

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**EFFECTO DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL EN LA CANTIDAD DE LUZ Y DE
LAS INTERACCIONES PLANTA- HERBÍVORO SOBRE LA FENOLOGÍA
INVERSA DE *JACQUINIA NERVOSA* (THEOPHRASTACEAE)**

Tesis sometida a la consideración de la comisión del Programa de Estudios de

Posgrado en Biología, para optar por el grado de *Magister Scientiae*

ÓSCAR M. CHAVES BADILLA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2002

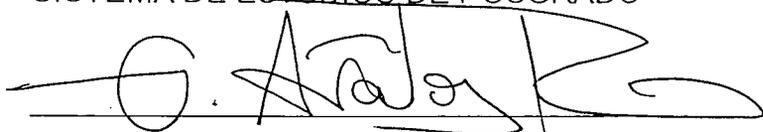
AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a todas las personas que de una u otra manera influyeron para que incursionara en el campo de la ecología de plantas. Muchos investigadores, a través de sus trabajos, fomentaron en mí el amor por la Naturaleza y el deseo por desentrañar los secretos que ésta con tanto celo alberga. A todos los que desinteresadamente me brindaron su amistad, en la calma o en la tormenta, y que me hicieron comprender que la alegría no radica en el éxito personal, sino en trascender más allá de lo individual. Mi gratitud a Gerardo Ávalos y a Óscar Rocha por las valiosas observaciones que me hicieron sobre diferentes tópicos tratados en este trabajo, así como por la ayuda logística brindada. Un agradecimiento especial a don Luis Fournier por las atinadas y enriquecedoras observaciones que sobre este documento realizó y por la humildad y la amabilidad que lo acompañaron hasta el final de su prolífera existencia. A Jorge Lobo por su ayuda en el análisis estadístico. A María Marta y Felipe Chavarría y Eric Olson por su amabilidad y cooperación durante el trabajo de campo en el Parque Nacional Santa Rosa. A Álvaro Segura y a Sandra Pérez por su ayuda en el análisis de laboratorio de los frutos. La Organización para Estudios Tropicales (OET), a través de fondos de la Andrew W. Mellon Foundation, el Programa de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica y Idea Wild, contribuyeron a financiar el trabajo de campo.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de *Magister Scientiae*.



Dr. CARLOS MORALES SÁNCHEZ
REPRESENTANTE DE LA DECANA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO



Dr. GERARDO ÁVALOS RODRÍGUEZ
DIRECTOR DE TESIS



Dr. ÓSCAR ROCHA NÚÑEZ
ASESOR



Dr. WALTER MARÍN MÉNDEZ
REPRESENTANTE DEL Dr. LUIS FOURNIER ORILLI (Q.d.D.g.)
ASESOR



M. Sc. FEDERICO BOLAÑOS VIVES
DIRECTOR
PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGÍA



ÓSCAR CHAVES BADILLA
CANDIDATO

ÍNDICE

Agradecimientos.....	ii
Hoja de aceptación.....	iii
Prefacio.....	vii
Resumen general.....	viii
Lista de cuadros.....	xi
Lista de figuras.....	xii
Lista de abreviaturas.....	xv
Introducción general.....	1

Capítulo 1. Influencia de la variación estacional en la disponibilidad de luz en la fenología foliar inversa de *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) en un bosque tropical seco del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Resumen	13
Introducción	15
Métodos	17
Sitio de estudio	17
Especie estudiada	18
Muestreo inicial y asignación de tratamientos	19
Irradiación	19
Medición de la fenología	20

Tasa de expansión foliar	20
Peso foliar específico (PFE)	21
Sincronía foliar	21
Análisis de la anatomía foliar y la filotaxia	21
Patrón de distribución de biomasa	22
Análisis estadístico	22
Resultados	23
Producción de hojas y flores	23
Tasa de expansión foliar	24
Peso foliar específico (PFE)	24
Anatomía foliar	24
Estructura de la planta	24
Distribución de biomasa	25
Efecto de la luz y del tamaño de la planta sobre la fenología	25
Discusión	26
Expansión foliar y PFE	26
Anatomía foliar y filotaxia	28
Efecto de la luz sobre la fenología	30
Efecto de la reducción de la cantidad de luz sobre la fenología foliar	33
Conclusiones	36
Reconocimientos	36
Literatura citada	37
Apéndice 1	59
Apéndice 2	60

Capítulo 2. Escape de la herbivoría mediante la fenología inversa en el arbusto *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) en el bosque tropical seco del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Resumen	61
Introducción	63

Métodos	66
Sitio de estudio	66
Especie estudiada	67
Fenología	68
Herbivoría de hojas	68
Herbivoría de frutos y semillas	68
Sincronía y éxito reproductivo	69
Visitadores y polinizadores	69
Análisis estadístico	69
Resultados	70
Fenología	70
Sincronía en la producción de hojas, flores y frutos	70
Remoción de área foliar	71
Herbivoría de frutos y semillas	71
Éxito reproductivo	72
Visitadores y polinizadores	72
Discusión	73
Fenología durante la estación seca	73
Efecto de la herbivoría	74
Visitadores y polinizadores	80
Sincronía y éxito reproductivo	82
Conclusiones	85
Reconocimientos	85
Literatura citada	86
Conclusiones generales	101

PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el Reglamento del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica. Está dividida en dos capítulos, cada uno de los cuales está escrito de acuerdo con el formato de la revista *Biotropica*. Cada capítulo está diseñado para ser leído en forma independiente, razón por la cual fue necesario repetir cierta información en ambos capítulos.

RESUMEN GENERAL

Entender el efecto de los diferentes factores bióticos y abióticos sobre los patrones fenológicos de las plantas neotropicales es crítico para comprender el funcionamiento de los ecosistemas tropicales. Durante las últimas cuatro décadas se ha realizado un número considerable de investigaciones en este campo, aunque sesgadas hacia unos pocos bosques lluviosos y con frecuencia limitadas a aspectos descriptivos. Los bosques secos, pese a tener un mayor número de plantas endémicas que los bosques lluviosos, han recibido relativamente poca atención. La marcada estacionalidad que caracteriza a estos bosques afecta considerablemente el comportamiento cíclico de las plantas y, por ende, la productividad primaria y las interacciones planta-animal. Los escasos estudios realizados en los bosques secos muestran que la mayoría de las especies arbóreas son caducifolias durante la estación seca, debido a los efectos adversos de la prolongada sequía (finales de noviembre a abril). Sin embargo, existe un reducido grupo de especies que presenta un patrón fenológico inverso al anterior, en el cual todas las hojas sufren abscisión al llegar la estación lluviosa. Estas especies presentan una fenología estacional bien marcada, lo cual facilita el estudio de los factores proximales y evolutivos que determinan su patrón fenológico. En Costa Rica, la única especie con fenología inversa es el arbusto freatofítico de sotobosque *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae), el cual se encuentra restringido a la provincia de Guanacaste, donde es muy común. Hasta la ahora se desconoce la importancia relativa de los factores que regulan su fenología. En este estudio, examiné el efecto de la variación estacional en la disponibilidad de luz, medida como densidad de flujo fotónico (DFF), como posible factor proximal en la fenología de *J. nervosa*, y el efecto de la presión de herbivoría como posible causa evolutiva. Desde octubre del 2000 hasta agosto del 2001, realicé censos quincenales del número de hojas, flores y frutos en una muestra de 36 plantas reproductivas de entre 1.2 y 5.5 m de altura. Medí la cantidad de luz directa e indirecta que llegaba a cada individuo en diciembre del 2000, febrero, mayo y julio del 2001 mediante análisis de fotografías hemisféricas del dosel. Analicé el peso foliar específico (PFE), la expansión foliar, la filotaxia y

la anatomía foliar para determinar el grado de especialización de *J. nervosa* a las condiciones prevalecientes en la estación seca, especialmente al ambiente lumínico. Medí el daño por herbivoría de las hojas con un método longitudinal, en el cual seleccioné aleatoriamente 6 ramas por planta, cuyas hojas, una vez marcadas, fueron censadas cada 15 días para medir la pérdida acumulativa de área foliar, y para establecer el tipo de herbívoros presentes. Para determinar la depredación pre-dispersión de semillas a lo largo del período de fructificación, recolecté mensualmente 15 frutos por planta y conté el total de semillas sanas y dañadas, así como el tipo y número de frugívoros presentes. El pico de producción de hojas ocurrió en forma simultánea con la producción de yemas florales y coincidió con el pico en la DFF durante el mes de febrero. La caída de hojas aumentó progresivamente conforme disminuía la DFF entre mayo y julio. Por su parte, el peso foliar específico no varió significativamente con la DFF. La expansión foliar completa se alcanzó en 20.5 días (D.E.= 5.7, n = 150). El análisis anatómico de las hojas reveló características típicas de especies esclerofíticas perennifolias (p. ej., una hipodermis esclerenquimatosa y el mesofilo de empalizada múltiple). La antesis empezó en la primera semana de febrero y se extendió hasta marzo. En estos meses se formaron los primeros frutos inmaduros. La fructificación alcanzó un pico principal a mediados de febrero y un pico secundario a finales de marzo del 2001. El desarrollo y la maduración de estos frutos comprendió cuatro meses de la estación seca (de enero a abril del 2001) y los tres primeros meses de la estación lluviosa (de mayo a julio del 2001). Sin embargo, solamente un 3% de las flores llegaron a formar frutos; esto fue afectado de forma significativa por el nivel de sincronía floral, pero no por la sincronía foliar ni por el tamaño de la planta. Así, una mayor sincronía floral permite atraer mayor número de polinizadores, lo que se traduce en un incremento de la polinización y la fructificación. La sincronía poblacional en la producción de hojas fue alta ($88 \% \pm D.E. = 6 \%$), mientras que en la floración ($38 \% \pm 26 \%$) y en la fructificación ($18\% \pm 18 \%$) fue mucho menor. La mayor parte de la herbivoría foliar estuvo concentrada en las hojas jóvenes, con una pérdida de área foliar promedio de 37% (D.E.= 34%, n = 195). Los escarabajos masticadores *Epicauta*

sp. fueron los principales herbívoros de estas hojas. En las hojas maduras los daños más evidentes fueron causados por el escarabajo raspador *Coptocycla rufonotata*. La herbivoría promedio de semillas en los primeros frutos inmaduros, producidos en marzo, fue de 1.04 % (D.E. = 5.43, n = 85), mientras que al final de la estación de crecimiento fue de 42.3% (D.E.= 47.2, n = 122); esta herbivoría fue causada principalmente por una especie no identificada de la familia Tortricidae. La estrecha relación entre la variación de la DFF y la producción y la abscisión foliar, las ramas agrupadas en la parte externa de la copa (con hojas orientadas verticalmente), la anatomía foliar interna y la gran inversión de biomasa en el sistema radical de las plántulas (y probablemente de los adultos), así como el considerable daño causados por insectos fitófagos en hojas, frutos y semillas, en conjunto reflejan una adaptación a condiciones de sequía. Todo esto sugiere que la fenología de *J. nervosa* representa una adaptación para explotar la mayor disponibilidad de luz directa durante la estación de sequía del bosque seco, pero no un escape temporal de la herbivoría. Las condiciones sombreadas prevaletentes en el sotobosque durante la estación lluviosa probablemente hacen que en *J. nervosa* los costos respiratorios de mantener las hojas sean mayores que los beneficios de la fijación de carbono. Por esta razón, la fenología inversa se convierte en una respuesta adaptativa, que le permite a la planta lidiar con las fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de luz y optimizar la ganancia de carbono en el período cuando la luz en el sotobosque no es limitante. Esto demuestra que, al menos en algunas plantas de los bosques tropicales más estacionales, los factores climáticos podrían tener una mayor importancia en la regulación de los patrones fenológicos que la presión de herbivoría u otros factores bióticos.

PALABRAS CLAVE: *Jacquinia nervosa*, Theophrastaceae, fenología inversa, Bosque Tropical Seco, disponibilidad de luz, herbivoría.

DIRECTOR DE TESIS: Gerardo Ávalos Rodríguez

UNIDAD ACADÉMICA: Sistema de Estudios de Posgrado, Biología.

LISTA DE CUADROS

Capítulo 1

Cuadro 1. Coeficientes de regresión (± 1 E.E.) y otros parámetros estadísticos calculados con de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), para determinar la relación entre la disponibilidad de luz y la producción de hojas, flores y frutos en 36 plantas adultas de *J. nervosa*..... 49

Capítulo 2

Cuadro 1. Lista de los insectos fitófagos encontrados en *J. nervosa*. Los datos están basados en observaciones periódicas en 36 plantas adultas entre noviembre del 2000 y junio del 2001 96

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Fig.1.** *Jacquinia nervosa* C. Presl. Ramas con inflorescencias (a), detalle de flor (b), fruto maduro (c) y semilla (d) (original del autor) 50
- Fig. 2.** Variación en el número promedio (± 1 E.E.) de hojas y botones florales en *J. nervosa* a lo largo de la estación de crecimiento. Los datos provienen de mediciones realizadas durante un período de 10 meses (de noviembre del 2000 hasta agosto del 2001) en 36 plantas adultas 51
- Fig. 3.** Expansión foliar promedio (± 1 E.E.) a lo largo del tiempo en plantas de *J. nervosa*. En cada muestreo se midió el cambio en el área foliar de cinco hojas marcadas, provenientes de 25 plantas adultas 52
- Fig. 4.** Variación temporal en el PFE promedio (± 1 E.E.). En cada caso se utilizaron cuatro hojas por individuo provenientes de 25 plantas adultas de *J. nervosa* 53
- Fig. 5.** Corte transversal de la hoja de *J. nervosa*. Se muestra el tipo y la distribución de tejidos dentro de la hoja. El diagrama está basado en la observación al microscopio de luz de cortes de 40 hojas de diferentes plantas (original del autor) 54
- Fig. 6.** (A) Comparación entre la longitud promedio (± 1 E.E.) del sistema radical y del vástago en plántulas de *J. nervosa* ($n = 15$), y (B) asignación de biomasa medida como peso seco promedio (± 1 E.E.) en raíz, tallo y hojas ($n = 15$) 55
- Fig. 7.** (A) Promedio mensual de luz directa e indirecta (± 1 E.E.) y (B) temperatura media del aire (± 1 E.E.) medidos por la estación meteorológica del

Parque Nacional Santa Rosa entre septiembre y diciembre del 2000 y enero y julio del 2001. Los promedios están basados en mediciones periódicas (cada 15 min.) de DFF y de temperatura a lo largo del mes 56

Fig. 8. Variación estacional en la disponibilidad de luz directa a lo largo del período de estudio y su efecto en (A) la producción de hojas y en (B) la producción de flores y frutos inmaduros de *J. nervosa*. En cada caso se muestra el número promedio (± 1 E.E) de hojas, flores y frutos inmaduros de 36 plantas adultas..... 57

Fig. 9. Relación entre la producción total de hojas por planta de *J. nervosa* (n = 22) y los cambios estacionales en la disponibilidad de luz directa durante el inicio de la estación seca (enero y febrero) y el inicio de la estación lluviosa (mayo y junio) del 2001 58

Capítulo 2

Fig.1. *Jacquinia nervosa* C. Presl. Rama con inflorescencia (a), detalles de flor (b,c); fruto inmaduro (d), fruto maduro (e), corte longitudinal de fruto mostrando semillas embebidas en la pulpa carnosa (f) y semilla madura (g) (original del autor) 97

Fig. 2. (A) Variación en el número promedio (± 1 E.E.) de hojas y botones florales, (B) flores y frutos inmaduros y (C) frutos maduros en 36 individuos adultos de *J. nervosa* durante el período comprendido entre noviembre del 2000 y agosto del 2001 98

Fig. 3. Promedio de sincronía poblacional (± 1 E.E.) en la producción de hojas, flores y frutos en 36 plantas adultas de *J. nervosa*. Los datos están basados en censos quincenales realizados durante el período comprendido de noviembre del 2000 hasta julio del 2001, en el Bosque Seco del Parque Nacional Santa Rosa..... 99

Fig. 4. Porcentaje de daño promedio (± 1 E.E.) producido por insectos fitófagos en hojas y frutos de 36 plantas adultas de *J. nervosa*. Los datos se basan en censos quincenales realizados durante el período comprendido entre diciembre del 2000 y julio del 2001 en el Parque Nacional Santa Rosa 100

LISTA DE ABREVIATURAS

Capítulos 1 y 2

DFD	Densidad de flujo fotónico
PFE	Peso foliar específico
PNSR	Parque Nacional Santa Rosa
E.E.	Error estándar
D.E.	Desviación estándar
MLGM	Modelos Lineales Generalizados Mixtos
Nov	noviembre
Dic	diciembre
Ene	enero
Feb	febrero
Mar	marzo
Abr	abril
May	mayo
Jun	junio
Jul	julio
Ago	agosto

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las condiciones climáticas prevalecientes en cualquier punto varían cíclicamente a lo largo del año debido a la inclinación del eje de rotación la Tierra y a la naturaleza elíptica de la órbita terrestre (Williams-Linera & Meave 2002). En las regiones localizadas entre los trópicos de Cáncer y Capricornio, los movimientos de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) determinan la distribución estacional de la precipitación al inducir cambios en la nubosidad, el patrón de vientos, la temperatura y el régimen de luz (van Shaik *et al.* 1993). Estos cambios afectan de manera notable el comportamiento cíclico de las plantas (Wright 1996, Borchert 1983, 1999, Fenner 1998) y de los animales (Janzen 1967, Wolda 1988). Hasta el año 1960, la descripción de los patrones fenológicos de las plantas neotropicales se restringía a notas cortas o datos anecdóticos.

