposo:

Esta especie posee una intensa actividad durante todo el año, prácticamente no ha terminado una etapa cuando ya se inicia la siguiente, es por ello que no puede diferenciarse una etapa de reposo como tal, un árbol permanece con frutos durante todo el año y la floración se inicia cuando aún no ha terminado la brotación de follaje (Fig. 7c).

Calendario Fenológico de *Genipa americana*:



Del calendario propuesto se deduce que la especie debe presentar varias etapas de floración durante el año para garantizar la presencia de frutos de forma constante a lo largo del mismo. Las observaciones permitieron precisar que la especie no florece a toda hora,

sino que es puntual y periódica, se notó que ocurre después o en la etapa final de la brotación foliar, lo cual provoca el desarrollo de frutos en distintos meses del año y a su vez se garantiza la presencia de frutos en diferentes estados de maduración a toda hora en el árbol (Fig. 6a).

En tres individuos jóvenes localizados en el interior de la selva, bajo intensidad lumínica baja se observó de manera regular la caída y brotación de hojas, sin embargo no ocurrió así con la floración ni la fructificación, en ellos sólo se vio la formación de 1 a 5 frutos, los cuales no crecieron normalmente y se quedaron pequeños.

Un individuo joven ubicado en zona de ecotono presentó las fases de caída y brotación de hojas de manera regular y además tuvo tres floraciones durante el año 2000, pero sólo en la última floración se lograron formar dos frutos.

Estrategias de polinización

Un análisis de la morfología de la flor y del desarrollo que va presentando a medida que madura permite proponer que la autopolinización sea el mecanismo de reproducción en esta especie, pues el desarrollo de los estambres y del gineceo se da de forma similar y simultánea.

Existe una ligera evidencia (mordiscos y rasguños en el estigma y los pétalos) de que murciélagos puedan tener incidencia en la polinización, sin embargo esto no ha sido confirmado plenamente.

Fauna asociada:

Insectos: Sólo se ha observado la presencia de la hormiga arriera (*Atta cephalotes*) que consume el follaje y los frutos de esta especie.

Fig. 6. *Genipa americana*. a. Hábito y ramificación. b. Brotación de follaje. c. Desarrollo de la hoja y fenómeno de herbivoría. d. Hojas nuevas e inicio de la floración.

Fig. 7. *Genipa americana*. a. Estado de floración. b. Frutos jóvenes. c. Fructificación permanente. d. Desarrollo completo del fruto.

5. Sapindaceae

5.1 *Cupania americana* o Mestizo. Fig. 8 y 9.

Etapas Fenológicas de *Cupania americana*

Etapas	Presente
Caída de Follaje	NO
Brotación de follaje	NO
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	SI
Reposo	SI

Floración:

Esta etapa tarda de 3-3.5 meses, las flores se disponen en panículas solitarias o en grupos de hasta 5 inflorescencias, en un metro cuadrado de la copa de un árbol se pueden encontrar de 5-16 inflorescencias, cada una con una producción en promedio de 1080 flores, de las cuales sólo se logran desarrollar unas 320 por panícula, cada inflorescencia tiene un tamaño promedio de 15-45 x 20-28 cm, raquis café claro acanalado hacia la base (Fig. 8b).

Flor joven:

Tiene una duración de 2 a 16 días, los botones son redondeados de color amarillo claro, miden de 0.12-0.18 x 0.3 cm, se disponen en muchos grupos a lo largo de la inflorescencia, cada uno con 6-10 botones.

Flor adulta:

Dura de 2-4 días, miden de 0.22-0.25 x 0.32-0.33 cm, son redondeadas, cáliz en forma de copa, con 5 dientes de color verde claro cuando jóvenes y verde cafezusco cuando maduros, los pétalos son membranáceos, blanquecinos cuando jóvenes y café claro cuando maduros, estambres con filamentos amarillo claro cuando jóvenes y café claro cuando maduros, miden de 0.1-0.21 cm de longitud, poseen 9 estambres que maduran discontinuamente con la misma variación en el color de los anteriores, ovario de 0.1-0.15 x 0.08-0.1 cm, ovoide, verde claro y con pubescencia blanquecina, estilo corto, 0.1-0.15 cm de longitud, amarillo verdoso, pubescente, estigma trífido, persistente (Fig. 9a).

Bajo un árbol en plena floración se encontraron hasta 1630 flores por m², lo cual muestra la alta pérdida de flores durante este proceso.

Fructificación:

Todo el ciclo tarda aproximadamente de 2-2.5 meses, en cada inflorescencia se empiezan a desarrollar entre 12 y 30 frutos y solo 3-17 de ellos llegan a la madurez, durante el desarrollo del fruto el cáliz y el estigma son persistentes (Fig. 8d).

Fruto joven:

Su duración es de 20-25 días, se caracteriza porque hay un proceso de elongación que da al fruto un tamaño de 0.36-1.14x0.3-0.64 cm, primero se da un engrosamiento del ovario, se cubre de un color café oscuro cubierto por una densa pubescencia café amarillenta y el fruto empieza a sobresalir del cáliz, cuando está próxima a terminar esta fase se inicia la formación de 3 crestas que darán la forma triangular definitiva del fruto.

Fruto maduro:

Dura de 30 a 40 días, se suspende la elongación y se inicia un crecimiento en grosor que ocasiona un ensanchamiento considerable al fruto, es triangular, miden de 1.15-1.42 x 1.2-2.28 cm, es de color verde oscuro maculado de café, con pubescencia dispersa y escasa (Fig. 9b).

Semillación:

Una vez el fruto alcanza su máximo desarrollo, 10-15 días después ocurre la dehiscencia del fruto, ocasionada por una compresión vertical que provoca la apertura del mismo por 3 suturas longitudinales, dejando al descubierto 2-3 semillas redondeadas, de color amarillo crema, cuando inmaduras y negro brillantes al madurar, arilo carnoso de color naranja hacia la base, cubre 1/4 parte del tamaño de la semilla, las semillas miden de 0.95-1.15x0.8-1.28 cm, redondeadas, una vez terminada la semillación las cápsulas persisten en el árbol por 1-2 semanas y en ocasiones hasta la próxima fructificación. Un kilogramo de semillas de esta especie contiene aproximadamente 4600 semillas (Fig. 9c, d).

Reposo:

Tarda de 3-4 meses y el árbol permanece sin inflorescencias y sin frutos (Fig. 8a, c).

Calendario Fenológico de *Cupania americana*

ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
Ilación	Reposo	Reposo	Floración	Fructificación	Semillación	Reposo	Reposo	Floración	Fructificación	Semi-	

De este calendario vale la pena aclarar que 15-20 días después de iniciada la floración se da la formación de frutos, etapa que se prolonga considerablemente en el tiempo y hace que los árboles presenten flores y frutos de manera paralela. Luego de que los frutos han alcanzado su máximo desarrollo se da la etapa de dehiscencia y liberación de semillas que se da de forma generalizada en todo el árbol durante un periodo de un mes y medio.

Entre los meses de noviembre y diciembre de 2000 se observó un fenómeno particular en la especie ya que tres ritmos fenológicos distintos se dieron de manera simultánea, pues ocho individuos estaban en reposo, once en floración y tres en fructificación.

Estrategia de polinización

De acuerdo a la morfología floral se plantea que la especie viva procesos de autopolinización debido a:

- Los estambres tienen anteras introrsas y alcanzan mayor desarrollo que el estigma, cuando jóvenes tienden a ser irregulares y en la medida que se desarrollan todos se tornan uniformes.
- Los estambres se disponen en forma de anillo, son exertos, una vez maduran las anteras vacían su contenido en el interior de la corola.
- El poco crecimiento del ovario, estilo y estigma, por lo cual quedan insertos en la corola, dificultan la llega de polen de otras flores.
- Los estambres son los encargados de abrir la corola.

A pesar de que la conformación de la flor apunta a que ocurra la autopolinización no se debe desconocer que cuando esta especie se encuentra en floración es visitada por una gran variedad y cantidad de insectos, tales como mariposas, abejas, coleópteros, y avispa.

Fauna asociada:

Mamíferos: Se presume que animales tales como el armadillo y el cuzumbo consuman los frutos y semillas que caen al suelo.

Aves: Las miras pantaneras (*Turdus ignobilis*), el azulejo común (*Trauphis episcopus*) y las loras se alimentan de las semillas, las cuales son muy llamativas y vistosas por su arilo de color naranja. Los siriries (*Tiranus spp*) y otras especies insectívoras suelen visitar estos árboles durante la floración para cazar insectos.

Insectos: Las mariposas (Lepidópteros), las avispa (Himenópteros), abejas (*Apis mellifera* y otras especies), cucarrones (Coleópteros) visitan las flores. Las hormigas de la familia Formicidae, orden Himenóptera llamadas arrieras (*Atta cephalotes*) transportan flores hasta sus nidos. Larvas de varias especies de polillas depositan sus huevos en el follaje de estos árboles y consumen sus hojas como alimento. También las larvas de barbas de indio se alimentan del follaje.

En el mes de diciembre del 2000 se colectaron unas 4 libras de semillas de esta especie de árboles progenitores ubicados en la reserva El Ocaso y se encontró que cerca del 30% de las semillas contenían en su interior una larva que una vez consumía el embrión y los cotiledones

rompe el tegumento o testa y sale al exterior. No se pudo conocer la fase adulta de esta larva ni se estableció la especie a que corresponde.

Fig. 8. *Cupania americana*. a. Hábito, tallo y corteza. b. Estado de floración. c. Estado de reposo. d. Estado de fructificación.

Fig. 9. *Cupania americana*. a. Estado de floración. b. Desarrollo completo del fruto. c. Estado de semillación. d. Frutos y semillas.

6. Tiliaceae

6.1 *Luehea seemannii* o Guácimo Negro. Fig. 10 y 11.

Etapas Fenológicas de *Luehea seemannii*

Etapas	Presente
Caída de Follaje	SI
Brotación de follaje	SI
Floración	SI
Fructificación	SI
Semillación	SI
Reposo	SI

Caída de Follaje:

Esta fase tiene una duración de 30 días, se da de forma asincrónica, es decir que algunos individuos perdían sus hojas en el mes de abril, otros en mayo y otros en junio. Las hojas empiezan a perder vitalidad, se vuelven resacas hasta que se inicia la caída del follaje, en ocasiones se da de forma parcial en individuos adultos, iniciando la caída en las ramas basales de la copa (Fig. 10c).

Brotación de follaje:

Esta fase dura de 1.5 a 2 meses, se inicia cuando la caída de follaje aún no ha terminado, inicialmente aparecen pequeños conos café claro sobre las yemas de las ramas de 0.27x0.2

cm, se continúa con un crecimiento longitudinal hasta que alcanza un tamaño de 1.17x0.53 cm, que es el tamaño en el cual se inicia la diferenciación de un primer primordio foliar, el cual mide 1.5x1.2 cm (Fig. 10b).

Cabe aclarar que cada yema foliar (cono) no da origen a una sola sino a una rama que puede llegar a dar origen de 6 a 9 hojas, cada una de las cuales está acompañada por dos brácteas foliares caducas de 1-2.5x0.5-1.3 cm, café claro con pubescencia en la cara externa y glabra en su interior. Hacia la base del peciolo cada hoja posee una nueva yema que en ocasiones da origen a otra ramificación o simplemente permanece latente.