En las últimas cuatro décadas la fenología neotropical ha experimentado un considerable desarrollo, que no sólo se ha limitado a describir los patrones observados en las diferentes plantas, sino también a la búsqueda de las causas próximas y últimas de los mismos (Williams-Linera & Meave 2002). Las causas próximas son señales ambientales (p. ej., luz, temperatura, fotoperíodo y precipitación) o factores endógenos (p. ej., estatus hídrico y acumulación de recursos) que actúan como estimuladores de un evento fenológico; mientras que las causas últimas son razones de tipo evolutivo (p. ej., herbivoría, polinización y dispersión) que han favorecido la evolución de un determinado patrón fenológico (Frankie *et al.* 1974, van Shaik *et al.* 1993, Newstrom *et al.* 1994, Wright 1996). El estudio de estos factores es también de interés práctico, pues las alteraciones antropogénicas del entorno están afectando no solamente el paisaje y los climas tropicales (Scholes & Breemen 1997), sino también los patrones fenológicos de las plantas (Wright *et al.* 1999) y por ende el funcionamiento de los ecosistemas tropicales.

La luz es probablemente el factor ambiental más variable en el tiempo y el espacio (Chazdon 1986, 1987, Chazdon & Pearcy 1991, Turnbull 1991), por lo que tiene una considerable influencia en la fenología vegetal (Fetcher *et al.* 1994) y en la mayoría de los fenómenos biológicos. Dentro del bosque, la cantidad y la calidad de luz varían espacial y temporalmente (Chazdon 1984, Woodward 1990, Turnbull 1991). En todo bosque maduro existe un gradiente vertical de luz; tanto cantidad como calidad de luz se reducen conforme se pasa de la parte más externa del dosel hasta el sotobosque (Björkman *et al.* 1972, Gentry & Emmons 1987, Knapp & Smith 1990, Wright & van Shaik 1994, Ávalos & Mulkey 1999). La radiación que pasa a través de los diferentes estratos es alterada en su composición espectral, debido a la absorción selectiva de longitudes de onda visibles (400-700 nm) (Holmes & Smith 1977, Fletcher *et al.* 1994); mientras que la radiación en el infrarrojo cercano (700-3000 nm) se transmite al estrato bajo (Fletcher *et al.* 1994).

En el estrato bajo del bosque existe un ambiente lumínico altamente dinámico; allí el flujo fotónico total puede variar hasta en dos órdenes de magnitud en cuestión de segundos (Chazdon 1986, Chazdon & Pearcy 1991). El sotobosque recibe solamente de 0.5% a 2% del total de luz que llega al dosel, siendo la mayor parte de esta radiación aportada por destellos lumínicos esporádicos (Turnbull 1991, Chazdon *et al.* 1996), pero la frecuencia, duración, intensidad y calidad de la irradiación directa son más difíciles de estudiar (Chazdon 1986, 1987). Además de tener una gran gama de ambientes lumínicos, los bosques tropicales se caracterizan por la frecuente caída de árboles o ramas, seguida por una rápida regeneración (Hartshorn 1980). Aparte del efecto que tienen los claros, el régimen lumínico cambia a medida que el árbol crece hacia el dosel (Fletcher *et al.* 1987, Rice & Bazzaz 1989, Agyeman *et al.* 1999). El grado de variabilidad ambiental ocurrido que ocurre a lo largo de la evolución de una especie influye en la plasticidad que la especie puede expresar (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996). Así, las especies de ambientes abiertos están sometidas a grandes fluctuaciones en los parámetros ambientales a lo largo de su ciclo de vida, por lo que manifiestan una mayor capacidad para ajustarse a los cambios en la disponibilidad de luz que las de

ambientes sombreados (Fetcher *et al.* 1983, Chazdon *et al.* 1996, Huante & Rincón 1998).

Las fluctuaciones en nubosidad, fotoperíodo, distancia del Sol, y sombra propia o de árboles vecinos limitan la interceptación de luz y, por ende, la productividad primaria de los bosques tropicales (Wright & van Shaik 1994, Clark & Clark 1994, Mulkey & Wright 1996, Wright *et al.* 1999). Esta "limitación lumínica" se refleja en la relación entre el comportamiento fenológico de las plantas y el nivel de irradiación alrededor del mundo (p. ej., Mesoamérica, Janzen 1970a, Borneo, Wycherley 1973, África, Roupsard *et al.* 1999, Sudán, Devineau 1999), lo que indica que la estacionalidad en los niveles de irradiación representa una importante presión selectiva que regula la fenología de las plantas tropicales.

Además de la estacionalidad en la disponibilidad de luz, otro de los principales factores que explican la evolución de los patrones fenológicos de las plantas es la herbivoría. Las interacciones planta-herbívoro constituyen una importante presión selectiva que afecta no sólo el comportamiento de las plantas, sino también la estructura y la composición del bosque (Dirzo 1984, Janzen 1971, 1983, Dirzo & Domínguez 1995). Janzen (1970b) y Connell (1971) postularon que en los bosques tropicales las plantas adultas funcionan como reservorios de herbívoros y patógenos especialistas, por lo que la probabilidad de sobrevivir, tanto de semillas como de juveniles, se incrementa al alejarse de los adultos.

En las regiones tropicales, el daño causado por los insectos herbívoros puede repercutir directamente en el éxito adaptativo de las plantas (Marquis 1984, Aide 1988, Marquis & Braker 1994). Además, ya sea en bosques secos o en bosques lluviosos, las especies que concentran la producción de hojas, flores y frutos durante la estación seca sufren daños por insectos fitófagos que son significativamente menores que en las especies que concentran la producción en la estación lluviosa (Janzen 1967, Aide 1988, 1992). Durante el período seco, la mayor irradiación, la escasez de agua y la falta de follaje (sobre todo en bosques altamente estacionales) crean condiciones adversas que limitan el crecimiento y la

sobrevivencia de las poblaciones de insectos fitófagos, en contraste con el período lluvioso (Janzen 1967,1971, Wolda 1988, van Shaik et al 1993). De esta manera, la producción de órganos vegetativos y reproductivos durante la estación seca podría resultar selectivamente favorable, ya que permitiría a las plantas un “escape” temporal de sus depredadores.

De manera similar, la producción rápida y sincrónica de hojas, flores y frutos permite la explotación oportunista de recursos escasos como luz y agua, además de reducir el impacto de los herbívoros (Janzen 1971, Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1988). Una producción sincrónica permite saciar a los depredadores, para que al menos una parte de las hojas, flores y frutos puedan evadir la acción de aquellos (Janzen 1970b,1971,1976, Coley & Barone 1996, Maron & Gardner 2000). Además, un despliegue masivo de flores atrae mayor número de polinizadores (Janzen 1967, Gentry 1974, Augspurger 1981, 1983), aumentando la producción de frutos y semillas en muchas especies (Augspurger 1981, 1983).

En los bosques tropicales secos, una gran parte de las especies se quedan sin hojas al empezar la estación seca (Gentry 1995). En Guanacaste, entre un 60% y un 75% de las especies de árboles son caducifolias en esta época (Janzen 1967, Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974, Hubbell 1979). Se ha sugerido que el hábito caducifolio representa una adaptación para reducir los efectos negativos de la sequía (p. ej., estrés hídrico, alta transpiración, embolismo y fotoinhibición) (Murphy & Lugo 1995, Mulkey & Wright 1996). Sin embargo, unas cuantas especies presentan un patrón fenológico inverso: producen y retienen las hojas durante toda la estación seca y las pierden al recibir las primeras lluvias (Janzen 1970a, Sobrado 1986, Reich 1995, Roupsard *et al.* 1999).

Holbrook *et al.* (1995) reconocen dos tipos de especies según su comportamiento fenológico: “caducifolias de época seca”, que son la mayor parte de las especies, y “caducifolias de estación lluviosa”, que representan un pequeño grupo de especies con una fenología inversa. Ejemplos de este tipo de especies son el arbusto neotropical *Jacquinia nervosa* (Janzen 1970a, Wright 1996) y la acacia africana *Faidherbia albida* (Roupsard *et al.* 1999). Estas plantas tienen un sistema

radical de gran profundidad que permite el acceso a fuentes subterráneas de agua; de este modo, durante la estación seca se ven poco afectadas por el estrés hídrico (Dawson & Pate 1996, Roupsard *et al.* 1999).

Wright (1996) supone que las especies que no tienen un suministro de agua adecuado durante la época seca producirán sus hojas y flores durante la estación lluviosa, mientras que las que tengan acceso a agua, lo harán en la época seca. Esto último puede ser una estrategia favorable, especialmente en plantas cuyo crecimiento se ve limitado por la cantidad de luz recibida, como en el caso de *J. nervosa* (Janzen 1970a). Según Wright & van Schaik (1994) y Wright (1996), producir hojas y flores durante la estación seca puede resultar ventajoso, pues un mayor nivel de irradiación permitiría aumentar la tasa de asimilación fotosintética, antes de que la herbivoría y la propia senescencia foliar reduzcan el área foliar y la fotosíntesis potencial.

Lo anterior podría estar ocurriendo en el caso de *J. nervosa*, pero hasta ahora no existe ningún estudio que haya evaluado detalladamente el peso relativo de la "limitación lumínica" o de las "interacciones planta-animal" sobre la fenología inversa de este arbusto. Janzen (1970a, 1983) realizó estudios enfocados en la descripción de la historia natural y sugirió la existencia de una relación directa entre la luz y la fenología vegetativa de *J. nervosa*. Se conoce aún menos sobre el efecto que podrían ejercer los herbívoros, los polinizadores o los dispersores en la evolución de la fenología inversa.

En esta investigación evalué la influencia relativa que tienen los animales herbívoros y la variación estacional en la disponibilidad de luz sobre la fenología inversa de *J. nervosa*, con el fin de esclarecer el posible significado adaptativo de ese comportamiento. El primer objetivo, desarrollado en el Capítulo 1, es determinar en qué medida la fenología inversa del arbusto de sotobosque *J. nervosa* está influenciada por la variación estacional en la cantidad de luz. En el Capítulo 2 trato de determinar si este patrón fenológico representa una estrategia de "escape" de la herbivoría. Específicamente, me enfoqué en contestar las siguientes preguntas: 1)

¿Cómo afecta la variación estacional en la disponibilidad de luz la fenología de este arbusto?, 2) ¿Cómo influye el tamaño del arbusto en la producción de hojas, flores y frutos?, 3) ¿Cuál es la magnitud del daño causado por insectos fitófagos a lo largo de la estación de crecimiento?, 4) ¿Qué efecto tiene el nivel de sincronía poblacional sobre la herbivoría de hojas, frutos y semillas?, y 5) ¿Cuáles son los herbívoros de hojas, frutos y semillas asociados con *J. nervosa* ?.

Este estudio es una importante contribución no sólo para la comprensión del significado adaptativo de la fenología inversa de *J. nervosa* y de otras especies con un comportamiento similar, sino también para aumentar nuestro limitado entendimiento sobre los diferentes factores que controlan la estructura y la composición del Bosque Tropical Seco, uno de los ecosistemas tropicales más amenazados por la actividad humana (Janzen 1986, Toledo 1992). El estudio de este ecosistema es de gran importancia, pues aunque tiene una diversidad de plantas relativamente baja en comparación con los bosques húmedos, posee un mayor número de especies endémicas (Toledo 1988, Gentry 1995), de las cuales conocemos muy poco (p. ej., *J. nervosa*). En los bosques secos del centro de Brasil, existen aproximadamente 800 especies de árboles y arbustos, en su mayoría especies endémicas (Furley & Ratter 1988). La conversión de estos ecosistemas en cultivos agrícolas o zonas de pastoreo hacen que se pierda entre 90 y 95% de la diversidad de especies (Janzen 1986). Por esto, resulta prioritario promover una mayor investigación de las causas ecológicas y evolutivas que regulan el comportamiento cíclico de las plantas y animales que habitan en los bosques secos, pues esto tradicionalmente se ha enfocado únicamente en los bosques lluviosos. Este trabajo pone de manifiesto que los factores climáticos no sólo representan señales que pueden regular la actividad estacional de las plantas del bosque seco, sino que también pueden jugar un importante papel en la evolución de los patrones fenológicos. Por tanto, la alteración antropogénica del clima podría tener profundas repercusiones en la dinámica de los ecosistemas.

Literatura citada

- Agyeman, V.K., M.D. Swaine & J. Thompson: 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and derivation of a light response index. *J. Ecol.* 87: 815-827.
- Aide, T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- Aide, T.M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-778.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- Ávalos, G. & S.S. Mulkey. 1999. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest. *Oecologia* 120: 475-484.
- Björkman, O., M.M. Ludlow & P.A. Morrow. 1972. Photosynthetic performance of two rainforest species in their native habitat and analysis of their gas exchange. *Carnegie Institute of Washington Yearbook* 71: 94-102.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J.* 20: 239-247.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. 1987. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 191-195.
- Chazdon, R.L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic responses to light variation in lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553-564.

- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.
- Chazdon, R.L., R.W. Pearcy, D.W. Lee & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants To Contrasting Light Environments. Pp. 5-55. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1994. Climate-induced annual variation in canopy growth in a Costa Rican tropical rain forest. *J. Ecol.* 82: 865-872.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory And Plant Defenses In Tropical Forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. Pp. 298-312. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds). *Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics tropical semicaducifolious forest in Northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- Dawson, T.E. & J.S. Pate. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107: 13-20.
- Devineau, J.L. 1999. Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (South-West Burkina Faso). *J. Trop. Ecol.* 15 (4): 497-513.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. Pp. 209-224. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yáñez (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk Publishers, Boston.
- Dirzo, R.D. & C. A. Domínguez. 1995. Plant-Herbivore Interactions In Mesoamerican Tropical Dry Forests. Pp. 304-325. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. University, Cambridge.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant-Ecology Evolution and Systematics* 1: 78-91.

- Fetcher, N., B.R. Strain & S.F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, G. Rojas & B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 97-110.
- Fetcher, N., S. Oberbauer & R. Chazdon. 1994. Physiological Ecology of Plants. Pp. 128-141. In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago, Chicago.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Furley, P.A., & J.A. Ratter. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *J. Biogeogr.* 15: 97-108.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pp. 146-94. In: *Seasonally dry tropical forest*. S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). Cambridge University Press.
- Gentry, A.H. & L.H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Supl.): 23-30.
- Holbrook, M.N., J.L. Whitbeck & H.A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 242-276. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- Holmes, M.G. & H. Smith. 1977. The function of phytochrome in the natural environment II. The influence of vegetation canopies on spectral energy distribution of natural daylight. *Photochem. Photobiol.* 25: 539-545.

- Huante, P. & E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970a. *Jacquinia pungens*, a heliophile from understory of caducifolious forest. *Biotropica*. 2: 112-119.
- Janzen, D.H. 1970b. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Nat.* 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- Janzen, D.H. 1983. *Jacquinia pungens*. Pp. 265-267. In: D.H. Janzen (ed.) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Janzen, D.H. 1986. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137. In: E.O. Wilson (ed). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington.
- Knapp, A.K. & W.K. Smith. 1990. Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. *Physiol. Plant.* 78: 160-165.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Maron, J.L. & S.N. Gardner. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* 124: 260-269.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J. & H.B. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. Pp. 261-281. In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds) *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago.

- Mulkey, S.S., & S.J. Wright. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. Pp. 187-216. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie, H. Baker & R.K. Colwell. 1994. Diversity of long term flowering patterns. Pp. 143-160. In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. University of Chicago, Chicago.
- Pearcy, R.W., W.K. Osteryoung & W.K. Calkin. 1985. Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. *Plant Physiology* 79: 896-902.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. *Can. J. Bot.* 73: 164-174.
- Rice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989. Growth consequences of plasticity of plants traits in response to light conditions. *Oecologia* 78: 508-512.
- Roupsard, O., A. Ferhi, A. Granier, F. Pallo, D. Depommier, B. Mallet, H.I. Joly & E. Dreyer. 1999. Reverse phenology and dry season water uptake by *Faidherbia albida* in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa. *Funct. Ecol.* 13: 460-472.
- Scholes, R.J. & N. van Breemen. 1997. The effects of global change on tropical ecosystems. *Geoderma* 79: 9-24.
- Sobrado, M.A. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potentials components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.
- Strauss-Debenedetti, S. & F.A. Bazzaz. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. Pp. 162-186. In: S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, New York.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* 8: 7-16.

- Toledo, V.M. 1992. Bio-economic cost. Pp: 63-71. In T. Downing, S. Hetch, & H. Pearson (eds). Development or destruction? The Conversion of Tropical Forest to Pasture in Latin America. Westview Press, New York.
- Turnbull, H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87: 110-117.
- van Shaik, C.P. 1986. Phenological changes in Sumatran rainforest. *J. Trop. Ecol.* 2: 327-347.
- van Shaik, C.P., J.W. Terborgh & S.J. Wright. 1993. The Phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Williams-Linera, G. & J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. Pp. 407-431. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Woodward, F.I. 1990. From Ecosystems to Genes: The importance of Shade Tolerance. *Tree* 5: 111-115.
- Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. Pp. 440-60. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Wright, S.J. & C.P. van Shaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Amer. Nat.* 143: 192-199.
- Wright, S.J., C. Carrasco, O. Calderón & S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.
- Wycherley, P.R. 1973. The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica* 9: 75-96.

INFLUENCIA DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL EN LA DISPONIBILIDAD DE LUZ SOBRE LA FENOLOGÍA FOLIAR INVERSA DE *JACQUINIA NERVOSA* (THEOPHRASTACEAE) EN EL BOSQUE TROPICAL SECO DEL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA.

Óscar M. Chaves

RESUMEN. La fenología foliar de las plantas tropicales ha sido asociada principalmente con factores físicos, como la disponibilidad estacional de agua o luz. En los bosques tropicales secos, la mayoría de las especies arbóreas son caducifolias durante la época seca y producen hojas con la llegada de las primeras lluvias. En contraste con este patrón general, existe un reducido grupo de plantas con un patrón fenológico inverso al anterior, ya que son caducifolias durante la época lluviosa. En Costa Rica, la única especie de este tipo es el arbusto freatofítico de sotobosque *Jacquinia nervosa*, el cual ha sido muy poco investigado. El objetivo principal de este estudio fue determinar cómo los cambios estacionales en la disponibilidad de luz (densidad de flujo fotónico, DFF) afectan la fenología foliar de esta planta. Durante un período de 16 meses (entre abril del 2000 y octubre del 2001) realicé conteos quincenales del número de hojas, flores y frutos en una muestra de 36 plantas reproductivas de entre 1.2 a 5.5 m de altura. Calculé la cantidad de luz directa e indirecta que llegaba a cada planta entre diciembre del 2000 y febrero, mayo y julio del 2001 mediante el análisis de fotografías hemisféricas del dosel (utilizando una cámara digital Nikon, modelo Coolpix 950 con un lente *fisheye* de 7.5 mm). Para determinar el grado de adaptación foliar a las condiciones climáticas prevalecientes durante el período de sequía, analicé el peso foliar específico, la expansión foliar, la filotaxia y la anatomía foliar interna. Para comprobar si el comportamiento fenológico de *J. nervosa* variaba ontogenéticamente, estudié la fenología foliar y el patrón de distribución de biomasa de las plántulas. La producción de hojas empezó, en ambos años, durante las dos primeras semanas de octubre y la caída ocurrió en forma gradual, durante los primeros tres meses de la estación lluviosa (de mayo a julio). Ambos eventos

ocurrieron con alta sincronía poblacional y están directamente relacionados con la variación en la luz directa a través del tiempo. El pico máximo de producción de hojas coincidió con el pico de DFF en febrero y la caída aumentó progresivamente conforme disminuía este parámetro en mayo y julio del 2001. La expansión foliar se completó en un promedio de 20.5 días (D.E.= 5.7, n = 150). El peso foliar específico no varió significativamente con la DFF. El análisis de la disposición y la anatomía de las hojas mostró que *J. nervosa* tiene características típicas de especies esclerofíticas perennifolias, tales como: hojas dispuestas helicoidalmente y con orientación vertical, la hipodermis esclerenquimatosa y el mesofilo de empalizada múltiple. En las plántulas, la asignación de biomasa a las raíces fue diez veces mayor que la asignada al vástago y, en contraste con las plantas adultas, las plántulas son claramente perennifolias. La estrecha relación entre la variación de la DDF y la producción y la abscisión foliar, la disposición y la anatomía foliar (adaptadas para tolerar las condiciones de sequía), y la alta inversión de biomasa en el sistema radical de las plántulas (y probablemente de plantas adultas), sugieren que la fenología de *J. nervosa* representa una adaptación para explotar la mayor disponibilidad de luz directa durante la estación seca. Las condiciones sombreadas prevalecientes en el sotobosque durante la estación lluviosa probablemente hacen que los costos respiratorios de mantener las hojas sean mayores que los beneficios de la fijación de carbono. Por esta razón, la fenología inversa se convierte en una respuesta adaptativa, que le permite a la planta lidiar con las fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de luz y maximizar la ganancia de carbono.

PALABRAS CLAVE: *Jacquinia nervosa*; Bosque Tropical Seco; hábito caducifolio; fenología inversa; limitación lumínica.

INTRODUCCIÓN

Las causas próximas de la fenología de las plantas están relacionadas principalmente con la estacionalidad climática (Frankie *et al.* 1974, Hegarty 1990, Reich 1995, Williams-Linera & Meave 2002), especialmente en la disponibilidad de agua (Borchert 1983, 1994, 1995, Reich 1995). En los bosques tropicales, estos cambios se encuentran relacionados con los movimientos de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), la cual determina la distribución de la precipitación al inducir cambios en la nubosidad, el patrón de vientos, la temperatura y el régimen de luz (van Shaik *et al.* 1993).

La luz es probablemente el factor ambiental más variable a nivel espacial y temporal (Chazdon 1986, 1987, Chazdon & Pearcy 1991, Turnbull 1991). La luz tiene gran influencia en la fenología vegetal (Fetcher *et al.* 1994), sobre todo porque provoca respuestas fisiológicas de importancia adaptativa (p.ej., crecimiento, expansión foliar, inducción floral y antesis), e influye en la mayoría de los procesos biológicos, tales como la morfogénesis y la germinación (Chory *et al.* 1996), la fotosíntesis (Turnbull 1991), el balance energético (Field 1991, Lambers 1998), el crecimiento (Ackerly 1996), la morfología foliar (Fetcher *et al.* 1983), la estructura de la copa (Chazdon 1986, Smith *et al.* 1992), y el proceso de regeneración del bosque (Turnbull 1991). Las fluctuaciones en la nubosidad, el fotoperíodo, la elevación del sol, la sombra propia o la sombra de árboles vecinos limitan la intercepción de luz y la productividad primaria de los bosques tropicales (Hutchison & Matt 1977, Mulkey & Wright 1996, Wright 1996, Wright *et al.* 1999). Se han observado correlaciones entre el crecimiento de las plantas y el nivel de irradiación, lo que sugiere que la limitación de luz representa una importante presión selectiva en las plantas tropicales (Clark & Clark 1994, Wright 1996).

En los bosques tropicales secos, la mayoría de las especies arbóreas se quedan sin hojas al empezar la estación seca (Borchert 1983, 1994). En Guanacaste entre un 60% y un 75% de las especies de árboles son caducifolias durante esta época (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Hubbell 1979).

Esta característica representa una adaptación para reducir los efectos negativos de la sequía en estos árboles (p.ej., estrés hídrico, desecación y fotoinhibición) (Daubenmire 1972, Murphy & Lugo 1990,1995, Wright *et al.* 1992, Mulkey & Wright 1996). Sin embargo, en este tipo de bosques también se han observado especies que no concuerdan con este patrón fenológico, sino que muestran una fenología inversa: producen y mantienen las hojas durante toda la estación seca y las pierden al recibir las primeras lluvias (Janzen 1970, Sobrado 1986, Reich 1995, Wright 1996, Roupsard *et al.* 1999). Holbrook *et al.* (1995) reconocen dos tipos de especies, según su comportamiento fenológico: “caducifolias de época seca”, que son la mayoría de especies, y “caducifolias de estación lluviosa”, que corresponden al pequeño grupo de especies con una fenología atípica o inversa. En este último grupo se encuentran *Jacquinia nervosa* (Janzen 1970, 1983, Daubenmire 1972, Bullock & Solís-Magallanes 1990, Wright 1996) y *Faidherbia albida* (Roupsard *et al.* 1999).

La fenología inversa ha sido asociada a especies freatofíticas (Janzen 1970, Holbrook *et al.* 1995). En éstas, la considerable profundidad del sistema radical permite el acceso a fuentes subterráneas de agua, lo que contribuye a que durante la estación seca presenten poco estrés hídrico en comparación con las especies caducifolias (Dawson & Pate 1996, Roupsard *et al.* 1999). Wright (1996) supone que las especies que no tienen un suministro de agua adecuado durante la época seca producirán sus hojas y flores durante la estación lluviosa, mientras que las que tengan acceso al agua, lo harán en la época seca. Esto último puede ser una estrategia favorable en plantas cuyo crecimiento se ve limitado por la cantidad de luz.

En el presente estudio se sometió a prueba la hipótesis de que en el arbusto freatofítico de sotobosque *J. nervosa* la fenología varía principalmente en función de la disponibilidad estacional en la cantidad de luz. De esta forma, *J. nervosa* produce sus hojas durante la estación seca para aprovechar la mayor disponibilidad de luz a nivel de sotobosque, cuando la mayoría de las especies del dosel son caducifolias. Los objetivos específicos fueron: 1) Determinar el efecto que tiene la cantidad de luz en la fenología foliar y reproductiva de este arbusto, 2) Determinar

el grado de sincronía foliar a nivel poblacional, 3) Analizar el efecto del tamaño de la planta sobre la producción de hojas, flores y frutos.

Se predice que: 1) en las plantas que reciben mayor cantidad de luz, la producción de hojas, flores y frutos ocurrirá antes que en las plantas que se encuentran en condiciones más sombreadas, 2) los arbustos ubicados en sitios más abiertos al inicio de la estación lluviosa, tenderán a retener las hojas más tiempo, ya que tienen mayor acceso a la luz, 3) existirá una alta sincronía a nivel poblacional, debido a que la mayor apertura del dosel durante la época seca tiende a maximizar la sincronía entre plantas, y a que el aumento en la irradiación representa un factor exógeno que afecta a todos los individuos de la población de manera semejante, 4) en los arbustos de mayor tamaño, las diferentes fases fenológicas tenderán a ocurrir antes y en mayor abundancia que en los pequeños, ya que los primeros tienen mayor acceso a recursos como luz, agua, y minerales; debido a la presencia de un sistema radical más desarrollado, así como a una mayor capacidad de almacenamiento de recursos en el tallo.

MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO. Este estudio se llevó a cabo durante un período de 16 meses, de abril a julio del 2000, y de noviembre del 2000 a octubre del 2001, a lo largo de la zona boscosa atravesada por el sendero "Indio Pelado" del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR). Esta zona se ubica entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana; con coordenadas $10^{\circ}44'13''$ a $11^{\circ}00'37''$ N y $85^{\circ}34'48''$ a $85^{\circ}58'51''$ O, a una altitud de 290 msnm, según la estación meteorológica del PNSR. La meseta superior del PNSR representa un Bosque Premontano Húmedo de Transición, mientras que en la costa pacífica existe una considerable franja de Bosque Tropical Seco (Tosi 1969).

La precipitación promedio anual es de 1423.4 mm y los meses más lluviosos son septiembre y octubre. La temperatura media anual es de 25.7 °C, con una humedad

relativa media de 81% (PNSR 2001). Se presenta una estación seca prolongada de aproximadamente cinco meses: desde finales de noviembre hasta abril (PNSR 2001). Además, de acuerdo con Hartshorn (1983) alrededor del 70% de las especies arbóreas presentes en este sitio son caducifolias durante la estación seca.

La región atravesada por el sendero "Indio Pelado" está formada principalmente por bosque secundario. El sitio presenta una comunidad vegetal muy heterogénea, conformada principalmente por plántulas y brinzales de especies de dosel y arbustos de sotobosque (p.ej., *Cochlospermum vitifolium*, *Semialarium mexicanum* y *Jacquinia nervosa*), árboles de 10 a 20 m (p.ej., *Spondias mombin*, *Bursera simaruba*), y unos pocos árboles de dosel, remanentes del bosque original, de entre 20 y 35 m (p.ej., *Pachira quinata*, *Manilkara chicle*, *Hymenaea courbaril* y *Pseudobombax septenatum*). Además, el suelo predominante a lo largo del sitio de estudio es arcilloso, con una acidez moderada de 6.4 a 6.6 (Escuela de Geografía, 2001).

ESPECIE ESTUDIADA. El género *Jacquinia* (Theophrastaceae) consta de 34 especies de arbustos xerofíticos y árboles pequeños distribuidos principalmente en zonas secas y áridas de las Antillas, América Central y en parte de la costa norte de Sudamérica (Ståhl 1995, Ståhl 1998). El centro de diversidad del género se encuentra en las Antillas, donde habitan alrededor de 20 especies, mientras que en América Central existen 11, y en Sudamérica cuatro especies (Ståhl 1989, Ståhl 1995). Las especies presentes en América Central son: *J. albiflora*, *J. flammea*, *J. longifolia*, *J. macrocarpa*, *J. montana*, *J. nemophila*, *J. nervosa*, *J. nitida*, *J. paludicola*, *J. pringlei* y *J. seleriana* (Ståhl 1989). De todas las especies del género, *J. nervosa* es la única que presenta fenología inversa.

Jacquinia nervosa C. Presl es un arbusto de sotobosque presente en los bosques caducifolios y semicaducifolios a lo largo de la región Pacífica de América Central, desde el sur de Jalisco, México hasta el noroeste de Costa Rica (Ståhl 1989); aquí su densidad es de 0.1 a 60 plantas adultas por hectárea (Janzen 1970). Ocasionalmente se ha observado en zonas de regeneración primaria y en pastizales.

El tamaño de las plantas adultas varía entre 1.5 y 6 m (altura superior a 5 m es poco frecuente), con un diámetro basal de entre 1.5 y 20 cm (*obs. pers.*). *J. nervosa* se caracteriza morfológicamente por poseer hojas coriáceas o esclerófilas, simples, alternas, con el ápice modificado en forma de espina, y flores pequeñas color naranja en racimos terminales (Fig. 1). Esta especie presenta un sistema radical muy peculiar, en el que no se presentan raíces laterales cerca de la superficie del suelo, sino que predominan las raíces localizadas en estratos profundos de hasta 8 m o más (Janzen 1970, 1983, Oberbauer 1985). Otra característica notable que diferencia a *J. nervosa* del resto de especies y géneros de la familia (B. Ståhl, *com. pers.*) y de la gran mayoría de los árboles y arbustos del bosque seco es que muestra una fenología inversa: durante la estación seca produce sus hojas, pero las pierde unas pocas semanas después de las primeras lluvias, hasta quedar completamente caducifolia alrededor de julio (Janzen 1970, 1983, *obs. pers.*). Este tipo de fenología es único entre las plantas tropicales y parece estar asociado con los ambientes secos fuertemente estacionales (Janzen 1970). En Costa Rica y en el resto de América, *J. nervosa* es la única especie en la que se ha observado un patrón fenológico inverso (Ståhl, *com. pers.*). La fructificación ocurre un mes después de la antesis, durante los meses de febrero y marzo, y el desarrollo y la maduración de los frutos se extiende hasta los primeros meses de la estación lluviosa.

MUESTREO INICIAL Y ASIGNACIÓN DE TRATAMIENTOS. Inicialmente marqué en forma aleatoria 80 plantas adultas con un diámetro basal (a 20 cm del suelo) superior a 2 cm. Establecí tres diferentes categorías de tamaño: de 1 a 2 m (A), de 2 a 3 m (B) y de 3 a 5 m (C). En cada una de estas categorías incluí en forma aleatoria 12 plantas de la muestra inicial, distanciados entre 5 y 50 m; esto constituyó la muestra final de 36 plantas en las cuales realicé todas las mediciones posteriores.