Generalmente las dos primeras hojas de cada rama nueva no se desarrollan igual a las demás pues su tamaño es más reducido y pueden medir 2.8-3.5x1.5-2.4 cm, con un peciolo de 0.5x0.2 cm, comparado con el tamaño de una hoja normal, la cual puede medir de 15-18x8-10 cm, con un peciolo de 1.5x0.8 cm. La longitud de una rama que ha alcanzado su máximo desarrollo va de 10 a 30 cm.

Durante el desarrollo foliar se da un notable cambio en la coloración de las hojas, inicia con un verde claro por ambas caras, seguido por un café verdoso por el haz y café claro por el envés, terminando con un verde oscuro lustroso por la haz y café claro, opaco en el envés, por lo general el peciolo permanece de igual color, café claro (Fig. 10d).

En algunos individuos se observó en el mes de noviembre una brotación parcial de yemas foliares que en su mayoría no se desarrollan totalmente.

Floración:

Cuando se inicia el proceso de formación de botones florales las hormigas arrieras transportan gran cantidad de partes de los pétalos, de los estambres y estigmas, e incluso flores completas a sus nidos para fabricar su alimento. Largas y constantes filas de hormigas ascienden y descienden de los árboles (Fig. 11b).

Esta fase tiene una duración de 30-45 días, tiempo durante el cual la copa del árbol se cubre completamente de racimos con botones florales, dándole una coloración café amarillenta a toda la copa, lo cual permite diferenciar a un individuo de forma fácil cuando se encuentra en el interior de la selva.

Flor joven:

Esta etapa tarda entre 20-25 días, se inicia con la formación de racimos en toda la copa del árbol, los botones florales se disponen en inflorescencias con 16-32 botones, de los cuales sólo 8-20 llegan a flor abierta, el tamaño de los racimos varía de 9-13 x 4-9 cm, los botones se disponen en tríos, en los cuales el botón central alcanza un mayor crecimiento, es a su vez el primero en abrir, varían constante en su tamaño, pasan de 0.37- 1.1 x 0.4-0.65 cm, en general son de forma redondeada, café amarillentos y cubiertos por una pubescencia densa.

15 a 20 días después de diferenciados comienzan a liberar 6 a 8 brácteas que las recubren y sólo quedan los sépalos envolviendo la flor. Un árbol con buena vitalidad puede llegar a producir de 25-40 racimos por m² de copa.

Flor adulta:

La fase de flor abierta es corta se restringe de 1-2 días durante los cuales hay una intensa actividad de los polinizadores, esto aunado a su conformación floral facilita su fertilización.

Antes de la antesis floral los pétalos y estambres se ubican bajo el estigma que tiene forma de cabezuela, es pegajoso y de color verde amarillento cuando joven y café rojizo cuando madura. Presenta 5 pétalos amarillo-claro a blanco, cuneiformes, de 1x0.5 cm, tiene 5 sépalos lanceolados verde claros que durante la apertura floral se hacen revolutos. Los estambres son irregulares, heterodínamos, con tamaños que van desde 0.3-0.8 cm, en una flor se pueden encontrar de 200-250 estambres dispuestos en 5 grupos, cada uno con 40-47 estambres, estos caen una vez la flor ha sido fertilizada (Fig. 11a).

Cuando la flor ha alcanzado su máxima madurez adquiere una coloración ferrugínea a nivel del estigma, estambres y la margen de los pétalos.

Fructificación:

Esta fase tiene una duración de 3-4 meses, ocurre entre febrero y abril, la formación de frutos se inicia 15 a 20 días después de la apertura de las primeras flores, mientras ocurre la floración es frecuente observar frutos en diversos estados de desarrollo (Fig. 11c).

Fruto joven:

Esta etapa tiene una duración de 15-30 días, se inicia con la caída de estambres, pétalos y sépalos, durante la primera semana de su desarrollo el estilo y estigma persisten sobre el ovario verde amarillento, que está cubierto por pubescencias blanquecinas, la cual permanece durante todo el ciclo del fruto. El tamaño de los frutos jóvenes varía de 0.4-0.9x 0.17-0.44 cm, son capsulares, con 5 quillas o crestas, cada quilla conforma un receptáculo que puede alojar de 3 a 9 semillas.

Fruto maduro:

Esta fase dura de 25-30 días, tiempo en el cual el fruto sólo presenta cambios significativos en el tamaño. Los frutos se disponen en racimos que pueden tener de 13-20x6-12.5 cm, cada racimo puede contener de 15-25 frutos, los frutos en el árbol se disponen en posición vertical o erecta. En general la fructificación de un árbol es masiva y por toda la copa, tanto a nivel basitónico como acrotónico.

La cápsula madura es de consistencia semileñosa, gris oscura a negra, aterciopelada exteriormente y glabra interiormente, alcanza un tamaño de 1.61-2.26 x 0.71-1.41 cm. La cápsula al madurar se hace dehiscente a través de suturas longitudinales, el fruto inicia la dehiscencia por la porción apical hasta aproximadamente la parte media del mismo, la separación que puede alcanzar entre una cresta y otras oscila entre 0.3-0.7 cm.

Semillación:

Del calendario propuesto se nota que esta especie presenta una etapas fenológicas bien definidas, aunque algunas se sobreponen, las etapas de floración, caída de follaje y brotación son cortas y tienen aproximadamente la misma duración, mientras que las etapas de fructificación, semillación y reposo son más largas en duración.

Durante el año se registraron dos etapas de brotación de follaje, la primera entre mayo y junio y la segunda de noviembre a diciembre, existen notables diferencias entre ellas, pues en la primera se da una brotación que termina con la formación de hojas nuevas en todo el árbol, con lo cual renueva su copa por completo, y en la segunda se restringe hacia la zona apical de las ramas y su desarrollo final genera hojas pequeñas y abundantes yemas.

Estrategia de polinización

Morfológicamente las estructuras florales están diseñadas para que se de una autopolinización, sin embargo los insectos que visitan estas flores contribuyen a que se de un intercambio constante de polen entre varias flores, ya sea de un mismo racimo o de racimos ubicados en partes distintas de la copa, lo cual podría terminar con una polinización cruzada.

Gran cantidad de abejas, avispas, mariposas y coleópteros visitan estas flores, utilizando los pétalos como soporte para aterrizaje y libar néctar en la base de la corola.

Fauna asociada:

Mamíferos: Los frutos maduros son mordidos por monos aulladores (*Alouatta seniculus*)

Aves: Posiblemente los loros negros (*Pionus chalcopterus*) también consumen los frutos.

Insectos: las abejas (entre ellas *Apis mellifera*), la avispa gurrera y otros Himenópteros, las mariposas (Lepidópteros) y cucarrones (Coleópteros) se relacionan con las flores. Las hormigas arrieras (Himenópteros) presentan gran actividad de herbivoría, pues transportan hasta sus nidos restos foliares y estructuras florales. Algunas especies de moscas (Dípteros) de color verde metálico buscan néctar en las flores. Varias larvas de distintos tipos de insectos anidan y se alimentan del follaje.

Fig. 10. *Luehea seemanii*. a. Hábito y ramificación, estado de reposo. b. Brotación de follaje. c. Caída de follaje y estado de semillación. d. Formación de hojas nuevas.

Fig. 11. *Luehea seemannii*. a. Desarrollo de los pétalos y los manojos de estambres. b. Desarrollo completo de la flor. c. Desarrollo completo del fruto. d. Frutos y semillas aladas.

6.2 Resultados adicionales de este proyecto:

Se considera como resultados adicionales aquellos que se lograron y que no hacían parte de los objetivos específicos propuestos, tales como:

6.2.1 Análisis climático:

Aunque no era un objetivo de este proyecto la evaluación climática, es bien sabido que los estudios fenológicos en lo posible deben complementarse con este tipo de datos, motivo por el cual se adiciona en este capítulo el análisis de las variables precipitación y brillo solar a partir de información suministrada por la CRQ, a través de su estación meteorológica La Española, la cual se localiza en la misma área y a la misma altitud donde se realizó el proyecto.

Figura 12. Curvas de la precipitación mensual en mm (eje y) para los años 1999 y 2000 (eje x) tomados en la estación meteorológica La Española, región del Ocaso.

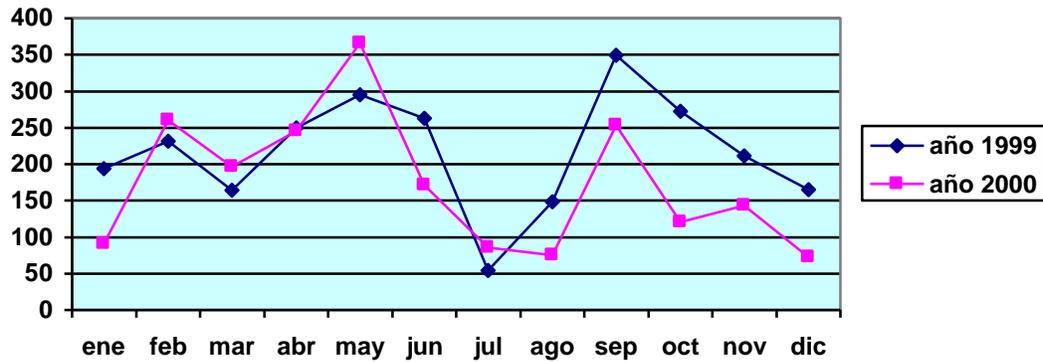
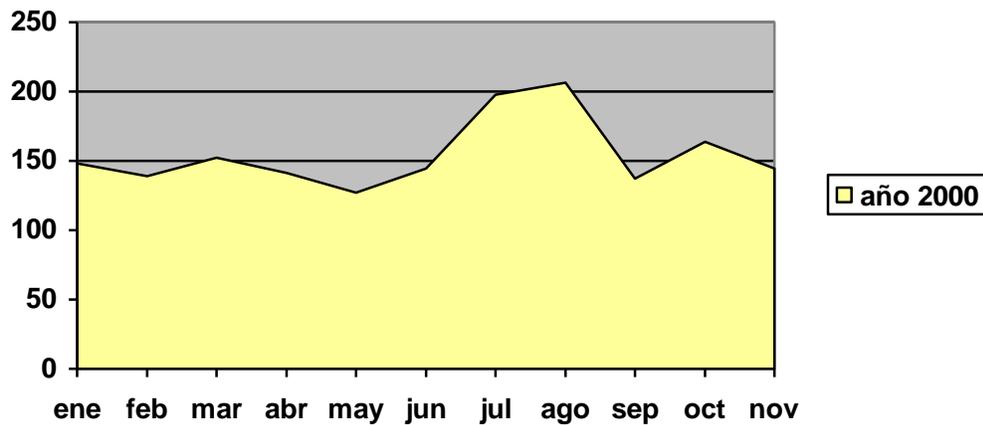


Figura 13. Curva del brillo solar mensual en lux (eje y) para el año 2000 (eje x) tomados en la estación meteorológica La Española, región del Ocaso.