IRRADIACIÓN. Para cuantificar el ambiente lumínico al que se encontraban expuestas cada una de las 36 plantas, tomé una fotografía hemisférica de cada planta durante los meses de diciembre del 2000, y durante febrero, mayo y julio del

2001. Las fotografías se tomaron antes del amanecer o bajo condiciones de cielo nublado, utilizando una cámara digital (Nikon, modelo Coolpix950) con lentes *fisheye* de 7.5 mm (Nikon, modelo FC-E8), montada sobre un monópodo extensible. La cámara fue colocada en posición horizontal usando un autonivelador (SLM2), localizado a 0.5 m sobre la copa de cada arbusto. Las fotografías digitales fueron descargadas en una computadora portátil (Compaq, Presario 1200) para ser analizadas con el programa Hemiview (Delta-T Devices Ltd.). Con este programa determiné las distribuciones específicas por sitio de la irradiación directa y difusa (factores de sitio), usando valores teóricos de irradiación para cada sitio. Calculé el factor directo por sitio (FDS) para determinar la fracción de luz directa que llegaba a cada planta con respecto al total de luz disponible sobre el dosel, mientras que el cálculo del factor indirecto por sitio (FIS) o factor difuso permitió establecer la fracción de irradiación difusa que llega a un determinado punto, en relación con un lugar totalmente despejado. Con esos índices y con los datos de luz directa e indirecta suministrados mensualmente por el PNSR en forma de densidad de flujo fotónico o DFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), calculé la irradiación directa e indirecta que llegaba a cada planta, según las condiciones de nubosidad y sombreado que imperaron en cada fecha.

MEDICIÓN DE LA FENOLOGÍA. Medí la producción y la longevidad de hojas mediante censos quincenales en los 36 arbustos mencionados arriba, entre noviembre del 2000 y agosto del 2001. En cada planta seleccioné aleatoriamente 20 ramitas externas (las cuales marqué con etiquetas plásticas colocadas en la parte inferior), para obtener cerca de 200 hojas por planta y 5 a 15 hojas por rama. Además, elegí aleatoriamente 20 plántulas de 4.4 a 25 cm de altura para estudiar la fenología de las hojas.

TASA DE EXPANSIÓN FOLIAR. Para medir la tasa de expansión foliar realicé un muestreo inicial que consistió en recolectar aleatoriamente 5 hojas de 30 arbustos diferentes, para medir el largo y el ancho de la lámina. Luego determiné el área foliar de cada hoja directamente con un medidor de área foliar (Li-Cor Inc., modelo

Li-3100 Lincoln, Nebraska) calibrado en cm^2 . Con estos datos realicé una regresión lineal para obtener una ecuación que me permitió calcular el área foliar con un método no destructivo, utilizando el largo y el ancho de la lámina (medidos en el campo) como variables predictoras ($r^2=0.97$, $n = 125$, $p = 0.001$). Estas mediciones las realicé semanalmente durante el período comprendido entre diciembre del 2000 y febrero del 2001, en 20 hojas de cada arbusto.

PESO FOLIAR ESPECÍFICO (PFE). Para determinar el peso foliar específico, de cada arbusto recolecté aleatoriamente 10 hojas cada quince días, de diciembre a junio del 2001. De cada hoja calculé el área foliar (cm^2), utilizando la ecuación de regresión mencionada, luego coloqué las hojas dentro de sobres de papel numerados y las puse en una estufa a $60\text{ }^\circ\text{C}$ por 3 días. Finalmente, determiné el peso seco (g) de cada hoja, utilizando una balanza analítica, y calculé el peso foliar específico usando la siguiente fórmula:

$$\text{PFE} = (\text{g}/\text{cm}^2) = \text{Peso seco} / \text{área foliar}$$

SINCRONÍA FOLIAR. La sincronía individual se calculó mediante la fórmula:

$X_i = \sum_{j=1}^{n-1} f_{ij} / (n-1)$, donde e_{ij} representa el número de días en que las plantas i y j produjeron hojas sincrónicamente, f_{ij} es la longevidad del follaje en la planta i , n representa el tamaño de la muestra y el promedio de los X_i representa la sincronía poblacional, siguiendo los métodos de Augspurger (1983). Este índice varía entre 1 (sincronía perfecta) y 0 (asincronía total).

ANÁLISIS DE LA ANATOMÍA FOLIAR Y LA FILOTAXIA. En cada planta analicé la estructura de la copa y la anatomía foliar para determinar si *J. nervosa* presentaba adaptaciones relacionadas con el aprovechamiento de los altos niveles de luz que se presentan durante el período de sequía (p.ej., hojas dispuestas verticalmente, parénquima de empalizada múltiple o con células alargadas y epidermis múltiple). Con este fin, realicé análisis descriptivos de la filotaxia y de la anatomía foliar en abril y mayo del 2001. Para medir el ángulo de inclinación de las hojas con respecto al

eje central de cada ramita, utilicé un transportador. Para estudiar la distribución y los tipos de tejidos internos de la hoja, así como el grosor del mesofilo, realicé cortes transversales en 40 hojas provenientes de 20 plantas diferentes (dos hojas por planta), que se observaron posteriormente al microscopio de luz.

PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA. Para estudiar la asignación de biomasa al sistema radical y a la parte aérea, excavé 15 plántulas de 4 a 15 cm de altura. Después de la extracción de cada plántula, medí la longitud total de la raíz principal y la longitud del vástago y procedí a colocar el tallo, las raíces y las hojas de cada plántula en bolsas de papel debidamente numeradas. Seguidamente, las bolsas se colocaron en una estufa a 60 °C por tres días. Después determiné el peso seco en gramos de cada órgano, utilizando una balanza analítica electrónica (OHAUS, Precision Standard).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO. Con el propósito de determinar el efecto de la cantidad de luz y el tamaño de cada individuo sobre la producción de hojas, flores y frutos a través del tiempo, utilicé modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) para mediciones repetidas (SAS 1994) ya que las desviaciones de la normalidad y la heterogeneidad de varianzas que mostraron los datos no permitieron utilizar un modelo de MANOVA o ANOVA para mediciones repetidas. Los MLGM son similares a la Regresión o al Análisis de Varianza, con la diferencia de que éstos no suponen que las variables dependientes son continuas, ni que sus distribuciones son necesariamente normales y con variancias homogéneas, sino que pueden inspeccionarse diferentes distribuciones probabilísticas para el error residual (Breslow & Clayton 1993). El modelo calcula una variable respuesta Y, a partir de una función lineal de un grupo de valores x_1, x_2, \dots, x_p ; provenientes de variables X_1, X_2, \dots, X_p . La función respuesta es denominada función ligamen ($g(\mu)$):

$$g(\mu) = \beta_0 + \sum \beta_i x_i$$

Según indican Breslow & Clayton (1993), los coeficientes de regresión, β_i , comparan el efecto de cada factor a_i sobre la variable dependiente Y con un factor base

escogido al azar; cuyo efecto es por definición igual a 0. De esta manera cuando $\beta_i > 0$, se supone que ese factor incrementa el valor de Y, si $\beta_i < 0$, ocurre lo contrario, y cuando $\beta_i = 0$, no existe efecto sobre la magnitud de la variable dependiente.

En el presente estudio, el efecto de la luz directa e indirecta y del tamaño de la planta sobre la producción de hojas, flores y frutos se analizaron mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos, con una función ligamen de tipo logarítmica, dado que los datos y el error mostraron una distribución binomial negativa ($X^2 = 74.5$, g.l. = 224, $p = 0.34$). De esta manera se obtuvo el siguiente modelo:

$$g(\mu) = \log(p) = \mu + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \varepsilon,$$

donde p representa la producción de hojas, flores o frutos, asumiendo un modelo de mediciones repetidas, x_1 es la luz directa, x_2 es la luz indirecta y x_3 es el tamaño. Finalmente, ε es un componente de variancia residual o error que sigue una distribución binomial negativa. La significancia de cada componente se calcula con una prueba de X^2 . Para controlar el error tipo 1 se realizó una corrección secuencial de Bonferroni, siguiendo el procedimiento sugerido por Rice (1988).

RESULTADOS

PRODUCCIÓN DE HOJAS Y FLORES. Tanto en el 2000 como en el 2001, la brotación de nuevas hojas empezó a partir de la primera o segunda semana de octubre. En noviembre la producción de hojas aumentó paulatinamente hasta alcanzar un pico en la primera semana de febrero (Fig. 2). La abscisión foliar empezó a finales de mayo y se fue intensificando en los siguientes meses, hasta que todos las plantas quedaron completamente caducifolias a finales de agosto (Fig. 2). En la población se presentó un nivel de sincronía foliar promedio de 0.88 (D.E.= 0.06, $n = 36$). En contraste con las plantas adultas, las plántulas de *J. nervosa* mostraron un comportamiento claramente perennifolio; las mismas hojas fueron retenidas durante todo el año 2001 ($n = 20$ plántulas). Además, la germinación de las semillas ocurrió a mediados de la estación lluviosa (obs. pers.).

La producción de nuevas hojas ocurrió en forma simultánea con la producción de botones florales en la mayoría de plantas (Fig. 2). La antesis empezó a mediados de enero del 2001 y se alcanzó un pico de floración durante la primera semana de febrero.

TASA DE EXPANSIÓN FOLIAR. La expansión foliar comprendió un promedio de 20.5 días (D.E.= 5.7, $n = 150$) en la mayoría de plantas (Fig. 3). El área foliar al inicio de la brotación fue de 0.5 cm^2 (D.E. = 0.2, $n = 125$) y aumentó hasta 5.28 cm^2 (D.E. = 3.32, $n = 155$) al completarse la expansión, justo al final de la estación lluviosa. La variación en el área foliar de las hojas jóvenes totalmente expandidas no mostró relación con el ambiente lumínico en que crecía cada planta ($r^2 = 0.031$, $n = 18$, $p = 0.57$).

PESO FOLIAR ESPECÍFICO (PFE). Se presentaron variaciones moderadas en el PFE a lo largo del período de muestreo. Conforme avanzó la estación seca, este parámetro tendió a incrementarse, alcanzado un pico de 103 gm^{-2} (D.E. = 33.77, $n = 215$) a finales de mayo, para decrecer levemente durante los siguientes meses (Fig. 4). Esta reducción en el PFE estuvo acompañada de una evidente decoloración o amarillamiento de la lámina foliar antes de caer.

ANATOMÍA FOLIAR. Las hojas maduras de *J. nervosa* mostraron características típicas de especies esclerófilas. Se observó una hipodermis formada por células de esclerénquima organizadas longitudinalmente formando bandas que rodean la vena central. El mesofilo de empalizada consta de dos o tres capas de células alargadas, con abundantes cloroplastos. En la superficie abaxial, se observó un mesofilo esponjoso formado por células de forma y tamaño variables, con escasos cloroplastos y abundantes espacios aéreos (Fig. 5).

ESTRUCTURA DE LA PLANTA. Las ramas principales de *J. nervosa* forman una compleja maraña de ramitas más pequeñas agrupadas en la parte externa de la copa. A lo largo de esas ramitas, las hojas se disponen helicoidalmente y con un

ángulo promedio de 49.8° (D.E. = 21.9° , $n = 233$) respecto al eje central de cada ramita.

DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA. En las plántulas analizadas la longitud promedio de la raíz fue de 31.6 cm (D.E. = 11.7, $n = 15$), mientras la longitud promedio del vástago fue de 8.48 cm (D.E. = 3.14, $n = 15$) (Fig. 6). La biomasa de raíces en todas las plántulas analizadas fue hasta siete veces mayor a la del vástago, aunque se observó una alta variación entre plantas (Fig. 6). La relación de biomasa promedio raíz : vástago fue de 2.53 (D.E. = 0.93, $n = 14$).

EFFECTO DE LA LUZ Y DEL TAMAÑO DE LA PLANTA SOBRE LA FENOLOGÍA.

La producción de hojas, botones florales y flores se vio afectada significativamente por la cantidad de luz directa que recibe cada planta, pero no por la luz indirecta ni por el tamaño (Cuadro 1). En octubre del 2000 se dio un importante aumento en la cantidad de irradiación directa (Fig. 7A) acompañado de un incremento leve de la temperatura del aire (Fig. 7B); esto coincidió con el inicio de la brotación de hojas y la producción de yemas florales (Fig. 8A). Los picos en la producción de hojas, de flores y de frutos inmaduros coincidieron con el pico de luz directa en febrero del 2001 (Fig. 8B). La caída de follaje aumentó progresivamente conforme disminuía la cantidad de luz directa con la llegada de la estación lluviosa (Fig. 8A). La interacción entre luz directa y fecha, tuvo un efecto significativo sobre la producción de hojas (Cuadro 1). Además el número total de hojas producidas por planta estuvo relacionado directamente con el total de luz recibido por cada planta a lo largo del período de estudio ($r^2 = 0.37$, $n = 27$, $p = 0.0006$), aunque esta relación tiende a perderse con la llegada de la estación lluviosa (Fig. 9).

DISCUSIÓN

EXPANSIÓN FOLIAR Y PFE. En el presente estudio, *J. nervosa* presentó una expansión foliar rápida y sincrónica y un bajo PFE. La rápida expansión foliar, con una duración no mayor a 30 días, es común en muchas especies de plantas en zonas tropicales (Coley & Kursar 1996) y se ha relacionado con la reducción del período de susceptibilidad de las hojas jóvenes a organismos fitófagos, lo que implica una menor pérdida de área foliar (Coley 1990, Coley & Kursar 1996, Barone & Coley 2002). Pese a lo anterior, éste no pareciera ser el caso en *J. nervosa*, pues según Wolda (1988) durante la época seca el tamaño de la mayoría de poblaciones de insectos herbívoros sufre una notable reducción, por lo que su impacto en la producción de hojas se minimiza. Además, Janzen (1970) indica que *J. nervosa* es prácticamente “inmune” a la herbivoría debido a que presenta un alto contenido de metabolitos secundarios en hojas, frutos y semillas. Sin embargo, existe una especie de escarabajo (*Epicauta* sp.), que consume ávidamente las hojas nuevas de esta especie (ver Capítulo 2). Otros autores han concluido que una expansión foliar rápida está asociada a una mayor ganancia de carbono en plantas que se desarrollan en sitios expuestos a mayor radiación lumínica (Wright & van Shaik 1994, Kitajima *et al.* 1997, Ávalos & Mulkey 1999) o en hábitats oligotróficos (Medina 1984, Medina *et al.* 1990). Por otra parte, fue evidente una gran variación entre plantas de *J. nervosa* respecto al área de las hojas totalmente expandidas; esto probablemente está relacionado con la plasticidad fenotípica de esta especie. Comúnmente, la variabilidad en el área foliar y otras características estructurales de las hojas (p. ej., grosor y dureza) en las plantas tropicales está relacionada con ajustes fenotípicos en respuesta a la heterogeneidad del ambiente lumínico (Osborne *et al.* 1994, Kitajima *et al.* 1997).

Paralelo al aumento en el área foliar, ocurre un incremento en el PFE, debido al aumento de biomasa, producto del aumento en el número de células, tejidos de soporte, proporción C/N (Sobrado & Medina 1980, Medina 1984) y el número de venas secundarias en la lamina media. Todo esto contribuye a hacer las hojas más

resistentes a los daños físicos y a la herbivoría (Castro-Díez *et al.* 2000, Barone & Coley 2002). Según la hipótesis de convergencia funcional (Field 1991), en las hojas convergen las diferentes presiones selectivas que afectan a la planta en su totalidad. Por esta razón, las diferentes características estructurales, bioquímicas y fisiológicas de las hojas representan buenos predictores de su funcionamiento y de las presiones ambientales a las que se han visto sometidas las plantas (Field 1991, Kitajima *et al.* 1997), independientemente del tipo de ecosistema y del grado de afinidad filogenético entre las especies (Reich *et al.* 1997). Así, el incremento en el PFE está relacionado con el hábito perennifolio (Medina *et al.* 1990, Aerts 1995) y con una alta capacidad fotosintética cuando la herbivoría es baja (Reich *et al.* 1992). En ambientes oligotróficos, una alta longevidad foliar permite que se compensen los elevados costos de construcción de las hojas a través de la ganancia acumulativa de carbono (Goldberg 1982, Pearcy *et al.* 1987, Aerts 1995, Antúnez *et al.* 2001). Otros autores señalan que un aumento considerable en el PFE está asociado principalmente a ambientes con alta irradiación, como ocurre en muchas especies de claros y de dosel (Fetcher *et al.* 1983, Mulkey & Wright 1996, Baruch *et al.* 2000), ya que el desarrollo de hojas más gruesas incrementa la resistencia al flujo de agua, propiciando una mayor eficiencia en el uso del agua (Nobel 1991). De tal manera, la variación en el PFE funciona como un mecanismo homeostático que permite a la planta la regulación y el balance de varios procesos internos y la asignación de biomasa en respuesta a las demandas ambientales (Lambers & Poorter 1992).

Tanto la variación temporal en el PFE como la longevidad foliar de *J. nervosa* son típicas de muchas especies caducifolias (Williams *et al.* 1989, Hegarty 1990, Tobin *et al.* 1999). En comparación con las especies perennifolias, en las caducifolias el PFE tiende a ser menor (Medina 1984). Esto está relacionado con un mayor contenido de nitrógeno, fósforo, magnesio y xantofilas, por unidad de área foliar, y una menor concentración de carbohidratos estructurales (Medina 1981, Field 1991, Königer *et al.* 1995). Como resultado, la capacidad fotosintética por unidad de peso foliar es superior en especies caducifolias o en especies con alta tasa de recambio foliar, debido principalmente al mayor contenido de enzimas fotosintéticas (Pearcy *et*

al. 1987, Reich *et al.* 1997). Así, estas especies deben compensar en forma rápida su menor longevidad foliar a través de una mayor fijación de carbono, en comparación con las especies perennifolias (Medina 1984, Reich 1992, 1995).