De la figura 12 se deduce que un régimen de lluvias y de periodos secos de tipo bimodal se presenta en la zona de la vereda El Laurel. Se destaca la presencia de dos picos de altas precipitaciones (febrero-junio y septiembre-noviembre) para los dos años y dos picos bajos (diciembre-enero y Julio-agosto). Se nota además que en el primer semestre de cada año el tiempo de lluvias fue mas largo que en el segundo.

De la figura 13 se observa que el mayor periodo del año con alta intensidad lumínica (197.6 a 206.2 lux) se dio desde mediados de junio hasta agosto y que el resto del año permaneció más o menos estable y osciló entre 127 y 163 lux.

Estos datos se discuten en el capítulo siguiente.

6.2.2 Colecciones Botánicas:

Del área de la reserva El Ocaso existía una colección basada en muestras tomadas en transectos del estudio de Villa, Vila y Agudelo (1998), por lo cual la mayoría de ellas son estériles, gracias al desarrollo de este proyecto se logró enfatizar y mejorar la colección de referencia, ya que 350 colecciones de plantas vasculares fértiles se realizaron y se procesaron técnicamente hasta obtener ejemplares de herbario, tales muestras se hallan bajo la numeración de R. Villa y G. D. Gómez y están en HUQ.

6.2.3 Literatura obtenida:

Como consecuencia del desarrollo de este proyecto se obtuvo un total de 20 referencias bibliográficas sobre fenología nuevas para el centro de documentación del Herbario HUQ.

6.2.4 Colecciones de semillas:

Durante el desarrollo del trabajo de campo se colectaron varios kilos de semillas de las siguientes especies: *Cupania americana*, *Tetrorchidium rubrinervium*, *Luehea seemannii* y *Trichillia pallida* y con ellas se han iniciado procesos de multiplicación en el vivero del municipio de Quimbaya.

6.2.5 Socialización del proyecto

A lo largo de todo el proyecto se hicieron presentaciones en público de los resultados parciales y finales alcanzados en los siguientes eventos científicos:

- Seminario Interno Botánico del Herbario Universidad del Quindío: Una presentación en cada semestre, para un total de 4 socializaciones.
- Programa radial "Meridiano Ambiental" en la UFM Stereo 102.1: Dos presentaciones.
- XXII reunión anual de la Asociación Colombiana de Herbarios realizada entre el 8 y 15 de julio del 2001 en Villa de Leyva, Boyacá (ver anexo 1). La presentación se realizó ante todos los expertos de la comunidad botánica colombiana, quienes representaban a 20 Instituciones del país presentes en dicho evento.

7. DISCUSION

Este capítulo se desarrollará acorde con cada objetivo del proyecto, por ende se hará discusión respecto a: Caracterización morfológica, determinación de las fases fenológicas y los calendarios fenológicos.

Caracterización morfológica

El seguimiento de los cambios morfológicos en cada una de las especies permitieron determinar con facilidad y claridad los estados de desarrollo de estructuras vegetativas y reproductivas y por ende las fases fenológicas típicas de ellas. La mayoría de los cambios son identificables, no obstante se requiere de alta periodicidad en las evaluaciones, observaciones detalladas, equipos adecuados y buena disposición por parte del investigador, pues de lo contrario los cambios sutiles no serían percibidos.

La metodología de Fournier (1978) plantea que para estudios fenológicos deben realizarse observaciones quincenales. Como consecuencia de este trabajo que además de la identificación de las fases y del calendario se hizo una caracterización morfológica se estima

más conveniente una programación variable y acorde a cada fase fenológica, es decir que para la etapa de floración el seguimiento debe ser de cada 3 días durante toda la fase, para la fructificación las observaciones demandan tiempos distintos, pues al comienzo de la formación del fruto (primer mes) deberían hacerse observaciones semanales debido a que las transformaciones son más rápidas, luego podría extenderse a mediciones quincenales e incluso mensuales (dependiendo de la especie).

Esta necesidad de modificar los métodos para las observaciones fenológicas fue también vislumbrado por Hemingway y Overdorff (1999) al plantear que el método reconocido para coleccionar datos en estudios fenológicos puede estar afectando el diseño de los resultados, pues algunos datos no suelen tenerse en cuenta, el tamaño de la muestra y la composición de las especies también tienen efecto sobre los resultados.

Los seguimientos morfológicos y fenológicos para las fases de caída y brotación de follajes estos deben hacerse cada 8 días y para aquellas especies que tarden más de dos meses podría extenderse a observaciones quincenales. En general la fase de reposo tarda varios meses y los cambios morfológicos son imperceptibles por lo cual se podría considerar que observaciones quincenales son adecuadas.

La morfología floral es evidentemente un elemento útil para la definición y proposición de las estrategias de polinización que tienen las plantas, pues el tamaño, la forma y la disposición de algunas partes florales sugieren el fenómeno biológico de polinización que puede desencadenarse. Más aún si se tiene en cuenta que algunas plantas no son apoyadas en este proceso por agentes polinizadores tales como insectos, aves o mamíferos.

Respecto a la exigencia en el nivel de la observación es evidente que las fases de floración y fructificación son más complejas, pues los cambios que se suceden son numerosos y en ocasiones rápidos. En este sentido las observaciones periódicas son fundamentales para que la información sea confiable y precisa.

Otras fases como las de caída y brotación de follaje y el reposo pasan por cambios más lentos, de mayor duración y de menor variedad, por lo cual su seguimiento se hace más fácil y por ende una programación distinta puede hacerse para el trabajo de campo.

Fases fenológicas

Para comenzar se considera que este trabajo es válido para los individuos de estas especies que se ubican en una franja altitudinal entre 900 y 1450 m, en zona cálida del Valle interandino del río Cauca. No obstante algunas variaciones podrían presentarse en dichas fases o ritmos.

Tabla 1. Resumen de las etapas fenológicas que presentan las especies estudiadas.

Especie	Floración	Fructificación	Semillación	Reposo	Caída follaje	Brotación follaje
Anacardium excelsum	X	X	-	X	X	X
Rollinia membranacea	X	X	-	X	X	X
Trophis caucana	X	X	-	-	-	-
Genipa americana	X	X	-	-	X	X
Cupania americana	X	X	X	X	-	-
Luehea seemannii	X	X	X	X	X	X

Tres especies (50%) de las seis estudiadas son sincrónicas, ellas son: *Rollinia membranacea*, *Trophis caucana* y *Luehea seemannii*. Mientras que las otras tres fueron asincrónicas, a saber: *Anacardium excelsum*, *Genipa americana* y *Cupania americana*. Esta situación refleja que hay variación y heterogeneidad en la secuencialidad e independencia que puede existir o no entre una etapa y otra y que tanto árboles de gran talla como arbustos relativamente pequeños pueden presentar uno u otro ritmo.

Luehea seemannii presentó ritmos fenológicos precisos y delimitados en el tiempo, por lo cual puede catalogarse como la especie más sincrónica de las estudiadas. Contrario a lo ocurrido con *Anacardium excelsum* y *Cupania americana* las cuales fueron marcadamente asincrónicas, la primera por presentar dos grupos de individuos con ritmos distintos y la

segunda porque en un mismo periodo de tiempo se encontraban individuos en diferentes fases.

Semejante a lo aquí reportado fue planteado por Putz y Windsor (1987), ya que en su muestra de estudio algunas especies como *Uncaria tomentosa* y *Gouania lopuloides* fueron claramente sincrónicas y otras como *Arrabidea verrucosa* y *Bahuinia guianensis* fueron considerablemente asincrónicas.

Según Putz y Windsor (1987), los tipos de comportamiento de floración propuestos por Gentry (1974) son de gran utilidad, pero los patrones mostrados por una especie deben ser diferenciados por los mostrados por plantas individuales, por ejemplo Gentry describió a *Arrabidea patellifera* y *Phryganocydia corymbosa* como especies que florecen varias veces por año, sin embargo esto podría ser cierto para la especie como un todo, pero para algunos individuos de ésta no siempre se logró definir un patrón de floración sincrónico.

Este estudio concuerda con la anterior apreciación al menos en tres situaciones ya que en *Rollinia membranacea* se observó variación intraespecífica en la caída de follaje, esta etapa se da más rápidamente en individuos ubicados a plena exposición solar con respecto a los que se localizan bajo la sombra de otros árboles. Así mismo, en *Anacardium excelsum* se identificaron dos grupos de individuos con patrones fenológicos en épocas distintas, por lo cual se hizo necesario proponer dos calendarios fenológicos para la especie. También en *Cupania americana* se observó una marcada variación intraespecífica ya que en los meses de noviembre y diciembre del 2000 se presentaron individuos atravesando tres etapas diferentes (floración, fructificación y reposo).

Linhart et al. (1987), plantearon que aunque en un ecosistema pueden existir similitudes en la composición de las especies, los hábitats no muestran similitud en la composición de flores. Dicha afirmación se corroboró en esta investigación con *Cupania americana*, pues presentó individuos en la misma época, atravesando fases fenológicas (floración, fructificación y reposo) distintas en hábitats diferentes. La floración y fructificación ocurría de

forma sincrónica en individuos que se encontraban en áreas de ecotono donde la exposición solar era del 80%, mientras que individuos en reposo eran más frecuentes en el interior de la selva en hábitats más diversos, sombríos y con varios estratos.

De las fases fenológicas en general se puede manifestar que tanto las etapas reproductivas (floración y fructificación) como las vegetativas (reposo, caída y brotación de follaje) reportadas en otras investigaciones se evidenciaron claramente a lo largo de este estudio, sin embargo se optó por proponer una nueva fase, la semillación, para facilitar su delimitación y conocimiento.

Caída de hojas

El 68% (cuatro) de las seis especies estudiadas presentaron caída y consecuentemente brotación de follaje, sólo *Trophis caucana* y *Cupania americana* no las presentaron, lo cual evidencia que estas etapas son típicas de algunas especies y que no pueden generalizarse para todas. Estos datos permiten adicionar a las familias Moraceae (*Ficus* spp), Cecropiaceae (*Coussapoa villosa*) y Bignoniaceae (*Tabebuia* sp) ampliamente conocidas por su cambio total de follaje las familias Anacardiaceae, Tiliaceae, Rubiaceae y Annonaceae.

En *Lecythis ampla* estudiada en Costa Rica por Frankie et al. (1974), se reportó que la caída de hojas ocurre en abril y la brotación de follaje de mayo a junio. Este proceso fue observado de manera igual en la especie *Luehea seemannii*, pues todos los individuos de la región del Ocaso en el mes de abril (época lluviosa) vivían una fase intensa y completa de caída de follaje y entre mediados de mayo y junio ocurrió la brotación.

En los bosques de Moraballi, Guyana los autores David y Richards (1933), observaron que mientras algunos de los árboles emergentes fueron decíduos las lianas permanecieron siempre verdes. Una equivalencia a este fenómeno se encontró en El Ocaso pues la especie *Anacardium excelsum* presenta individuos de gran talla que corresponden a árboles emergentes y también viven una fase intensa de pérdida de follaje.