Por otra parte, la reducción del PFE y el amarillamiento foliar asociado que se observó al final de la estación seca, probablemente responde a un proceso de reciclaje interno de nutrientes. En muchas especies ocurre un intenso proceso de reciclaje interno desde órganos senescentes, lo cual es importante sobre todo en plantas que crecen en ambientes pobres en nutrientes (Medina 1984, Salisbury & Ross 1992, Lambers *et al.* 1998). En hojas senescentes, este proceso se evidencia por decoloración o clorosis, debido a que los nutrientes son reutilizados en órganos jóvenes o almacenados en diferentes tejidos parenquimáticos de tallos, ramas y raíces (Ryan & Bormann 1982, Harper 1989, Chapin *et al.* 1990). Se calcula que aproximadamente un 50% de nitrógeno y un 60% de fósforo son reabsorbidos por la planta antes de que las hojas caigan (Medina 1984). Sin embargo, en especies que presentan mayores concentraciones de nutrientes foliares la reabsorción podría ser aún superior (Staaf 1982). En *J. nervosa*, los nutrientes reabsorbidos por la planta probablemente son almacenados en las células parenquimatosas del tallo y de las ramas. Según Janzen & Wilson (1974) dos terceras partes del total de carbohidratos (y probablemente otros nutrientes como N y P) almacenados al final de la época seca en *J. nervosa*, son consumidas gradualmente a lo largo de la estación lluviosa debido a gastos en respiración de mantenimiento (de mayo a noviembre) y a los costos asociados a la producción de nuevas hojas y ramas (de noviembre a diciembre), durante la siguiente estación de crecimiento.

ANATOMÍA FOLIAR Y FILOTAXIA. La estructura de la planta juega un importante papel en la intercepción de luz por las hojas y, por tanto, en la tasa fotosintética (Chazdon 1985, Chazdon *et al.* 1996). Según Givnish (1988) la selección natural favorece a aquellas plantas cuyos caracteres estructurales y fisiológicos tiendan a mejorar la captación de energía, pues tendrán más recursos disponibles para reproducirse y competir. Pese a que en esta investigación no se realizaron

mediciones de intercambio gaseoso, las hojas pequeñas orientadas verticalmente, con una hipodermis esclerenquimatosa y un mesofilo de empalizada múltiple (Fig 6), son evidencia de una alta especialización de *J. nervosa* hacia la xerofilia. Para Givnish (1978, 1984) el tamaño y la disposición óptima de las hojas en una planta son aquellos que tienden a incrementar la tasa fotosintética y reducir los costos transpiratorios. Así, en los bosques secos la transpiración se incrementa proporcionalmente al área foliar, por lo que se favorecen las plantas con hojas pequeñas (Givnish 1984). Algo similar ocurre en los bosques húmedos, al comparar las hojas de árboles de dosel con las hojas de especies de sotobosque (Chiariello 1984, Lambers *et al.* 1998).

La ramitas distribuidas en la parte más externa de la copa, con hojas orientadas verticalmente y dispuestas de manera helicoidal en las ramas, probablemente permiten minimizar el traslape foliar en *J. nervosa*. Estas características son comunes en las especies de sol o heliófitas (Givnish 1984, Chazdon 1985, 1986). Este tipo de estructura foliar disminuye la probabilidad de sufrir fotoinhibición e incrementa captación de luz por las hojas inferiores (al reducirse el traslape foliar), lo cual maximiza la fotosíntesis de toda la copa (Givnish 1988, Terashima & Hikosaka 1995). Herbert (1996) indica que la respuesta fotosintética de una planta a la luz depende considerablemente de la disposición de las hojas con relación a la orientación espacial de la luz incidente. De esta forma, Herbert & Nilson (1991) desarrollaron un modelo bidimensional en el que demuestran que las plantas tropicales tienden a aumentar la tasa fotosintética mediante una disposición tal, que las hojas externas están orientadas en ángulos más agudos en comparación con las hojas que se encuentran en posiciones inferiores.

Adicionalmente, las heliófitas presentan características anatómicas que reflejan su mayor capacidad fotosintética en comparación con las especies tolerantes a la sombra (Rice & Bazzaz 1989, Press *et al.* 1995, Huante & Rincón 1998), como por ejemplo un mesofilo de empalizada grueso que puede ser múltiple o formado por una sola capa de células mesofílicas alargadas, con abundantes cloroplastos

(Osborne *et al.* 1994, Lambers *et al.* 1998, Press *et al.* 1995) y una capa epidérmica de esclerénquima (Raven *et al.* 1999), tal como se observó en el presente trabajo.

EFFECTO DE LA LUZ SOBRE LA FENOLOGÍA. Diferentes investigaciones en bosques tropicales poco estacionales han demostrado que el desarrollo fenológico, tanto vegetativo como reproductivo de los árboles del dosel se concentra en la época de mayor irradiación (Janzen 1967, Wright 1992, Wright & van Schaik 1994, Grace *et al.* 1995). Esta tendencia ha sido observada en el crecimiento radial de los árboles de bosques tropicales perennifolios de Surinam (Schultz 1960) y en el bosque lluvioso de La Selva, Costa Rica (Raich *et al.* 1991, Clark & Clark 1994), en la floración de los árboles en Malasia peninsular (van Schaik 1986), en la producción de flores y frutos en La Selva (Frankie *et al.* 1974, Wright *et al.* 1999), en la producción de hojas (Barone 1998) y flores (Croat 1969, 1975) en la Isla de Barro Colorado, Panamá y en la producción de semillas en algunos árboles de Borneo (Wycherley 1973). De igual manera, Hladik (1978) concluyó que el 95% de lianas y árboles en el bosque lluvioso de Gabón concentra la producción de hojas y flores en los meses más soleados de la estación seca.

Este patrón fenológico también se presenta en diferentes especies del bosque seco (Janzen 1967, Borchert 1983, 1995). En el caso de *J. nervosa*, la producción de hojas y flores a nivel poblacional estuvo estrechamente relacionada con el aumento en los niveles de luz directa, lo cual se asemeja a los resultados obtenidos por Janzen (1970). Este autor observó que la producción de hojas se extendía desde finales de noviembre hasta las primeras semanas de diciembre, coincidiendo con la apertura del dosel y el aumento en la intensidad de la luz. La caída de las hojas ocurrió pocas semanas después del inicio de la estación lluviosa y se completó durante el mes de julio. Sin embargo, en el presente estudio la brotación de hojas empezó un mes y medio antes de lo indicado por Janzen (1970).

Esta discrepancia probablemente se debe a que la sincronía poblacional en esta investigación no fue total. En la población estudiada la mayoría de las plantas iniciaron la producción de hojas y flores a partir de noviembre, pero también la

producción de algunas plantas ocurrió más temprana o más tardíamente, dependiendo del nivel de apertura del dosel (Fig. 8A) y probablemente de una serie de factores endógenos (p.ej., acumulación de recursos y estatus fisiológico). Esta asincronía también ha sido observada recientemente en diferentes poblaciones de *Paqaira quinata* (Fuchs 2000). Para Rathcke & Lacey (1985) la variación en la sincronía observada en poblaciones naturales puede ser el resultado de la heterogeneidad ambiental, de la existencia de diferentes genotipos entre individuos, de la plasticidad fenotípica o de una combinación de estos factores. Además Williams-Linera & Meave (2002) mencionan las diferencias en el estatus fisiológico de los diferentes individuos, así como el comportamiento desigual de los diferentes módulos en una misma planta como responsables de esta variación.

Por otra parte, como consecuencia del aumento de la DFF en octubre del 2001, se observó un leve incremento en la temperatura del aire, que podría haber favorecido la brotación inicial de hojas en *J. nervosa*. Pequeños incrementos en la temperatura del aire pueden favorecer el transporte de solutos en el floema (Johnson & Thorley 1985), acelerar actividades metabólicas y biosintéticas (Kuiper 1993, Gómez & Fournier 1996), estimular la apertura de yemas y la expansión del follaje (Reddy *et al*: 1993). Incluso, en varias plantas de bosque seco, se ha observado que la brotación temprana de hojas durante la época seca, coincide con picos en la temperatura del aire (p. ej., *Tabebuia rosea*, Gómez & Fournier 1996, *Enterolobium cyclocarpum*, Rojas 2001). Sin embargo, en el presente estudio el pico de temperatura del aire se registró en abril (Fig. 7B), mientras que el pico de producción de hojas en *J. nervosa* se observó en febrero, siguiendo la misma trayectoria de la DFF.

En las plantas que no sufren limitaciones de agua, la fenología estará regulada en forma directa por la variación estacional en la disponibilidad de luz (Wright & van Schaik 1994, Wright 1996, Barone 1998). Así, Angulo-Sandoval & Aide (2000) demostraron que en el bosque lluvioso de Luquillo, Puerto Rico, la producción de hojas está relacionada con el aumento estacional de luz, pero no con los patrones de lluvia. Tanto en las especies perennifolias como en las de fenología inversa, el agua no representa un factor limitante de la fenología, ya que en ambos

casos existe un sistema radical profundo que puede llegar hasta el nivel freático del suelo, donde se encuentra el reservorio subterráneo de agua (Wright 1992, Dawson & Pate 1996, Sandford & Cuevas 1996, Roupsard *et al.* 1999). En un estudio con isótopos de hidrógeno realizado en la Isla Barro Colorado, Jackson *et al.* (1995) demostraron que durante la estación seca las especies caducifolias utilizan fuentes de agua superficiales, mientras que las especies perennifolias obtenían el agua de fuentes más profundas y abundantes, lo que hace que presenten un potencial hídrico más favorable. Esto permite a la planta la producción y el mantenimiento de sus hojas a lo largo de la época de mayor irradiación (Sandford & Cuevas 1996, Roupsard *et al.* 1999).

En plantas adultas de *J. nervosa*, Janzen (1970) halló un sistema radical de más de 8 m, que permite el acceso a las fuentes subterráneas de agua durante todo el período de crecimiento. Un sistema radical de este tipo también se observó en las plántulas de *J. nervosa* analizadas en el presente estudio, en donde la longitud del sistema radical fue hasta cinco veces mayor que la del vástago, con una relación de biomasa promedio raíz : vástago de 2.53. En la especie de fenología inversa *Faidherbia albida*, Dupuy & Dreyfus (1992) midieron un sistema radical de 30 m de profundidad, y Roupsard *et al.* (1999) demostraron que el carácter freatofítico permitía a esta leguminosa tolerar la época seca y sufrir un estrés hídrico moderado, en comparación con las especies caducifolias presentes en el mismo bosque. Además, en el bosque seco de Chamela, México, Barradas & Glez (1999) observaron que durante la estación seca, el rocío depositado al amanecer en las hojas de las especies heliófilas de sotobosque *J. nervosa* y *Coccoloba liebmanni* tenía un importante papel en la sobrevivencia, ya que contribuía a reducir la tasa de transpiración durante la mañana. Por tanto, un sistema radical profundo, permite a las heliófitas explotar altos niveles de luz para tener una mayor tasa de crecimiento durante la época seca, principalmente en las plantas que habitan en el sotobosque, que como en el caso de *J. nervosa*, experimentan severas limitaciones de luz en comparación con los árboles del dosel o de sitios abiertos (Chazdon & Fetcher 1984a,b, Smith *et al.* 1992, Chazdon *et al.* 1996).

EFFECTO DE LA REDUCCIÓN DE LA CANTIDAD DE LUZ SOBRE LA FENOLOGÍA FOLIAR. *J. nervosa* mostró un alto grado de especialización para el aprovechamiento de los mayores niveles de luz que llegan al sotobosque durante la época seca. Esto se evidencia en la fenología inversa, en el desarrollo de raíces profundas, en el patrón de distribución de biomasa y en las características foliares analizadas en este estudio. Sin embargo, en la mayoría de las especies de sol, la alta tasa metabólica tiene un elevado costo respiratorio en comparación con las especies adaptadas a la sombra (Bazzaz & Carlson 1982, Pearcy *et al.* 1987, Mulkey *et al.* 1993, Chazdon *et al.* 1996, Zotz & Winter 1996). Esta condición es incompatible con un balance de carbono positivo durante un período prolongado de sombreo (Givnish 1988, Rice & Bazzaz 1989, Chazdon *et al.* 1996). Debido a esto, *J. nervosa* se ve obligada a perder su follaje al inicio de la estación lluviosa. Posiblemente, si existiera suficiente disponibilidad de luz durante todo el año este arbusto podría manifestar un hábito perennifolio. Por ello, *J. nervosa* es perennifolia en el desierto de Sonora en México, pero muestra una fenología inversa en los bosques caducifolios de Veracruz (A. Búrquez, *com. pers.*), los cuales presentan una estacionalidad semejante a la del Parque Nacional Santa Rosa.

La aparente intolerancia a la sombra, mostrada por las plantas adultas de *J. nervosa*, refleja una limitada capacidad para ajustarse a los cambios en el ambiente lumínico. Debido a que la luz es un factor altamente dinámico espacial y temporalmente (Chazdon & Pearcy 1991, Smith *et al.* 1992, Chazdon *et al.* 1996), las plantas necesariamente tienen que presentar la suficiente plasticidad fisiológica para ajustar su funcionamiento a las constantes variaciones en este recurso (McCree & Loomis 1969, Fetcher *et al.* 1987, Knapp & Smith 1989). Sin embargo, diferentes estudios han demostrado que la aclimatación lumínica exige, en la mayoría de las especies, la producción de hojas nuevas que tienen una capacidad superior a la de las hojas maduras para ajustarse a las condiciones lumínicas imperantes (p. ej., Pearcy *et al.* 1985, Mulkey *et al.* 1992, Brooks *et al.* 1996, Ávalos & Mulkey 1999). La aclimatación de las hojas maduras a condiciones contrastantes de luz implica una elevada regulación de la redistribución de nitrógeno dentro y entre hojas, lo cual se

ha observado en árboles perennifolios de dosel (Brooks *et al.* 1996) y en lianas (Ávalos & Mulkey 1999). Este fenómeno probablemente sea menos frecuente en especies cuyas hojas no experimentan constantes fluctuaciones en el ambiente lumínico a lo largo de su vida, como en el caso de *J. nervosa*, cuyas hojas sólo experimentan las condiciones de alta irradiación que se presenta durante la estación seca.

En contraste con el comportamiento caducifolio de las plantas adultas, las plántulas de *J. nervosa* mantuvieron las mismas hojas a lo largo de todo el año, lo que probablemente se debe a que estos estadios iniciales presentan una mayor plasticidad, porque tienen un acceso limitado a recursos (p.ej., agua y luz); así, reemplazar las hojas después de cada estación seca no sería fisiológicamente viable (Coley *et al.* 1985). En diferentes especies de plantas tropicales se ha encontrado que la plasticidad fenotípica a los cambios lumínicos es mayor en los estadios juveniles que en las plantas adultas (p. ej., Kitajima & Augspurger 1989, Popma & Bongers 1991, Turnbull *et al.* 1993, Press *et al.* 1995, Huante & Rincón 1998), ya que las plántulas disponen de menos recursos para hacer frente a modificaciones significativas en la distribución de biomasa y para la producción de nuevas hojas. Según Seiwa (1999), esta mayor plasticidad ontogenética optimiza la captación de luz y la sobrevivencia de las plántulas en sitios con grandes fluctuaciones estacionales de luz. Además, como la germinación de las semillas de *J. nervosa* ocurre a mediados de la época lluviosa (*obs. pers.*), se facilita la aclimatación de las plántulas a las condiciones de sombra imperantes en el nivel basal del sotobosque. Con el tiempo las plántulas alcanzan un adecuado desarrollo del sistema radical y la suficiente madurez fotoquímica y fisiológica. Llegado este momento, para las plántulas se hace desfavorable mantener las hojas durante la época lluviosa, pues los costos respiratorios son mayores que los beneficios de la fijación de carbono. De este modo, resultará más económico desarrollar un hábito caducifolio en la estación lluviosa.

La evolución de la fenología inversa en las plantas de bosques tropicales altamente estacionales puede ser un proceso muy complejo. Aparte de una adecuada variación genética para tolerar las condiciones de sequía a nivel poblacional, es primordial que los cambios en la disponibilidad de luz tengan suficiente magnitud y frecuencia a lo largo del ciclo de vida de la planta (Ávalos 1999). Además, es necesario que la planta (o sus órganos) pueda percibir alguna señal externa que le permita predecir futuros cambios ambientales, para ajustar su fenología a los mismos. Así, en los bosques tropicales los cambios en el contenido de agua del suelo (Borchert 1994) y el incremento de la irradiación solar durante la transición época lluviosa - época seca actúan como una señal para que las plantas de dosel modifiquen su fenología foliar (Wright & van Shaik 1994).

Finalmente, un carácter aparecido en el antecesor de un grupo de plantas podría manifestarse durante generaciones en especies emparentadas, sin que necesariamente les confiera una ventaja adaptativa (Harvey & Pagel 1995). Por tanto, los factores genéticos ligados a la historia evolutiva de un grupo taxonómico podrían determinar el patrón fenológico en diferentes especies de plantas tropicales (Williams-Linera & Meave 2002). Sin embargo, aparte de *J. nervosa*, ni en los representantes actuales y ni en los antecesores de la familia Theophrastaceae se tiene conocimiento de otras especies con fenología inversa (B. Ståhl, *com. pers.*). Esto apoya la idea de que la fenología inversa evolucionó en *J. nervosa* como respuesta a los severos cambios de irradiación que tienen lugar en los sitios donde habita esta especie.

CONCLUSIONES

La fenología inversa de *J. nervosa* está relacionada con una alta especialización en el aprovechamiento de los elevados niveles de luz que llegan al sotobosque durante la época seca. Una alta capacidad fotoquímica implica elevados costos respiratorios, que probablemente no permiten una ganancia de carbono positiva bajo las condiciones de sombra prevalecientes durante la época lluviosa. Esta situación hace que para la planta sea desfavorable mantener las hojas durante la época lluviosa, y la fenología inversa se convierte en una respuesta adaptativa que permite aprovechar la mayor irradiación prevaleciente en el sotobosque del bosque seco durante la estación de sequía.

El hábito perennifolio de las plántulas de *J. nervosa* se debe, entre otras cosas, disponen de menos recursos que las plantas adultas, para hacer frente a modificaciones significativas en la distribución de biomasa y en la producción de nuevos órganos.

Este estudio representa un aporte importante para incrementar nuestra limitada comprensión de los factores que regulan el comportamiento cíclico de las plantas del Bosque Tropical Seco, que hasta la fecha representa uno de los ecosistemas tropicales menos estudiados y que más se ha visto afectado por las actividades humanas. Demuestra que la luz puede representar un factor de gran importancia en la evolución de los patrones fenológicos de las plantas tropicales.

RECONOCIMIENTOS

Deseo expresar mi gratitud a Gerardo Ávalos, Óscar J. Rocha y a Luis Fournier por las valiosas observaciones que me hicieron sobre diferentes tópicos tratados en este trabajo, así como por la ayuda logística brindada. A Jorge Lobo por su ayuda en el análisis estadístico. A María Marta y Felipe Chavarría por su amabilidad y cooperación durante el trabajo de campo en el Parque Nacional Santa Rosa. También a Erick Olson por sus recomendaciones y su ayuda en la extracción de muestras de suelo. Mi reconocimiento a la Organización para Estudios Tropicales (OET), a través de fondos de la Andrew W. Mellon Foundation, al programa de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica y a Idea Wild, quienes contribuyeron a financiar este trabajo

LITERATURA CITADA

- Ackerly, D.D. 1996. Canopy structure and dynamics: integration on growth processes in tropical pioneer trees. Pp. 619-658. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Aerts, R. 1995. The advantage of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.* 10: 402-406.
- Agyeman, V.K., M.D. Swaine & J. Thompson. 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and derivation of a light response index. *J. Ecol.* 87: 815-827.
- Angulo-Sandoval, P. & T.M. Aide. 2000. Leaf phenology and leaf damage of saplings in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 32: 415-422.
- Antúnez, I., E.C. Retamosa & R. Villa. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128: 172-180.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- Ávalos, G. 1999. Photosynthetic acclimation of canopy branches and seedlings of lianas to light changes in a tropical dry forest. Ph.D. Thesis. University of Missouri-St. Louis.
- Ávalos, G. & S.S. Mulkey. 1999. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest. *Oecologia* 120: 475-484.
- Barone, J.A. 1998. Effects of light availability and rainfall on leaf production in a moist forest in central Panama. *J. Trop. Ecol.* 14: 309-321.
- Barone, J.A., & P.D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. Pp. 465-492. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica.
- Barradas, V.L., & M. Glez. 1999. Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *Int. J. Biomet.* 43 (1): 1-7.

- Baruch, Z., R.R. Pattison, & G. Goldstein. 2000. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. *Int. J. Plant Sci.* 161: 107-118.
- Bazzaz, F.A. & R.W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. 75(5): 1437-1449.
- Borchert, R. 1995. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *J. Trop. Ecol.* 12: 65-80.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J.* 20: 239-247.
- Breslow, N.E., & D.G. Clayton. 1993. Approximate inference in generalized lineal mixed model. *J. Am. Statist. Assoc.* 88: 9-25.
- Brooks, J.R., D.G. Sprugel & T.M. Hinckley. 1996. The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within the canopy. *Oecologia* 107: 21-32.
- Bullock, S.H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. Pp. 277-303. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- Bullock, S.H. & J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Castro-Díez, P., J.P. Puyravaud & J.H.C. Cornelissen. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plants species and types. *Oecologia* 124: 476-486.
- Chapin, S., E. Schulze & H. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Chazdon, R.L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *Amer. J. Bot.* 72: 1493-1502.

- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. 1987. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 191-195.
- Chazdon, R.L., & N. Fetcher. 1984a. Light environments of tropical forest. Pp. 27-50. In: Medina E., Money H.A. & Vázquez-Yánes C. (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk, Boston.
- Chazdon, R.L., & N. Fetcher. 1984b. Photosynthetic responses to light variation in lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553-564.
- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.
- Chazdon, R.L., R.W. Pearcy, D.W. Lee & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. Pp. 5-55. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Chiariello, N. 1984. Leaf balance in wet lowland tropics. Pp. 85-98. In: Medina E., Money H.A. & Vázquez-Yánes C. (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk, Boston.
- Chory, J., M. Chatterjee, R.K. Cook, T. Elích, C. Fankhauser, J. Li, P. Nagpal, M. Neff, A. Pepper, D. Poole, J. Reed & V. Vitart. 1996. From seed germination to flowering, light controls plant development via the pigment phytochrome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 12066-12071.
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1994. Climate-induced annual variation in canopy growth in a Costa Rican tropical rain forest. *J. Ecol.* 82: 865-872.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Pp. 191-200. In: *Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds). Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defences. *Science* 230: 895-899.

- Coley, P.D., & T.A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. Pp. 305-336. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York Chapman & Hall, USA.
- Croat, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56: 295-307.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior habit and habit classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of the tropical semideciduous forest in Northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- Dawson, T.E. & J.S. Pate. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107: 13-20.
- Dupuy, N.C., & B.L. Dreyfus. 1992. *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Appl. Environ. Microbiol.* 58: 2415-2419.
- Escuela de Geografía. 2001. Programa de Investigaciones Geogi, Universidad de Costa Rica.
- Fetcher, N., B.R. Strain & S.F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer & R. Chazdon. 1994. *Physiological Ecology of Plants*. Pp. 128-141. In: L.A. Mcdade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago, Chicago.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, G. Rojas & B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 97-110.
- Field, C.B. 1991. Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability. Pp. 35-65. In: Mooney, H.A., W.E. Winney & P.E.J., Pell (eds). *Responses of plants to multiple stresses*. Academic Press.

- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler: 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Fuchs, E.J. 2000. Efecto del aislamiento espacial y fenológico sobre el flujo génico y el éxito reproductivo de *Pachira quinata* (Bombacaceae). Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. 54 p.
- Givnish, T.J. 1978. On the adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. Pp. 352-379. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York.
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forest. Pp. 51-84. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yánes (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W Junk, Boston.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63-92.
- Goldberg, D.E. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, México, and a general model. *Ecology* 63: 942-951.
- Gómez, P. & L. Fournier. 1996. Fenología y ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* ("Roble de Sabana") en Costa Rica (Bignoniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44: 61-70.
- Grace, J., J. Lloyd, J. McLntyre, A.C. Miranda, P. Meir, H.S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrieff, J. Massheder, Y. Malhi, I. Wright & J. Gash. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science* 270: 778-784.
- Harper, J.L. 1989. The value of a leaf. *Oecologia* 80: 53-58.
- Hartshorn, G.S. 1983. Plants. Pp. 118-127. In: D.H. Janzen (ed). *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago, Chicago.
- Harvey, P.H. & M.D. Pagel. 1995. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press.

- Hegarty, E.E. 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianas and associated trees during a rainforest succession. *J. Ecol.* 78: 300-312.
- Herbert, T.J. 1996. On the Relationship of Plant Geometry to Photosynthetic Response. Pp. 139-160. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Herbert, T.J. & T. Nilson. 1991. A model of variance of photosynthesis between leaves and maximization of whole plant photosynthesis. *Photosynthetica* 25: 597-606.
- Hladik, A. 1978. Phenology of leaf production in rainforest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. Pp. 51-72. In: G.G. Montgomery (ed). *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Holbrook, M.N., J.L. Whitbeck & H.A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 242-276. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- Huante, P. & E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Hutchison, B.A. & D.R. Matt. 1977. The distribution of solar radiation within a deciduous forest. *Ecol. Monog.* 47: 185-207.
- Jackson, P.C., J. Cavelier, G. Goldstein, F.C. Meinzer, & N.M. Holbrook. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia* 101: 197-203.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of deciduous forest. *Biotropica*. 2: 112-19.
- Janzen, D.H. 1983. *Jacquinia pungens*. Pp. 265-267. In: *Costa Rican Natural History*. D.H. Janzen (ed) The University of Chicago Press, Chicago.
- Janzen, D.H. & D.E. Wilson. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica* 6: 260-262.

- Johnson, I., H. Thorley. 1985. Temperature dependence of plant and crop processes. *Ann. Bot.* 55: 1-24.
- Justiniano, M.J. & T.S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Kitajima, K., & C.K. Augspurger. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70: 1102-1114.
- Kitajima, K., S. Mulkey & S.S. Wright. 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. *Oecologia* 109: 409-498.
- Knapp, A.K. & W.K. Smith. 1989. Influence of growth form on ecophysiological responses to variable sunlight in subalpine plants. *Ecology* 70: 1069-1082.
- Königer, M., G.C. Harris, A. Virgo & K. Winter. 1995. Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy, gap and understory plants. *Oecologia* 104: 280-290.
- Kuiper, P. 1993. Diverse influences of small temperature increases on crop performance. In: *International Crop Science I*. Chapter 39. Madison, USA.
- Lambers, H & H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 188-261.
- Lambers, H., S. Chapin & T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer Verlag, New York. 540 p.
- McCree, K.J. & R.S. Loomis. 1969. Photosynthesis in fluctuating light. *Ecology* 50: 422-428.
- Medina, E. 1981. Nitrogen content, leaf structure and photosynthesis in higher plants. Report to UNEP Study Group on Photosynthesis and Bioproductivity. London.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. Pp. 139-154. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yánes (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk Publishers, Boston.
- Medina, E., V. García & E. Cuevas. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and

- drought resistance in tropical rain forest of upper Rio Negro. *Biotropica* 22: 51-64.
- Mulkey, S.S., A.P. Smith, S.J. Wright, J.L. Machado & R. Dudley. 1992. Contrasting leaf phenotypes control seasonal variation in water loss in a tropical forest shrub. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 89: 9084-9088.
- Mulkey, S.S., & S.J. Wright. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. Pp. 187-216. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Mulkey, S.S., S.J. Wright., & A.P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 46: 526-537.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1990. Dry forest of tropics and subtropics: Guánica Forest in context. *Acta Científica* 4(1-3): 15-24.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- Nobel, P.S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, California. 635 p.
- Oberbauer, S. 1985. Plant water relations of selected species in wet and dry tropical lowland forest in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(2): 137-142
- Opler, P.A., G.M. Frankie & P. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-88.
- Osborne, B., G.T. Clabby, D. Horsley, & P.F. Nolan. 1994. Is acclimation required for success in high light environments? A case study using *Mycelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae). *Ann. Phytol.* 127: 363-375.
- Parque Nacional Santa Rosa. 2001. Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.
- Pearcy, R.W., O. Björkman, M.M. Caldwell, J.E. Keeley, R.K. Monson & B.R. Strain. 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *Bioscience* 37: 21-29.

- Pearcy, R.W., W.K. Osteryoung & H.W. Calkin. 1985. Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. *Pl. Physiol.* 79: 896-902.
- Popma, J. & F. Bongers. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to change in light availability. *J. Trop. Ecol.* 72: 85-97.
- Press, M.C., N.D. Brown, M.G. Barker & S.W. Zipperlen. 1995. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. Pp. 41-58. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- Raich, J.W., E.B. Rastetter, J.M. Melillo, D.W. Kicklighter, P.A. Steudler, B.J. Peterson, A.L. Grace, B. Moore & C.J. Vorosmarty. 1991. Potential net primary productivity in South America: application of a global model. *Ecol. Appl.* 1: 399-429.
- Rathcke, B. & E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Raven, P.H., R.F. Evert & S.E. Eichhorn. 1999. *Biology of Plants*. 6^a ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Reddy, K., F. Hodges, J. McKinion. 1993. Temperature Effects on Pima Cotton Leaf Growth. *Agron. J.* 85: 681-686.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. *Can. J. Bot.* 73: 164-174.
- Reich, P.B., M.B. Walters & D.S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf plant and characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monog.* 62: 365-392.
- Reich, P.B., M.B. Walters & D.S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 13730-13734.
- Rice, W.R. 1988. Analysing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223-225.
- Rice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989. Growth consequences of plasticity of plants traits in response to light conditions. *Oecologia* 78: 508-512.
- Rojas, K. 2001. Fenología de la copa y del sistema de raíces finas y relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) un árbol de brotación

- temprana en el bosque trópicol seco. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. 65 p.
- Roupsard, O., A. Ferhi, A. Granier., F. Pallo., D. Depommier., B. Mallet., H.I. Joly & E. Dreyer. 1999. Reverse phenology and dry season water uptake by *Faidherbia albida* in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa. *Funct. Ecol.* 13(4): 460-472.
- Ryan, D.F. & F.H. Bormann. 1982. Nutrient reabsorption in northern hardwood forests. *BioScience* 32: 29-32.
- Salisbury, F.B. & C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. 4^a ed. Wadsworth, Inc., California. 682 p.
- Sandford, R.L. & E. Cuevas. 1996. Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests. Pp. 268-300. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- SAS, 1994. *JMP users guide*. SAS Institute, Cary, NC.
- Schultz, J.P. 1960. *Ecological studies in Northern Suriname*. Nord-Hollandse Uitgeversmaatschappij, Amsterdam.
- Seiwa, K. 1999. Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus daviniana* var. *japonica*, a deciduous broad leaved tree. *Tree Physiology* 19: 793-97.
- Smith, A.P., K.P. Hogan & J.R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24: 503-511
- Sobrado, M.A. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potentials components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.
- Sobrado, M.A. & E. Medina. 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of "bana" vegetation of Amazonas. *Oecologia* 45: 371-378.
- Staaaf, H. 1982. Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Oecol. Plant.* 3: 161-170.

- Ståhl, B. 1989. A synopsis of Central American Theophrastaceae. *Nord. J. Bot.* 9: 15-30.
- Ståhl, B. 1995. A synopsis of *Jacquinia* (Theophrastaceae) in the Antilles and South America. *Nord. J. Bot.* 15: 493-511.
- Ståhl, B. 1998. *Jacquinia pauciflora* (Theophrastaceae), a new species from Puerto Rico. *Brittonia* 50: 1-4.
- Terashima, I. & K. Hikosaka. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ.* 18: 1111-1128.
- Tobin, M.F., O.R. López & T.A. Kursar. 1999. Responses of tropical understory plants to a severe drought: tolerance and avoidance of water stress. *Biotropica* 31: 570-578.
- Tosi, J.A, Jr. 1969. Mapa ecológico, República de Costa Rica: según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. San José. Centro Científico Tropical.
- Turnbull, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87: 110-117.
- van Shaik, C.P. 1986. Phenological changes in Sumatran rainforest. *J. Trop. Ecol.* 2: 327-347.
- van Shaik, C.P., J.W. Terborgh & S.J. Wright. 1993. The Phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Williams, K., C.B. Field & H.A. Mooney. 1989. Relations among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain forest plants of genus *Piper*. *Amer. Nat.* 133: 198-211.
- Williams-Linera G., & J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. Pp. 407-431. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Wright, S.J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Tree* 7: 260-63.

- Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. Pp. 440-460. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York.
- Wright, S.J., C. Carrasco, O. Calderón & S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.
- Wright, S.J., J.L. Machado, S.S. Mulkey & A.P. Smith. 1992. Drought acclimation among tropical forest shrubs (*Psychotria*, Rubiaceae). *Oecologia* 89: 457-463.
- Wright, S.J. & C.P. van Shaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Amer. Nat.* 143: 192-199.
- Wycherley, P.R. 1973. The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica* 9: 75-96.
- Zotz, G. & K. Winter. 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. Pp. 89-113. In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, New York.