En tierras bajas cerca de Ipassa, Gabón el investigador Hladik (1978), registró menos variación en el tiempo en el que ocurría la caída de hojas de lianas que cuando se presentaba la caída de hojas en árboles. La caída de hojas en los árboles objeto de estudio presentó variaciones en el tiempo, pero no se confrontó con lianas o bejucos pues no era el objeto del trabajo, sin embargo para el caso de árboles como *Genipa americana* esta fase tubo una duración de 4 semanas, mientras que en *Rollinia membranacea* se dio de manera más lenta (8 -10 semanas).

Putz y Windsor (1987), en Barro Colorado, Panamá observaron que mientras el árbol *Machaerium milleflorum* fue decíduo por 10-12 semanas, un individuo de *Combretum decandrum* fue decíduo por 6-8 semanas, un individuo de *Pithecoctenium crucigerum* perdió sus hojas por 8-10 semanas, individuos solitarios de *Acacia bayesii*, *Combretum fruticosum*, *Aegiphila cephalophora* y *Celtis iguanaeus* fueron decíduos sólo una vez durante todo el periodo de observaciones. Resulta notoria la similitud en la duración de esta fase entre Barro Colorado y El Ocaso, pues el dato de mayor frecuencia se da en un rango de 6 a 10 semanas en ambos sitios.

Sobre la caída pareja de hojas Bullock y Solis (1990), en una investigación adelantada en México encontraron que fue sincrónica entre varias especies y que ocurrió en la parte final de junio y comienzos de julio. Sobre la misma situación Sun y Kapli 1996 encontraron que el mayor pico se presentó durante la temporada seca en Julio-Agosto en un bosque tropical montano de Rwanda. En El Ocaso la caída ocurrió también en los meses de junio a agosto, los cuales corresponden a uno de los periodos secos del año caracterizados por la presencia de vientos constantes y fuertes.

Dos situaciones adicionales se evidenciaron respecto a esta fase en El Ocaso, la primera que corresponde a aquellos individuos que pierden completamente su follaje (caducifolio sensu stricto) tal como *R. membranacea* y *G. americana*, la segunda corresponde a los que pierden parte de su copa (parcialmente caducifolio) como *A. excelsum*. Esta última especie

es muy variable ya que puede presentar individuos completamente defoliados, o individuos con fragmentos de su copa renovados y otras partes con hojas senescentes o incluso individuos en recambio de follaje y otros en floración y fructificación al mismo tiempo o individuos que iniciaban su caída desde la base de la copa y se extendía progresivamente hacia el ápice o también se iniciaba en cualquier lugar de ella.

Contrario a la caída de follaje Lott et al. (1987), encontraron cuatro especies que nunca fueron registradas completamente sin hojas tales como: *Cynometra oaxacana*, *Brosimum alicastrum*, *Ficus mexicana* y *Thovinidium decandrum*. En este estudio *Trophis caucana* y *Cupania americana* fueron las que no presentaron caída de follaje, su recambio foliar fue constante y progresivo durante todo el año y por consiguiente siempre estuvieron verdes, pues la renovación de sus hojas se dio de manera parcial y poco notoria y por ende no puede asimilarse, por su intensidad, a una fase fenológica.

En síntesis la caída de follaje en El Ocaso ocurrió a mediados del año, en el periodo seco, dura de 4 a 10 semanas, cuatro de las especies la presentaron de forma masiva y por lo general una sola vez al año, no obstante fuertes variaciones pueden encontrarse sobre su periodicidad y duración.

Brotación de follaje

Bullock y Solis (1990), reportan varias especies que producen hojas nuevas solamente en invierno, entre ellas *Plumeria rubra*, *Comocladia engleriana*, *Spondias purpurea*, *Sciadodendron excelsum*, *Ceiba aesculifolia*, *Bursera arborea*, *B. heteresthes*, *Jacaratia mexicana*, *Cochlospermum vitifolium* y *Cnidocolus spinosus*, sin embargo estas especies tuvieron un comportamiento atípico ya que abrieron yemas vegetativas en la estación seca, usualmente en mayo. Un comportamiento que podría considerarse igualmente atípico ocurrió en *Anacardium excelsum* en la región del Ocaso e incluso en otras áreas de Colombia ya que a nivel de la especie se pueden diferenciar dos grupos con ritmos separados.

Lott et al. (1987), hallaron tres especies que perdieron sus hojas por parejo y tuvieron hojas nuevas al comienzo de la estación seca, tales como: *Coccoloba liebmanni*, *Foschhammeria pallida* y *Jacquinia pungens*. En El Ocaso de las seis especies estudiadas cuatro presentaron una brotación de follaje marcada, ellas fueron: *Anacardium excelsum*, *Genipa americana*, *Luehea seemannii* y *Rollinia membranacea*, sin embargo esta etapa se da en periodos húmedos y lluviosos durante casi todo el año a excepción de junio a agosto.

La brotación es una fase variable en su presentación pues si la pérdida foliar es masiva la brotación se comporta de igual forma y si es parcial la brotación también lo es. Esto muestra una estrecha correlación entre estas dos fases y por ende se deduce que la intensidad de la brotación depende de la intensidad de la caída.

En síntesis esta fase es variable, puede durar de 4 a 8 semanas, según la especie se pueden dar 1 o más brotaciones al año, se inicia en aquella zona de la copa del árbol que se defolió primero, su intensidad es variable, ya que toda la planta puede presentar brotación de forma simultánea o sólo algunos fragmentos de ella, no siempre es sincrónica entre los individuos de una misma especie y no solamente se da por factores innatos de la especie sino también por factores externos como la herbivoría.

Floración

Linhart et al. (1987), argumentaron que los bosques son probablemente variables debido a que muchas de las especies tienen periodos de floración muy cortos. Los autores de esta investigación no podrían afirmar que periodos cortos de floración determinen la variabilidad de un bosque, sin embargo se comprobó que el periodo de floración de las especies que se mencionan aquí es muy corto (1-2 meses), mientras que las otras fases fenológicas (reposo y fructificación) son mucho más largas.

Linhart et al. (1987), encontraron diferencias notables que ocurren en la producción de flores y néctar. La relativa tasa baja de floración en los bosques y la alta concentración en los claros formados por la caída de árboles fue notado por Aubréville (1938), Richards (1952), Belt

(1985) y Brokaw (1985b). Este fenómeno probablemente está asociado con el incremento de disponibilidad de luz en los claros, lo que permite niveles más altos de fotosíntesis y el aumento anticipado de los nutrientes necesarios para la producción de flores y frutos (Chazdon y Fetcher 1984).

De acuerdo a las observaciones de campo realizadas aquellas especies que tienen individuos en zonas de ecotono presentaron una floración más abundante en comparación con aquellos localizados en el interior de la selva. Dado que no se realizaron evaluaciones en claros no se puede argumentar sobre esta hipótesis, sin embargo es evidente que zonas de claros y de ecotono ofrecen una mayor disponibilidad lumínica y que posiblemente una mayor cantidad de aves y de insectos se encuentran en ellos.

Putz y Windsor (1987), encontraron que el comportamiento de la floración varió grandemente entre 43 especies de lianas estudiadas, algunas plantas no florecieron durante los 12 meses de observación, tales como *Acacia bayesii* y *Combretum decandrum*, mientras que en otras especies al menos un individuo tuvo varios episodios de floración, tales como *Serjania mexicana* y *Arrabidaea verrucosa*.

Lo anterior, contrasta con este trabajo al encontrar que todas las especies arbóreas observadas (6) presentaron al menos un episodio de floración anual e incluso varios (3 o más) como sucedió en *Genipa americana* o como se dio en *Trophis caucana*, que tuvo floración durante todo el año.

Putz y Windsor (1987), manifiestan que un patrón común dentro de las especies observadas es que mientras los individuos presentan flores, la presencia de partes vegetativas es conoespecífica, tal como se vio en *Maripa panamensis* y *Pithecoctenium crucigerum*. Igual situación se observó en El Ocaso en todas las especies estudiadas, pues la floración siempre estuvo acompañada de partes vegetativas (hojas) y en ningún momento se evidenció un fenómeno similar al de los guayacanes (*Tabebuia* spp) donde la floración se da una vez el árbol ha perdido toda su copa.

Sun y Kapli (1996), encontraron que los picos de floración se dieron al comienzo de cada año calendario, pero estas observaciones fueron inconsistentes con el patrón general presentado por la comunidad.

Gentry (1974), propuso la existencia de unos pocos patrones distintos de floración en las lianas y en los árboles de Bignoniaceae, basado en datos tabulados de colecciones de herbario y por registros de número de flores producidas en un mismo tiempo por las plantas del bosque.

Como consecuencia de las observaciones adelantadas se puede estimar como lo menciona Gentry y otros investigadores que sean pocos los patrones de floración en las plantas, ya que un patrón típico ocurre cuando el episodio se da de forma masiva en toda la copa, tal como *Cupania americana* y *Luehea seemannii*, un segundo patrón se identifica cuando es fragmentada, es decir en solo algunas ramas de la copa, por ejemplo *Genipa americana* y *Trophis caucana*.

Además de estos dos patrones se podría considerar aquel patrón donde la floración se concentra en algunas franjas transversales de la copa, por ejemplo en especies que florecen de arriba hacia abajo o viceversa y el patrón que se puede presentar cuando una parte del árbol está expuesta a plena luz solar y otra no, lo cual puede provocar una floración de tipo lateral, que conlleva a una acumulación de flores e inflorescencias en uno de los costados de la copa.

En síntesis este estudio permite plantear que la floración es un fenómeno común en la zona, probablemente se da de forma independiente entre las especies, es variable en su intensidad y duración, para las especies estudiadas se presenta durante todo el año, pero sin embargo se pueden diferenciar dos picos, abril a junio y octubre a febrero, estos dos picos se inician en las épocas de lluvias y finalizan a mediados de la época seca.

Fructificación

En *Rollinia membranacea* existe una alta variación en el desarrollo morfológico ya que es frecuente observar fenómenos de decrecimiento o de estancamiento en partes vegetativas (hojas) y reproductivas (flores y frutos), se presume que son causadas por factores fisiológicos y variaciones climáticas

Por lo general esta especie presenta una floración abundante, a nivel de cada yema axilar suelen originarse 3 flores de las cuales sólo una o en ocasiones ninguna alcanza la madurez, debido a la fragilidad del pedicelo los vientos fuertes y lluvias aumentan la caída de ellas y esto genera dificultades para los seguimientos fenológicos y la producción de frutos se ve alterada, por lo cual gran parte de la inversión energética que hace la planta se pierde.

El fruto desde recién formado igualmente es atacado por ácaros, lo que provoca un alto deterioro de los mismos, deformaciones, resequedad y la pérdida de la viabilidad del fruto. Estos dos aspectos deberían ser considerados y tratados en proyectos que busquen la vinculación de la especie a actividades productivas y comerciales, pues el fruto sin duda posee potencialidades alimenticias, tanto por su tamaño como por su palatabilidad.

En muchas plantas los insectos juegan un papel importante en el proceso de polinización, sin embargo en el Anón hay un coleóptero de tamaño mucho mayor al de la flor que se come los pétalos y en ocasiones tumba la flor provocando con ello disminución en el número total de frutos y desgaste energético para la planta. No todos los insectos que la visitan provocan tal deterioro ya que especies de mariposas, avispas y abejas cumplen papeles más nobles y contribuyen a su reproducción.