Cuadro 1. Coeficientes de regresión (± 1 E.E.) y otros parámetros estadísticos calculados con de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), para determinar la relación entre la disponibilidad de luz y la producción de hojas, flores y frutos en 36 plantas adultas de *J. nervosa*.

Órganos	Factor	β	E.E.	χ^2	g.l.
Hojas	Luz directa	0.0013	0.0001	19.23 ***	1
	Luz directa*fecha	0.028	0.007	24.8 **	8
	Luz indirecta	-0.0001	0.0027	0.002 N.S.	1
	Tamaño	0.0007	0.0009	0.65 N.S.	1
Botones florales	Luz directa	0.011	0.0004	14.50 **	1
	Luz indirecta	-0.0262	0.0125	1.65 N.S.	1
	Tamaño	0.0035	0.0038	0.75 N.S.	1
Flores	Luz directa	0.0086	0.0015	10.03 **	1
	Luz indirecta	-0.0594	0.0132	3.15 N.S.	1
	Tamaño	-0.0028	0.0026	0.62 N.S.	1
Frutos	Luz directa	-0.0015	0.0004	3.52 N.S.	1
	Luz indirecta	0.0183	0.0075	4.62 N.S.	1
	Tamaño	0.0081	0.0030	2.07 N.S.	1

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, N.S. no significativo para un alfa de 0.05.

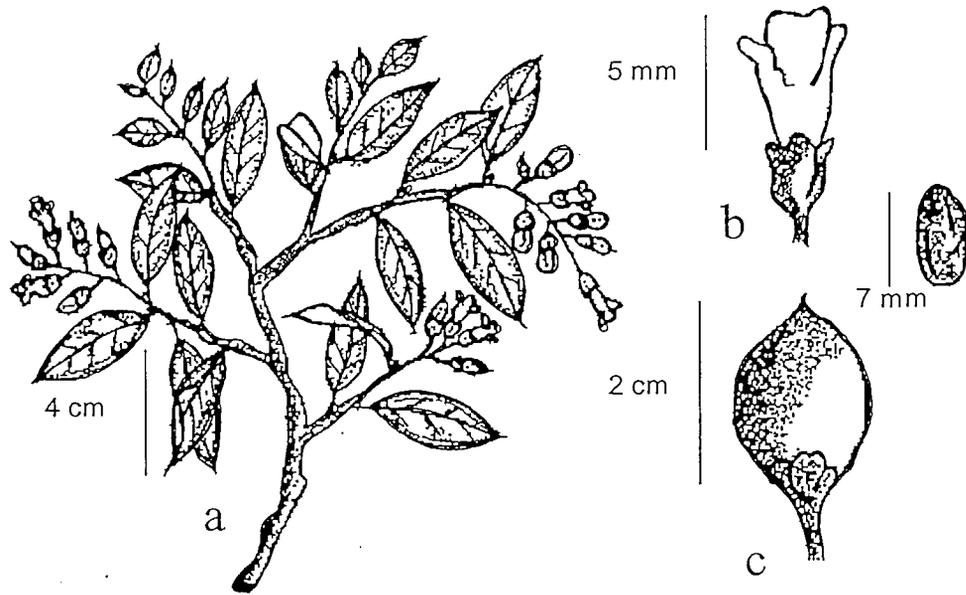


Fig.1. *Jacquinia nervosa* C. Presl. Se muestran: ramas con inflorescencias (a), detalle de flor (b), fruto maduro (c) y semilla (d) (original del autor).

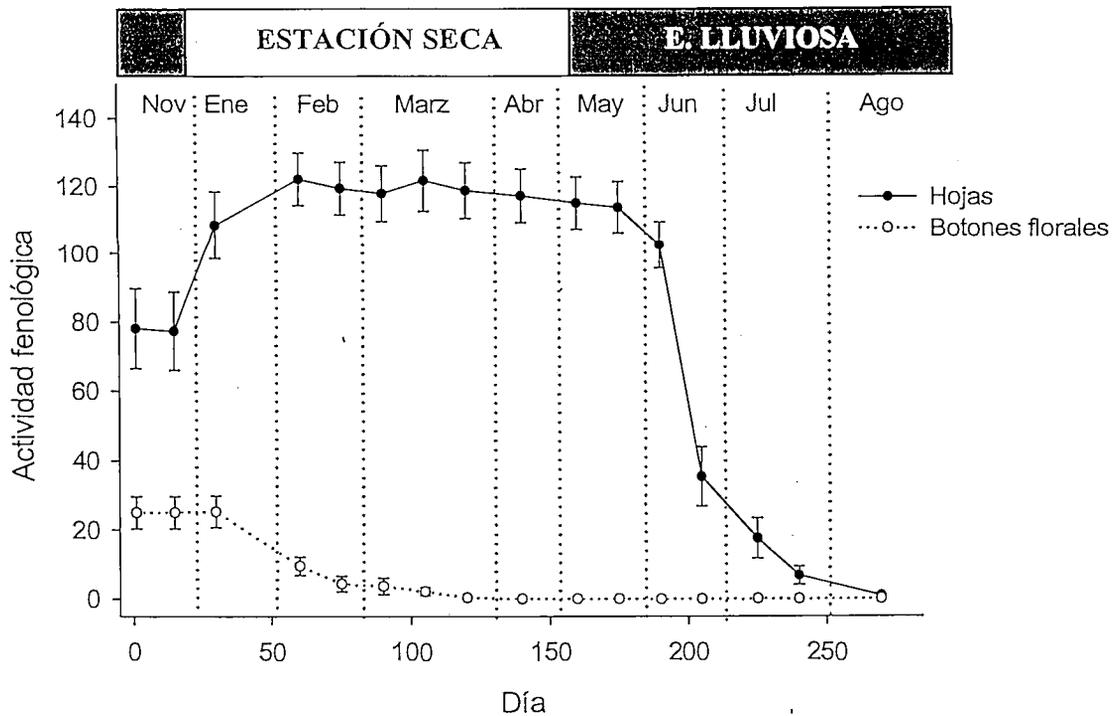


Fig. 2. Variación en el número promedio (± 1 E.E.) de hojas y botones florales en *J. nervosa* a lo largo de la estación de crecimiento. Los datos provienen de mediciones realizadas durante un período de 10 meses (de noviembre del 2000 hasta agosto del 2001) en 36 plantas adultas.

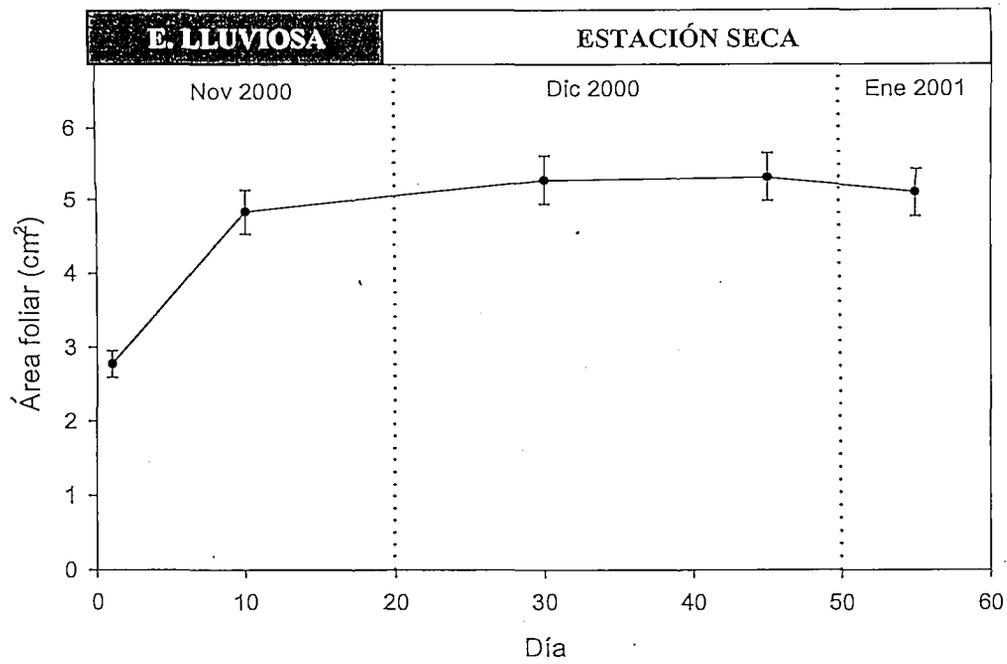


Fig. 3. Expansión foliar promedio (± 1 E.E.) a lo largo del tiempo en plantas de *J. nervosa*. En cada muestreo se midió el cambio en el área foliar de cinco hojas marcadas provenientes de 25 plantas adultas.

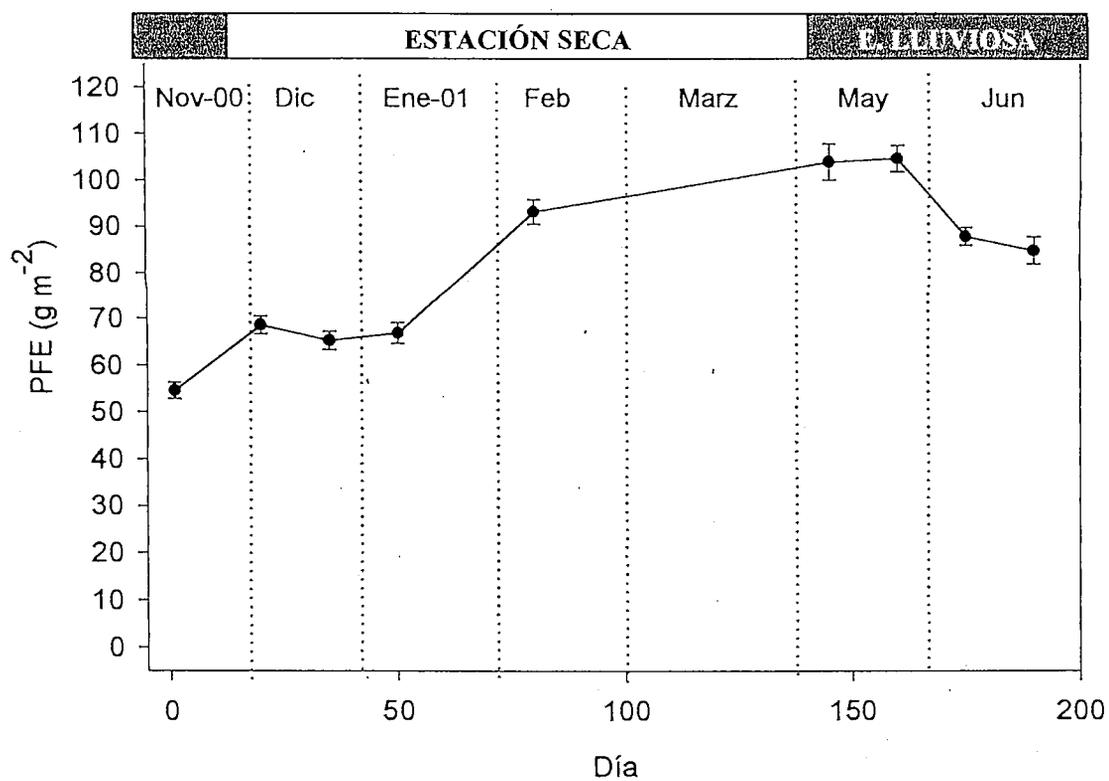


Fig. 4. Variación temporal en el PFE promedio (± 1 E.E.). En cada caso se utilizaron cuatro hojas por individuo provenientes de 25 plantas adultas de *J. nervosa*.

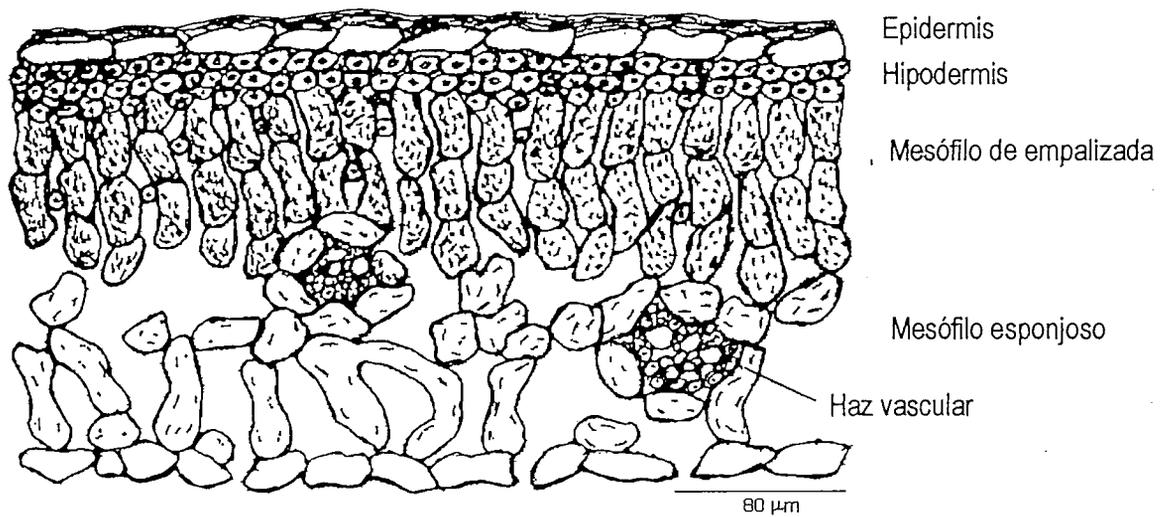


Fig. 5. Corte transversal de la hoja de *J. nervosa*. Se muestra el tipo y distribución de tejidos dentro de la hoja. El diagrama está basado en la observación al microscopio de luz de cortes de 40 hojas de diferentes plantas (original del autor).

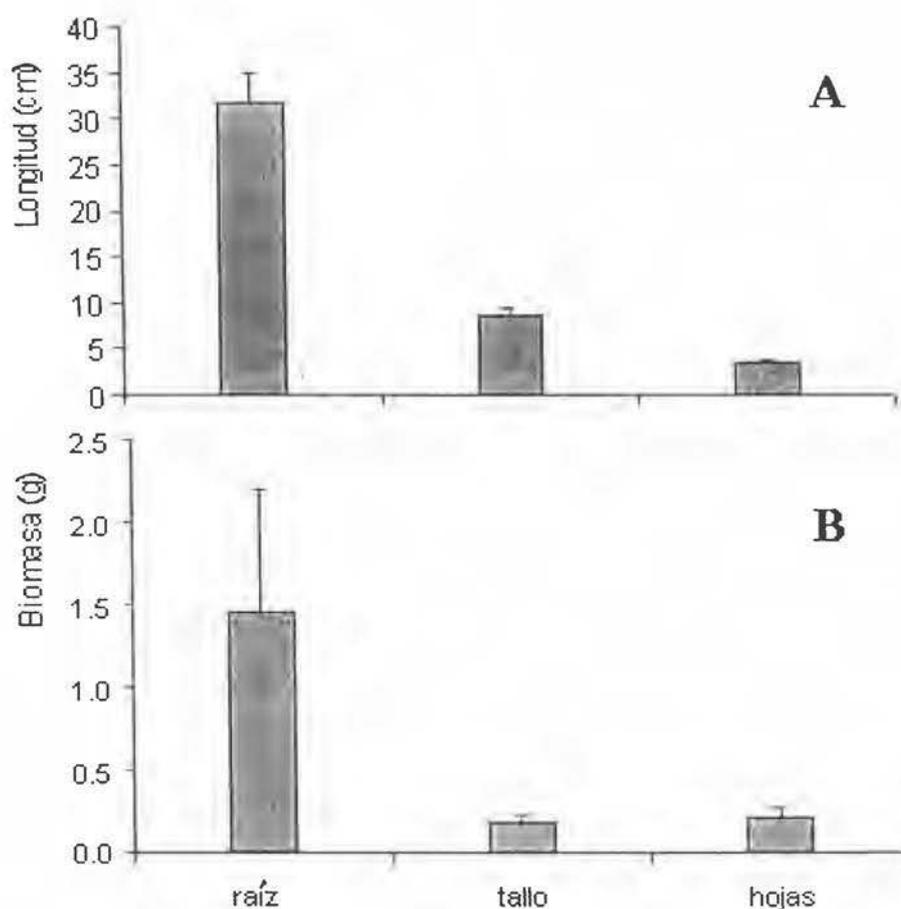


Fig. 6. (A) Comparación entre la longitud promedio (± 1 E.E.) del sistema radical y del vástago en plántulas de *J. nervosa* ($n = 15$), y (B) asignación de biomasa medida como peso seco promedio (± 1 E.E.) en raíz, en tallo y en hojas ($n = 15$).