Putz y Windsor (1987), reportan que la fructificación en las especies de lianas se concentraron en la estación seca pero mostraron un segundo pico durante la parte final de la época lluviosa. La fructificación de 14 especies con frutos carnosos se distribuyeron a través del año, con un visible incremento durante la estación seca en Barro Colorado, Panamá.

Todas, menos una de las 7 especies que poseen frutos secos fructificaron durante la estación seca y durante el primer mes del periodo lluvioso.

Este trabajo involucró dos especies con frutos secos dehiscentes como *Cupania americana* y *Luehea seemannii*, en ambas la fase de fructificación tiende a coincidir con las épocas secas (noviembre-marzo), pues estas favorece la maduración, dehiscencia y dispersión de la semilla.

Sharp y Spraghe (1967), encontraron que la producción de frutos en individuos distintos de roble blanco es variable, ya que algunos pueden producir grandes cantidades y otros cantidades bajas en el mismo sitio. Consideran por esto que el potencial de fructificación es una característica innata de cada árbol, mostrando un amplio rango en árboles que crecen en zonas abiertas o cerradas. Además afirman que árboles estériles o con bajo potencial de fructificación pero con un buen crecimiento anual se han desarrollado en los mismos lugares de árboles con buen potencial de fructificación y que por ende la variación en la fructificación no puede asignarse al sitio.

Matthews (1963), reportó que algunos árboles del bosque tienen una precocidad inherente en la fructificación mientras que otros no la tienen. Al respecto Baldwin 1942 considera que las causas de la periodicidad pueden ser inducidas o innatas. La inducida es causada por influencias ambientales y la innata por fluctuaciones fisiológicas y hereditarias.

Sharp y Spraghe (1967), consideran que la naturaleza cíclica del roble blanco con alta producción de frutos se debe a factores inducidos. En árboles de bosque y arbustos cuando la floración no ocurre durante el primero, segundo o tercer año después de una alta fructificación la naturaleza cíclica se debe a condiciones innatas debido a que las yemas florales no fueron formadas.

Sharp (1958), plantea que el roble rojo, el escarlata y otras especies del grupo del roble blanco raramente fructifican igualmente en todos los árboles, en su lugar se da un patrón de rotación de variación alterna.

Esta investigación corrobora las anteriores hipótesis de varias formas:

A nivel de las especies que se manejaron en este estudio sólo *Genipa americana* y *Rollinia membranacea* presentaron un patrón de fructificación variable a nivel de individuos, así como en la intensidad, algunos árboles dieron fructificaciones del 80-100%, mientras que otros sólo alcanzaron un 30% o menos a pesar de localizados en la misma área, lo cual podría interpretarse como un patrón de rotación de variación alterna.

Respecto a las causas que determinan la fructificación se concuerda en que se debe a factores inducidos e innatos, los primeros representados en la zona de estudio por variaciones en la precipitación, intensidad lumínica alta, periodos secos prolongados y las innatas por el estado de desarrollo de los individuos y la constitución específica e interna de cada planta.

En El Ocaso se encontró un fenómeno similar al planteado por Sharp y Spraghe (1967), sobre intensidades altas de fructificación seguidas por bajos niveles o incluso suspensión de la formación de frutos en las temporadas siguientes. Tal caso se observó en el Caracolí, pues después de presentar en 1999 un periodo de fructificación masiva tuvo un descenso considerable en la producción de frutos en el año 2000, lo cual puede explicarse como:

- Existe un proceso de rotación alterna a nivel de esta fase.
- La elevada inversión energética en un periodo de fructificación no permite el restablecimiento fisiológico de la planta y por ende hay una baja en el periodo siguiente.

- La variación climática de un año a otro puede provocar condiciones menos aptas para la nutrición de la planta y la subsecuente formación de frutos.
- Modificación en la eficiencia de la polinización por disminución en los agentes polinizadores, por factores ambientales extremos o por alteración de los ritmos típicos y específicos de cada especie o incluso por alteraciones fitosanitarias ocasionadas por plagas y enfermedades.

Guard y Wean (1941), reportan que solo las ramas de tulipán expuestas a la luz solar producen frutos, los robles blancos que crecen en zonas abiertas, fructifican uniformemente, mientras que aquellos que crecen debajo del dosel producen frutos sólo en las ramas que están expuestas a la intensidad lumínica directa.

Algo similar al fenómeno antes descrito se pudo observar en el Caracolí (*Anacardium excelsum*), ya que las ramas que se ubicaban bajo la copa de otros árboles vecinos no presentaron una floración y una fructificación de igual grado a las ramas que estaban a plena exposición lumínica.

Guard y Wean (1941), argumentaron que las ramas más bajas de los robles tienen mayor potencial de fructificación.

Esta hipótesis no pudo ser confirmada con las especies que se estudiaron pues las fructificaciones ocurridas se dieron de manera uniforme en unos individuos e irregular en otros sin evidenciarse un patrón de distribución de esta fase fenológica a nivel de la copa de los árboles, no obstante en el Caracolí, algunos individuos iniciaban la fructificación hacia la base de la copa, pero luego se extiende hacia la parte alta.

Bullock y Solis (1990), en un estudio realizado en México plantean que la presencia de frutos en diferentes estados de desarrollo fue más grande al comienzo y hasta la mitad de la estación seca, más que en la estación húmeda, sin embargo, hubo un segundo pico, aunque menor en agosto.

Genipa americana es la única especie de las estudiadas en la que se encontraron frutos en diferentes estados de desarrollo durante todo el año, debido a dos factores, el primero por el lento crecimiento y el segundo por la floración constante (3-5 veces por año), pero no podría correlacionarse o responsabilizarse a variaciones climáticas.

James y Kannan (1999), propusieron que las comunidades de *Ficus* producen frutos azucarados durante todo el año debido a que sus patrones de fructificación son estacionales, de tiempos cortos, además la fructificación constante ofrece una mayor disponibilidad de alimentos a aves y otros frugívoros, jugando un papel importante en el mantenimiento de la comunidad aviaria frugívora. Algo similar en cuanto a la disponibilidad de frutos fue encontrado en *Lecythis ampla* por Frankie et al. (1974), quienes reportaron que la floración se da de mayo a julio y la madurez del fruto de marzo a abril en Costa Rica, hay un lapso de 8-10 meses entre la floración y el desarrollo del fruto.

En El Ocaso, varias especies contribuyeron de manera notable en la alimentación de la fauna con los frutos producidos, veamos:

- El Caracolí tiene dos grupos de individuos que fructifican en meses distintos con lo cual se garantiza la disponibilidad de los mismos para el mono aullador (*Alouatta seniculus*) al menos dos veces al año, durante 4 meses. Este aparente desorden por la asincronía de la especie se convierte pues en factor de éxito para la fauna, ya que se duplica el tiempo en el que está disponible este valioso alimento.
- El Mestizo es una de las especies que presenta alta fructificación, lo cual genera un agrupamiento de aves (mirra, siriries y otros) a su alrededor de manera constante, al menos dos veces al año por un periodo de 6 meses.
- La Jagua es la especie de las estudiadas que mayor tiempo presenta frutos (todo el año), en sus ramas, los cuales son alimento para insectos y el hombre, como también lo serán para otros mamíferos. Fenómeno similar ocurre con el Anón, sin embargo sólo presenta frutos durante 3 meses.

En síntesis la fructificación es una fase común para las especies evaluadas, es variable en su intensidad y duración, puede durar 2 meses o todo el año, puede ser distinta de un año a otro, es fundamental para la alimentación de la fauna, tiene una alta correlación con la fase de floración, está determinada por condiciones innatas e inducidas, varía intraespecíficamente en una misma área y puede ser sincrónica o asincrónica.

Semillación

A dos especies (*Cupania americana* y *Luehea seemannii*) que presentaron fruto seco dehiscente se les ha considerado que poseen una etapa fenológica adicional a las demás denominada liberación de semillas o semillación. Una vez los frutos han alcanzado su máximo desarrollo se inicia de manera simultánea en toda la copa del árbol la apertura del fruto y la liberación de las semillas, este proceso tarda de 5-30 días y como proceso es completamente independiente de las demás fases que vive, en especial la de fructificación, pues los frutos inician su formación, luego pasan a un periodo de crecimiento y finalmente a una etapa de maduración, después de esta última entra a una nueva fase que es la semillación.

Esta propuesta de establecer una nueva fase fenológica concuerda con la hipótesis de Sharp y Spraghe (1967), quienes afirman que para evitar confusión en los ciclos de las plantas, la floración y la fructificación deben ser consideradas separadamente.

Se considera que esta fase puede ser válida y extenderse para todas aquellas especies que presentan frutos secos y que además son dehiscentes, pues estas dos condiciones le proporcionan similitudes y diferencias que permite presumir un comportamiento similar al momento de la maduración y la liberación de las semillas, cosa que no sucede en especies con frutos carnosos o múltiples, pues en ellos la dispersión de la semilla va acompañada de todas las demás partes del fruto.

Así mismo, se considera que es válida la proposición de esta nueva fase para los estudios fenológicos porque es reconocible en tales especies dos hechos fundamentales que la determinan, al igual que se tienen en cuenta para otras fases fenológicas. Dichos hechos son: 1. Un porcentaje alto de los individuos y de la especie en general que estén atravesando por un mismo proceso (producción de flores, producción de frutos, caída y brotación de hojas y liberación de semillas) y 2. La aparición de cambios morfológicos específicos durante un tiempo determinado, como en este caso sería la apertura del fruto y la consecuente liberación de las semillas.

El 50% de 22 especies que poseen semillas dispersadas por el viento fructificaron en la estación seca y la mayoría de las demás lo hicieron al comienzo de la estación húmeda, mayo a junio (Putz y Windsor, 1987). Estos mismos autores plantean que en Barro Colorado, Panamá la estación seca está caracterizada por vientos fuertes, condición que es ventajosa para el movimiento de los propágulos dispersados por el viento.

En *Luehea seemannii* la liberación de semillas tipo sámara (semilla alada) se dio en la época seca y es evidente que el viento las disemina lejos de los parentales, lo cual corrobora las observaciones de Putz y Windsor (1987).

Baldwin (1942), afirmó que la periodicidad en la producción de semillas en los árboles resulta de influencias ambientales y no de condiciones fisiológicas innatas o funciones heredadas. Esta hipótesis no es compartida por los autores de esta investigación ya que durante dos años de observaciones se identificaron procesos cíclicos relativamente estables en varias especies, los cuales difícilmente podrían estar determinados exclusivamente por condiciones ambientales

Sun y Kapli 1996 dicen que cuando las especies fueron agrupadas por el tamaño de la semilla, el grupo de semillas grandes mostró gran variación temporal en la abundancia de los frutos (grandes variaciones estacionales), con respecto al grupo de semillas pequeñas, sin

embargo al examinar las especies individualmente tal relación no se dio, por lo cual se consideró que el tamaño de las semillas no puede explicar la variación en la fructificación.

Si bien no era un objetivo de este proyecto el evaluar el tamaño de la semilla y su influencia sobre la abundancia de frutos se puede comentar que tanto las especies que poseen frutos grandes (la Jagua y el Anón), como las de frutos pequeños (Mestizo y guácimo negro) tuvieron fructificaciones abundantes y cíclicas, por lo que podría presumirse que no exista una relación entre estas variables.

La observación, el seguimiento y evaluación a las fases de fructificación y semillación adquiere mayor sentido por el papel que ellos juegan en los planes de propagación y reforestación, por ello se propone como temporadas adecuadas para tal actividad las siguientes:

Tabla 2 Meses óptimos para la recolección de frutos y semillas en la región del Ocaso para seis especies vegetales.

MESES	ESPECIES
Marzo a Julio	<i>Anacardium excelsum</i> , <i>Cupania americana</i> y <i>Luehea seemannii</i>
Septiembre	<i>Rollinia membranacea</i> y <i>Anacardium excelsum</i>
Todo el año	<i>Trophis caucana</i> y <i>Genipa americana</i>

En síntesis la semillación es una fase fenológica caracterizada por la liberación de semillas una vez ocurre la apertura del fruto, se propone para especies con frutos secos dehiscentes, tiende a presentarse en los periodos secos y de vientos que favorecen la apertura y la dispersión de las semillas.

Reposo

Las especies *Anacardium excelsum* y *Luehea seemannii* fueron las especies que presentaron los mayores periodos de reposo, lo cual podría indicar la necesidad que tienen estas especies de hacer una amplia preparación para afrontar las etapas posteriores. *A. excelsum* continúa con caída y brotación de follaje y *L. seemannii* sigue en floración, en

ambos casos es evidente que la inversión de energía es alta y por tanto un reposo extenso en el tiempo podría favorecer la acumulación de nutrientes y la recuperación de la planta de las etapas fenológicas antes vividas.

Es una fase relativamente común para todas las especies, sin embargo en *Genipa americana* y *Trophis caucana* aparentemente no suceden o el reposo es tan corto que puede pasar inadvertido, pues tiende a haber floración y fructificación durante todo el año.

Para las especies *Cupania americana* y *Rollinia membranacea* esta fase posiblemente representa una "inactividad" de 1-2 meses de duración, sin embargo, no se puede descartar que por no observarse cambios físicos externos la planta no tenga ninguna actividad tal como acumulación de energía y preparación para el cumplimiento de fases posteriores. En síntesis el reposo es una fase variable en su duración, para algunas especies es larga (4-5 meses), para otras es corta (1-2 meses) y en otras no se diferencia.

Calendarios fenológicos

Tabla 3. Resumen de la duración (en días) de las etapas fenológicas que presentan las especies estudiadas.

Especie	Floración	Fructificación	Semillación	Reposo	Caída follaje	Brotación follaje
Anacardium excelsum	30-45	45-60	-	120	30-40	25-30
Rollinia membranacea	60	90-120	-	30-60	60-75	120
Trophis caucana masculina	33-45	-	-	-	-	-
Trophis caucana femenina	70-105	35-47	-	-	-	-
Genipa americana	60-90	240-333	-	-	30	30
Cupania americana	90-105	60-75	30	60	-	-
Luehea seemannii	30-45	90-120	60-90	180-210	30	45-60

De esta tabla se observa que la duración de la fase de floración tiende a ser similar (30-45 días) para las especies *A. excelsum*, *T. caucana* de sexo masculino y *L. seemannii*. El desarrollo floral de mas larga duración se da en *C. americana* y *T. caucana* de sexo femenino (70-105 días).

De igual forma la fructificación se podría separar en 3 categorías por la duración, un primer grupo de ciclo corto (35-75 días) conformado por *T. caucana*, *A. excelsum* y *C. americana*; el segundo grupo de ciclo medio (90-120 días) para *R. membranacea* y *L. seemannii* y el tercer grupo de ciclo largo (más de 240 días) para *G. americana*.

Respecto al reposo se identifica que la especie con periodo más largo de reposo fue *L. seemannii*, ya que permanece así por mas de 6 meses del año.

De las especies que presentaron caída de follaje, *R. membranacea* permaneció por mayor número de días (60-75), mientras que las otras tres oscilaron entre 30-40 días. En cuanto a la brotación se diferencian 3 grupos, el primero conformado por *A. excelsum* y *G. americana* que tardan de 25-30 días, el segundo compuesto por *L. seemannii* con 45-60 días y el tercero por *R. membranacea* con 120 días.

Tabla 4. Resumen de las etapas fenológicas y los meses de año en que se presentan en las especies estudiadas del Ocaso.

Especie	Floración	Fructificación	Semillación	Reposo	Caída follaje	Brotación follaje
Anacardium excelsum	abr-jul, oct-ene abr-jun	feb-mar, ago-sep jul-sep	-	Abr-jul, oct-ene oct-nov	Mar, sep Feb-mar	Mar, sep Feb-mar
Rollinia membranacea	ene-dic feb, jun, oct	ene-dic ene-dic	-	-	-	-
Trophis caucana	abr-may, oct-	abr-ju, oct-dic	jun-jul,dic-ene	ene-mar,jul-sep	ene,may, sep	ene,may,sep
Genipa americana	nov	feb-abr	abr-jun	jun-oct	-	-
Cupania americana	dic-ene				abr, oct-dic	may-jun
Luehea seemannii						

De la tabla anterior se deduce que la floración se presenta durante todo el año, pero sin embargo se pueden diferenciar dos picos, uno entre abril y junio y otro entre octubre y febrero, estos dos picos se inician en las épocas de lluvias y finalizan a mediados de la época seca. Las especies *A. excelsum*, *R. membranacea* y *C. americana* son las que florecen aproximadamente en los mismos meses.

De la fructificación se infiere que entre febrero y abril y entre agosto y septiembre se encuentran los periodos con mayor número de especies fructificando (4), no obstante es

evidente que durante todo el año hay disponibilidad de frutos pues otras especies (2-3) viven en los demás meses del año el mismo proceso. Respecto a la semillación se detectan dos picos, uno entre abril y julio y otro entre diciembre y enero, los cuales coinciden con los periodos secos.

En cuanto a la fase de reposo esta se da manera más notoria hacia el segundo semestre del año, no obstante durante los 12 meses se pueden encontrar especies distintas en esta fase. De la etapa de caída de follaje se nota que esta no ocurre en el periodo más seco del año, como lo son los meses de junio a agosto. Igualmente la brotación no se presenta durante este mismo periodo.

Tomando como base los datos de las dos tablas anteriores fue que se construyeron los calendarios fenológicos presentados en el capítulo de resultados, los cuales deben ser interpretados como parciales ya que se requiere hacer observaciones en otras regiones de país donde crece la especie para tener datos del comportamiento global de su fenología, especialmente de los extremos altitudinales sobre los cuales se localizan individuos de tales especies.

A pesar de las fuertes y constantes variaciones que se observaron en las etapas los calendarios que se construyeron han sido globalizados con miras a lograr una mejor presentación de los ritmos que cada especie atraviesa. No obstante no debe descartarse la posibilidad de que alguna de las especies presente una fase en un tiempo distinto al propuesto debido a que factores externos y extremos pueden llegar a desencadenar alteraciones en los ritmos cíclicos anuales.

Aspectos climáticos

Precipitación:

Al sobreponer cada uno de los calendarios con las curvas de precipitación para los años 1999 y 2000 se deduce, a nivel global, que tanto en los picos de altas precipitaciones como en los de bajas precipitaciones las especies vegetales estudiadas atraviesan por etapas fenológicas distintas, tanto vegetativas como reproductivas, lo que demuestra gran variedad en los ritmos con respecto a la precipitación.

Haciendo un análisis más específico se evidencia para el Caracolí que los dos picos de menores precipitaciones coinciden con la parte final de las etapas de floración y reposo. Para el Anón se observa que en el primer pico de máximas lluvias está en floración y en el segundo pico vive la etapa final de fructificación, mientras que en los picos de menores lluvias primero presenta la caída de follaje y luego el inicio de la fructificación.

Con respecto a la Jagua se nota que los dos picos de máximas lluvias coinciden con la caída y brotación de follaje. De el Mestizo se deduce que la etapa de semillación se da en los dos picos de menores precipitaciones, mientras que en el primer periodo de máximas lluvias la especie se encuentra en floración y fructificación y en el segundo pico vive la parte final del reposo y el comienzo de la segunda floración y fructificación.

Finalmente para el Guácimo Negro se observa que en los periodos secos primero se da floración y a mitad de año el reposo, mientras que el primer periodo de máximas lluvias coincide con semillación, caída y brotación de follaje y el segundo periodo con reposo.

Stiles (1978) y Dressler (1981) citados por Godines (1996) plantean que las lluvias son el principal factor que delimitan las estaciones en los trópicos. Además indican que las plantas de áreas tropicales con distintas temporadas secas y húmedas probablemente muestran sincronía en los ciclos de floración.

Sharp y Spraghe (1967), realizaron un análisis estadístico sobre la precipitación mensual entre 1949 y 1962 en Pennsylvania y no encontraron relación directa ni con buenas ni con épocas pobres de fructificación del roble.

Morellato y Leitao (1996), plantean que las lianas leñosas en un bosque del suroeste del Brasil presentaron dos picos de floración. El pico menor fue en marzo, en la época de transición de la estación húmeda a la seca y el pico mayor se presentó en octubre durante la transición de estación seca a húmeda. Para las herbáceas el pico de floración fue en el mes de abril.

Prance y Mori (1979), encontraron que dos especies de Lecythidaceae que son simpátricas *Corythophora alta* y *C. rimosa* florecen y fructifican en tiempos diferentes del año. *C. alta* florece de octubre a abril y los frutos maduran entre junio y septiembre mientras que *C. rimosa* florece de febrero a octubre con un pico en noviembre y madura los frutos de agosto a febrero.

Borchet (1983), plantea que la formación de inflorescencias terminales en *Cedrela mexicana*, *Cordia glabra* y *Tabebuia ochrea* regularmente ocurre al finalizar la fase de crecimiento vegetativo y está controlado por factores internos correlacionados con cambios ambientales. Además propone que para muchos árboles tropicales, particularmente aquellos que crecen en climas estacionales, el desarrollo de la floración es discontinua i.e. iniciada la floración la antesis es separada por un periodo prolongado de reposo y tiene que ser controlado separadamente. Las observaciones periódicas de la antesis floral en árboles tropicales está ampliamente determinada por cambios estacionales en el nivel del agua de los árboles.

Williams y Myers et al. (1999), plantean que en una sabana tropical ubicada al norte de Australia donde las especies arbóreas dominantes son *Eucalyptus miniata* y *Eucalyptus tetrodonta* los picos en los periodos de floración se dieron hacia la mitad de la época de calor en los meses de Julio-Agosto y durante la temporada de transición de la época seca a la húmeda durante los meses de Octubre -Noviembre. Además plantean que el pico de la actividad reproductiva se da durante el verano tardío, cuando la maduración de los frutos y la dispersión de semillas ocurre en la primer temporada de lluvias, en la mayoría de las

especies la germinación y el establecimiento potencial de semillas se ven afectadas por las primeras lluvias que inician la temporada húmeda.

Sun y Kaplin et al. 1996 estudiaron la fenología de 568 árboles de 49 especies que producen frutos carnosos en un bosque montano en Rwanda entre enero de 1991 y enero de 1993. Los picos de fructificación mas altos se dieron durante la temporada húmeda en Marzo-Mayo, presentando el pico de menor tamaño en la temporada de verano en Julio-Agosto. Un periodo de fructificación reducida ocurrió al comienzo de cada año del calendario, durante un corto periodo seco.

Mori y Kallunki (1976), plantearon que la floración de *Gustavia superba* es aparentemente determinada por una baja en la humedad en el suelo, la floración ocurre luego de varias semanas sin lluvias.

De lo anterior, se puede afirmar al analizar globalmente el efecto de la precipitación (alta o baja) en la fenología de las especies vegetales que existe una amplia variación en cuanto a las fases que se pueden dar en los periodos lluviosos y secos, lo cual obliga a profundizar en los análisis específicos, es decir a evaluar el comportamiento de cada especie con respecto a esta variable climática.

Brillo solar:

De igual forma para el brillo solar del año 2000 se deduce globalmente que en el periodo de mayor intensidad se presentan tres grupos, el primero conformado por aquellas que viven caída y brotación de follaje y que corresponde a las especies *Genipa americana* y el grupo I de *Anacardium excelsum*; el segundo grupo presenta fructificación y se da en las especies *Rollinia membranacea* y el grupo II de *A. excelsum*, a lo cual podría sumarse las especies *Genipa americana* y *Trophis caucana* que viven esta etapa durante todo el año y el tercer grupo está en fase de reposo y lo conforman *Cupania americana* y *Luehea seemannii*.

Llama la atención el hecho de que durante el pico de mayor intensidad lumínica ninguna de las especies estudiadas vive la etapa de floración, pues esta se presenta antes o después, pero en ningún caso coincide con tal pico.

Es notoria la alta coincidencia que da entre la precipitación y el brillo solar, en el sentido de que cuando las precipitaciones son más bajas, el brillo es mas alto, asunto que puede considerarse como lógico puesto que en los meses de julio y agosto la nubosidad es baja y por ende una mayor irradiación puede llegar a la tierra.

Temperatura:

Sharp y Spraghe (1987), al medir la temperatura nocturna o nictotemperatura y la fototemperatura o temperatura diurna encontraron que la temperatura del aire cambió marcadamente entre el amanecer y las 8 am. y entre las 6 pm. y el anochecer con una estabilización del fotoperiodo cerca de las 8 am y de la nictotemperatura cerca de las 9 pm. En el roble blanco los periodos de bajas temperaturas del aire fueron los responsables de bajas fructificaciones mientras que altas temperaturas en abril seguidas de declives con mucho frío en la noche, al comienzo de mayo, produjeron buenas cosechas.

De acuerdo a Sharp y Spraghe (1967), los datos de movimientos del viento durante 13 a 14 años en Pennsylvania no afectaron considerablemente a los robles blancos debido a que ellos son polinizados por el viento y el polen es diseminado así mismo. También encontraron que vientos fuertes provocan una fluctuación en la temperatura diaria de 6 grados Fahrenheit, ya que esta varió de 48 a 54 grados.

Sharp y Spraghe (1967), reportan que los periodos de temperaturas cálidas favorecen el proceso de desarrollo de las flores masculinas y la liberación de polen, mientras periodos fríos pueden favorecer el desarrollo del ovario y su fertilización.

En *Trophis caucana* se determinó la presencia de individuos dioicos (sexos separados en individuos distintos), los masculinos por lo general se hallan distanciados de los femeninos, lo

que hace que insectos, vientos y corrientes de aire que circulan por la selva sean fundamentales para el transporte de polen. Igualmente, en esta especie las flores masculinas se agrupan en cabezuelas y cada flor dispone de un mecanismo tipo catapulta que expulsa el polen al aire una vez las anteras han alcanzado su madurez.

Aunque no se dispuso de datos de temperatura del área de estudio se sabe que esta oscila entre 17 y 33 grados centígrados y un promedio de unos 25 grados, lo cual permite manifestar que esta variable podría acelerar un poco los ritmos fenológicos, favorecer la dehiscencia de los frutos secos e incluso podría acelerarse la caída de las hojas y por ende la senescencia de las mismas. Todos estas presumibles alteraciones podrían darse debido a que el rango de variación de la temperatura es muy amplio y que en general es cálida.

Variaciones extremas del clima:

En cuanto a la fructificación Morellato y Leitao 1996 definieron que en las lianas leñosas fueron muy estacionales, presentando un pico al final de la estación seca (Julio-Agosto). Para las herbáceas la fructificación fue muy poco usual con un pequeño pico en marzo, esta diferencia fue relacionada con una baja precipitación y una marcada caída de hojas que ocurre en la estación seca donde los fuertes vientos favorecen la dispersión. Las especies arbóreas mostraron un patrón de fructificación continuo a lo largo de un año, en cuanto a las especies de lianas estas presentaron un pico de fructificación al final de la estación húmeda.

Sharp y Sprague (1967), no encontraron correlación estadística entre la humedad relativa y la producción de bellotas en el roble blanco, sin embargo, notaron que vientos fuertes y secos y altas fototemperaturas desecan los estigmas y causan una apertura prematura del polen.

El hecho de que la floración se vea alterada por cambios fuertes en la temperatura provocados por tormentas tropicales fue reportado por Kerling (1941); Holtum (1953); Went (1957) y Richards (1970).

De lo anterior se desprende que en general variaciones fuertes en clima pueden darse, tal como sucedió en el área de estudio con situaciones como aguaceros torrenciales (mayores de 100 mm), vientos fuertes (julio-agosto), periodos más prolongados de lluvias (cerca de cinco meses) o mas cortos (dos meses o menos) y calor alto(hasta 35 grados centígrados). Este tipo de alteraciones dificulta el nivel de correlación del clima con cada una de las etapas fenológicas, a lo cual puede sumarse las fuertes variaciones intra e interespecíficas de las plantas.

Factores varios que se relacionan con la fenología:

La inducción de la floración en las plantas tropicales has sido atribuido al fotoperiodo por McClelland (1924); Allard (1935); Bunning (1948); Njoku (1958); Hopkins (1963); Murashige (1966); Lawton y Akpan (1968); a la reducción en la humedad del suelo por Mori y Kallunki (1976); y a la reducción del estrés por agua por Went (1957); Alvim (1960 y 1964).

En términos similares Toumey y Korstian (1937), atribuyeron la variabilidad en el rendimiento de la fructificación en los árboles de bosque a la disponibilidad de agua, condiciones del suelo, nutrición del árbol, crecimiento de la raíz y crecimiento de los árboles adyacentes, a la variación del clima en la fase de crecimiento y a las características genéticas.

Sharp y Spraghe (1967), encontraron que aspectos meteorológicos afectaron la producción de bellotas del roble blanco (*Quercus alba*) en Pennsylvania, USA, entre los cuales se destaca la temperatura del aire, humedad relativa, movimiento del aire, precipitación y un déficit en la presión del vapor.

Godínes (1996), quien estableció que la fenología de la floración en orquídeas que crecen al occidente de México muestran patrones que pueden ser influenciados principalmente por la lluvia, las temporadas de sequía, la disponibilidad de energía y el hábito, es decir que son varios los factores que afectan la floración en los vegetales.

De lo anterior, se desprende que en general las condiciones climáticas en ciertos momentos pueden estar correlacionadas con las fases fenológicas, pero en otros momentos se presentan variaciones y desfases que dificultan el establecimiento de tal correlación.

8. CONCLUSIONES

- Las etapas fenológicas de las especies y de los individuos de una misma especie no se presentan de igual forma, es decir que son variables en duración e intensidad.

- Las etapas fenológicas más comunes en las especies estudiadas fueron: Floración, fructificación y reposo.
- Las fases de floración y fructificación son más complejas y demandan mayor tiempo de seguimiento pues los cambios son numerosos y rápidos.
- El proceso de semillación en especies con fruto seco dehiscente como *Luehea seemannii* y *Cupania americana* es tan evidente que se catalogó como una fase fenológica nueva.

- Se logró alcanzar un conocimiento amplio de los procesos reproductivos y vegetativos de las especies estudiadas.
- Las especies vegetales más sincrónicas fueron *Luehea seemannii* y *Rollinia membranacea*, mientras que las más asincrónicas fueron *Anacardium excelsum* y *Cupania americana*.
- Este estudio demostró que los calendarios fenológicos que se proponen para las especies deben ser interpretados bajo parámetros de flexibilidad, es decir que no hay separaciones tajantes entre las etapas y su duración.
- Los calendarios fenológicos que se proponen permiten establecer como temporadas de recolección de semillas los meses de marzo a julio para *Anacardium excelsum*, *Cupania americana* y *Luehea seemannii*, el mes de septiembre para *Rollinia membranacea* y *Anacardium excelsum* y todo el año para *Genipa americana* y *Trophis caucana*.
- La evaluación de la variación morfológica de cada especie es un buen método para determinar el estado de desarrollo tanto de estructuras vegetativas como reproductivas.

- El seguimiento de los cambios morfológicos generados por las dinámicas internas de cada especie es una estrategia adecuada para determinar las fases fenológicas.
- Se notó una alta relación entre las estrategia de polinización y las características morfológicas florales de cada especie. Además se encontró que los agentes polinizadores más importantes fueron los insectos y el viento.
- Correlacionar de manera global las especies vegetales estudiadas con el clima no permite obtener deducciones genéricas importantes, por lo cual es más adecuado hacer el análisis para cada especie por separado.
- Los factores climáticos extremos alteran y modifican las observaciones y los ritmos fenológicos.
- Se efectuó una amplia socialización de los resultados del proyecto y se sometió a la crítica de la comunidad botánica del país.

9. RECOMENDACIONES

- Continuar los estudios sobre Fenología de especies forestales de la región, especialmente a las amenazadas tal como el caimo morado, leguminosas, meliáceas y moráceas.

- Ampliar y consolidar un grupo de investigación sobre fenología en la Universidad del Quindío.

- Consolidar los calendarios fenológicos con observaciones en otras regiones.

- Hacer una evaluación climática de la zona para un periodo largo de tiempo.

- Hacer uso de los resultados de estudios fenológicos para procesos como colección de frutos y semillas.

- En la etapa de floración durante un estudio fenológico deben hacerse observaciones al menos cada dos días, de lo contrario datos importantes pueden dejarse de tomar.

- Socializar los resultados del proyecto en otros eventos científicos.

10. AGRADECIMIENTOS

Los autores del trabajo agradecen sincera y especialmente a:

Familia Vallejo Londoño, propietarios de la Hacienda El Ocaso.

Don Alvaro y Doña Lucelly y Daniel y Martha caseros de Playa Azul, Hacienda El Ocaso.

La Universidad del Quindío, Dirección General de Investigaciones por la financiación del proyecto.

Edier Flórez H., Auxiliar del Herbario HUQ.

Herbario Universidad del Quindío.

María Cristina Vélez N., por sus asesorías.

Luis Gabriel Mejía, Ariel Arias y Andrés Felipe Orozco estudiantes del Programa de Biología.

Corporación Autónoma Regional del Quindío por el suministro de información meteorológica de la estación La Española.

Rigoberto Villa Ramírez por su participación en la fase inicial del proyecto (Se retiró del mismo por dificultades personales y fue reemplazado por Germán Darío Gómez M.)

11. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Agudelo H., Carlos A. 1999. Efecto de la altitud en el crecimiento de plántulas de "cariseco" *Billia columbiana* en el depto del Quindío. Programa de Biología, Universidad del Quindío, Inédito.

- Alvim, P. de T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science* 132:354.
- _____ 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. In Zimmerman, M.H. ed. *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York:479-495.
- Allard, H.A. 1935. Response of woody plant *Hibiscus syriacus*, *Malaviscus conzatii*, *Bougainvillea glabra* to length of day. *J. Agric. Res.* 51:27-34.
- Arias Franco, Eugenia; Diego A., Peña y Carlos A. Agudelo H. 1998. *Ecología del desarrollo y morfología de Billia columbiana* Pl. & Lindl. (Hippocastanaceae), Quindío, tesis, Depto de Biología, Universidad del Quindío, A.A. 460 Armenia, Quindío. Inédita.
- Aubréville A., M.A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales de l'Académie des Sciences Coloniales*. Paris 9:1-245.
- Baldwin, H.I. 1942. *Forest tree seed of the north temperate region*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass, 240 p.
- Beatley Janice C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology* 55:856-863.
- Belt, T. 1985. *The naturalist in Nicaragua*. 2 ed., Reprinted from the edition of 1874. University of Chicago Press, Chacago, Illinois., USA.
- Borchert Rolf. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* vol 15.2:81-89.
- Borchert R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology* 61(5):1065-1074.
- Brokaw, N. V.L. 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. In: S.T.A. Pickett and P.S. White, editors. *Natural disturbance, the patch dynamics perspective*. Academic Press, New York, USA.
- Bullock S.H. y Solís, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest en México. *Biotropica* 22(1):22-35.
- Bunning, E. 1948. Studien über photoperiodizität in den tropen. In Murneck, a. E. y R.R. Wyte eds., *Vernalisation and photoperiodism*. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass.:161-164.
- Calzavara, B.B.G. 1973. *O. cajueiro (Anacardium occidentale L.) e suas possibilidades culturais no litoral paraense*. *Esc. Agron. Amz. Belém*, 2
- Carbonó Eduino, Saenz Carlos y Torrijos Pedro. 1997. Fenología Vegetativa y Reproductiva de *Dictyocaryum lamarckianum* en la sierra nevada de Santa Marta. Informe de Actividades y Resultados, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Inédito, 11 p.
- Cardona, J. Carlos y Ramírez, L. Victoria, 1996. Aspectos etológicos y ecológicos del Mono Aullador *Alouatta seniculus*. Tesis, Programa de Biología, U. del Quindío. Inédita.
- Castaño López, Germán y Agudelo H., Carlos A., 1996. Inventario de macromicetos del Ocaso. Tesis, Programa de Biología, U. del Quindío. Inédita.
- Chazdon, R.L. and N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Croat, T. B. 1969. Seasonal flowering behavior in central Panamá. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 56:295-307.

- David, T.A.W. and P.W. Richards. 1933. The vegetation of Moraballi Creek: an ecological study of a limited area of tropical rain forest, part III. *Ecology* 22:106-155.
- Davis, L.D. 1957. Flowering and alternate bearing. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 70:545-556.
- Del Villar Emilio. 1978. Definiciones; bases científicas y normas metodológicas de la fenología. *Cespedesia* vol III, No. 25-26:7-8.
- Falcao M de A. y Lleras E. 1980. Aspectos fenológicos, ecológicos e de productividade do umari (*Poraqueiba sericea*). *Acta Amazónica* 10(3):445-462.
- FAO, 1973. Especies forestales productoras de frutas y otros alimentos. Roma 44(3):1-241.
- Fournier L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Fournier L. A. 1978. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Cespedesia* vol III, No. 25-26:21-23.
- Fournier L.A. y Claudia Charpantier 1978. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia* vol III, No. 25-26:13-20.
- Frankie, G. w. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plantcoevolution. In Gilbert, L. E. y P. H. Raven, *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, austin and London:192-209.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Godines Sahagun. 1996. Trends in the phenology of flowering in the Orchidaceae of western México. *Biotropica* 28.1:130-136.
- Guard, A.T. and R.E. Wean. 1941. Seed production in the yellow poplar. *Jour. Forest* 29:1032-1033.
- Hames A.D. y Kannan R. 1999. Fruiting phenology and the conservation of the great pied hornbill (*Buceros bicornis*) in the western ghats of southern India. *Biotropica* 3.2:167-177.
- Hemingway C.A. and Overdorff D. 1999. Sampling effects on food availability estimates: Phenological method sample size and species composition. *Biotropica* 31.2:354-364.
- Hladik, A. 1978. Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for foliovores. In: Montgomery Ed. *The Ecology of arboreal foliovores*. Smithsonian institution Press, Washington:6.6:51-71.
- Holttum, R.E. 1953. Evolutionary trends in a ecuatorial climate. *Soc. Exp. Biol. Symp.* 7:159-173.
- Hopkins, B. 1963. The role of fire in promoting the sprouting of some savanna species. *J.W. Afr. Sci. Assoc.* 7:154-162.
- Jackson, G. C. y J.B. Salas. 1965. Insect visitor of *Lecythis elliptica*. *J. Agric. Univ. Puerto Rico.* 49:133-140.
- Jackson M.T. 1966. Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology* 47(3):407-415.
- Kerling, L.C.P. 1941. The gregarious flowering of *Zephyranthes rosea*. *Ann. Bot. Gard. Buitenzorg* 51:1-42.
- Lawton, J. y Akpan, E. 1968. Periodicity in *Plumeria*. *Nature. London.* 218:384-386.

- Linhart, Y.B., Feinsinger P., Beach J.H, Busby W.H., Murray K.G., Zuchowsky P.W., Kinsman S. Guindon C.A. y Kooiman M. 1987. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* 68(6):1696-1710.
- Londoño Grisales, Jairo y Sabogal A., Olga Patricia 1996. Inventario de macromamíferos del Ocaso. Tesis, Programa de Biología, U. del Quindío
- Lott, E.J., S.H. Bullock and J.A. Solis M. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forest. Abstr.* 24:1-13.
- McClelland, T.B. 1924. The photoperiodism of *Tephrosia candida*. *J. Agric. Res.* 28:445-460.
- McMillan Calvin. 1967. Phenological variation within seven transplanted grassland community fractions from Texas and New Mexico. *Ecology* 48.5:807-813.
- Morellato C.P. y Leitao-Filho F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* vol 28.2:180.191.
- Mori S. y Kallunki J.A. 1976. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* in Central Panamá. *Biotropica* 8:184-192.
- Mori E., G.T. Prance y A. Bolten 1978. Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia*. 30:113-130.
- Murashige, T. 1966. The deciduous behavior of a tropical plant. *Physiol. Pl.* 19:348-355.
- Njoku, E. 1958. The photoperiodic response of some Nigerian plants. *J.W. African Sci. Assoc.* 4:99-111.
- Prance G. T. y S. A. Mori 1979. Lecythidaceae part 1. *Flora Neotropica*, New York :1-254.
- Prance, G.T. 1976. The pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 5(3):261-263.
- Putz F.E. y Windsor D.M. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panamá. *Biotropica* 19(4):334-341.
- Rabinowitz D., Rapp J.K., Sork V.L., Rathcke B.J., Reese G.A. y Weaver J.C. 1981. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology* 62(1):49-56.
- Richards, P.W. 1970. *The life of the jungle*, McGraw Hill, New York: 52-53.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Sharp, W.M. 1958. Evaluating mast yield in the Oaks. *The penn.state Univ. Agr. Exp. Sta. Bull.* 635. 22p.
- Sharp, W.M. y Sprague, V.G. 1967. Flowering and fruiting in the white Oaks. Pistillate flowering acorn development, weather, and yields. *Ecology* 48(2):243-251.
- Smith Thomas J. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* 68.2:266-273.
- Sun C., Kapli A.B. et al. 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica* 28.4b:668-681.

Styles 1975. Ecology, Flowering phenology and humminbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. Ecology 56:285-301.

Toumey, J.W. and C.F. Korstian. 1937. Foundations of silviculture upon an ecology basis. John Wiley & Sons, New York, 468 p.

Triviño T., D., Rosalba S. de A. y Amparo Castillo. 1990. Mejoramiento de semillas y fuentes semilleras en Colombia. Bogotá. 19:1-91.

Valencia, M. Isabel y Rodríguez César, 1998. Inventario los diplópodos y quilópodos en dos biotopos diferentes (bosque y guadua). Tesis, Programa de Biología, U. del Quindío

Villa Rigoberto, Vila Joaquín y Agudelo H., Carlos A., 1998. Estudio silvicultural del Ocaso. Tesis, Programa de Biología, U. del Quindío. Inédita.

Went, F.W. 1957. The experimental control of plant growth. Chron. Bot. Company, Waltham, Mass. 17.336 p.

Williams J. R. and Myers A.B. et al. 1999. Reproductive phenology of woody species in a north australian tropical savanna. Biotropica 31.4:626-636.

ANEXOS

ANEXO 1. Programa de la XXII reunión anual de la Asociación Colombiana de Herbarios.

ANEXO 2. Dificultades para realizar y ejecutar el proyecto.

ANEXO 2. Dificultades para realizar y ejecutar el proyecto.

Si bien los investigadores responsables del proyecto nos sentimos contentos por los resultados alcanzados y plasmados en este informe, debemos dejar constancia de las dificultades que se presentaron a lo largo del mismo:

El proyecto en su conjunto fue administrado por la Dirección General de Investigaciones de la Universidad, la cual no respondió de manera adecuada a las necesidades del mismo, en los siguientes aspectos:

- El coinvestigador no era nombrado de forma oportuna, su trabajo se suspendía entre diciembre y febrero y entre junio y julio. Esta situación fue la más grave y la que más atentó contra la viabilidad y rigurosidad científica, ya que un estudio fenológico demanda observaciones permanentes y las plantas no suspenden sus etapas y procesos porque el personal de la Universidad salga a vacaciones.
- Los dineros del proyecto no fueron entregados oportuna y eficientemente, por lo cual los investigadores tenían serias limitaciones para cumplir con el proyecto.
- Se requerían de muchos trámites y días para la obtención de cualquier recurso, lo cual incluso provocó la suspensión de actividades que estaban planeadas dentro del proyecto.
- Se obstaculizó el desarrollo del proyecto por la rigidez administrativa al no permitir, por ejemplo, el cambio de destinación de un rubro o la ampliación del dinero existente en un rubro determinado.

Estas y otras dificultades hacen responsable, en buena parte, a la UNIVERSIDAD DEL QUINDIO, como Institución, de cualquier deficiencia en los alcances científicos y en la rigurosidad del proyecto, pues mientras no se modernice la administración de la investigación y mientras quienes administran no comprendan la enorme complejidad de los fenómenos biológicos y la flexibilidad que se requiere para identificarlos y describirlos, este tipo de proyectos no son viables.