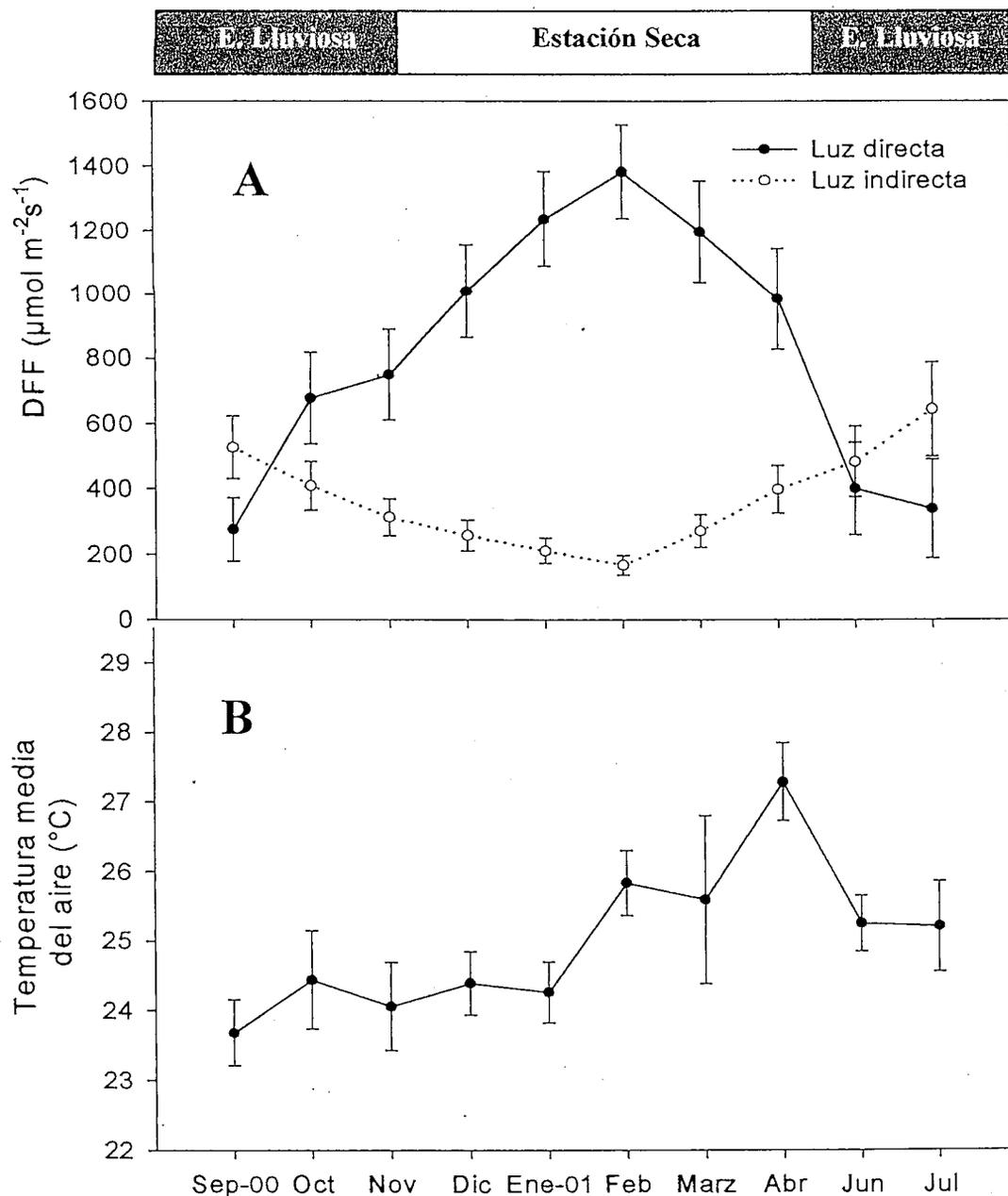


Fig. 7. (A) Promedio mensual de luz directa e indirecta (± 1 E.E.), y (B) temperatura media del aire (± 1 E.E.) medidos por la estación meteorológica del Parque Nacional Santa Rosa para septiembre a diciembre del año 2000 y para enero a julio del año 2001. Los promedios están basados en mediciones periódicas (cada 15 min) de DFF y temperatura a lo largo del mes.

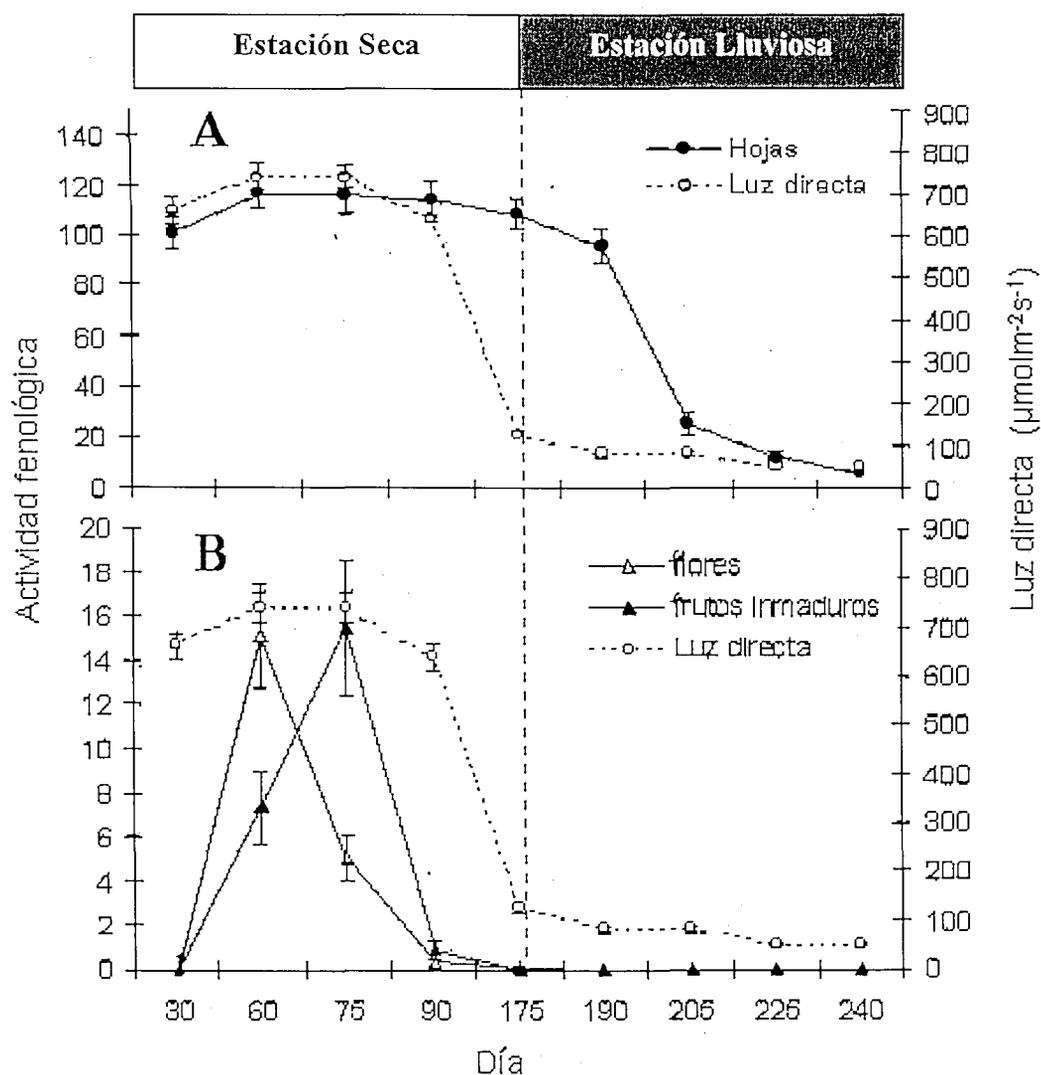


Fig. 8. Variación estacional en la disponibilidad de luz directa a lo largo del período de estudio y su efecto en **(A)** la producción de hojas y en **(B)** la producción de flores y frutos inmaduros de *J. nervosa*. En cada caso se muestra el número promedio (± 1 E.E) de hojas, flores y frutos inmaduros de 36 plantas adultas.

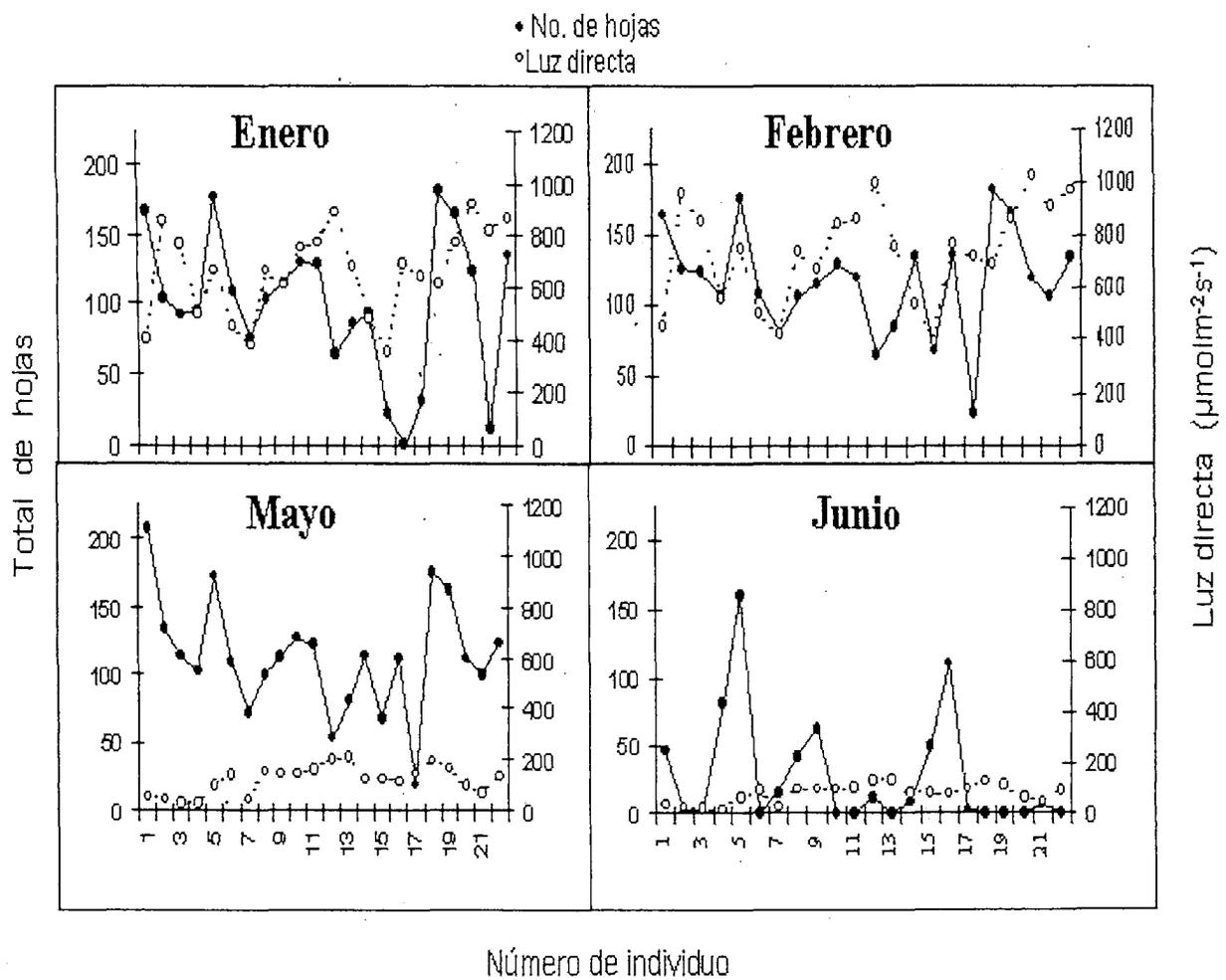
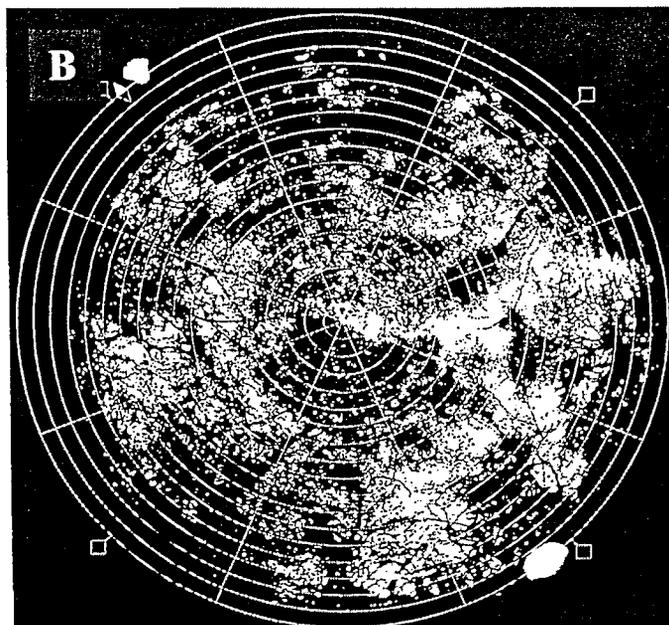
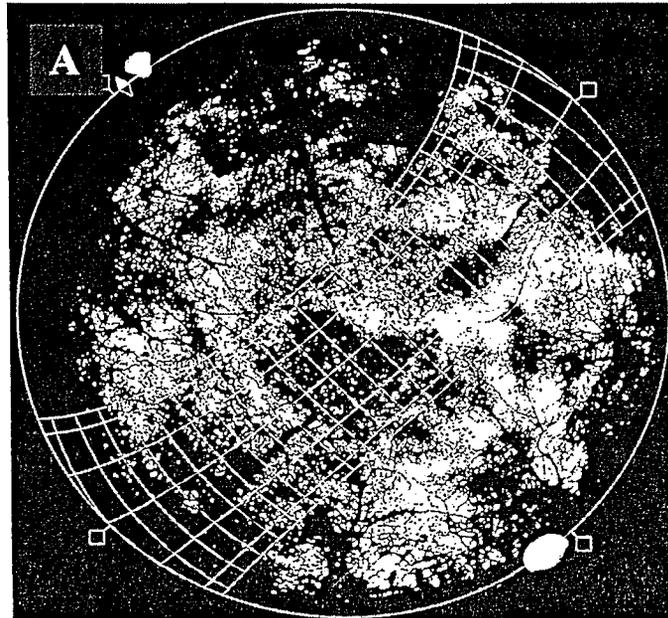


Fig. 9. Relación entre la producción total de hojas por planta de *J. nervosa* ($n = 22$) y los cambios estacionales en la disponibilidad de luz directa durante el inicio de la estación seca (enero y febrero) y el inicio de la estación lluviosa (mayo y junio) del año 2001.

Apéndice 1. Fotografía hemisférica de dosel tomada sobre la copa (a 5 m del suelo) de un arbusto de *J. nervosa* durante la segunda semana de febrero del 2001. **(A)** Trayectoria del sol (según la hora del día) a partir de la cual se estima el Factor Directo por Sitio (FDS) mediante el programa Hemiview. La línea en posición ecuatorial indica la posición del sol durante los equinoccios (21 de marzo y 23 de septiembre). La línea que se encuentra hacia el norte indica la posición del sol durante el solsticio de verano (22 de junio) y la que se encuentra hacia el sur indica la posición del sol durante el solsticio de invierno (22 de diciembre). **(B)** Mapa del cielo a partir del cual se estima el Factor Indirecto por Sitio (FIS).



Apéndice 2. Distribución del género *Jacquinia* (Theophrastaceae) en el mundo. **AM** = Antillas Menores, **Bah** = Bahamas, **Bel** = Belice, **Br** = Brasil, **Col** = Colombia, **CR** = Costa Rica, **Cub** = Cuba, **Ec** = Ecuador, **ES** = El Salvador, **Gua** = Guatemala, **Hai** = Haití, **Hon** = Honduras, **Jam** = Jamaica, **Mx** = México, **Nic** = Nicaragua, **Pan** = Panamá, **Per** = Perú, **PR** = Puerto Rico, **RD** = República Dominicana, **Ven** = Venezuela. El esquema está basado en los trabajos de Ståhl (1989, 1995).

Especie	Mx	Gua	Bel	ES	Hon	Nic	CR	Pan	Col	Ven	Ec	Per	Br	Cub	Jam	Hai	RD	PR	AM	Bah
<i>J. aculeata</i>														x		x	x			
<i>J. acunana</i>														x						
<i>J. albiflora</i>	x	x	x																	
<i>J. arborea</i>	x				x										x	x		x	x	
<i>J. amillaris</i>									x	x			x						x	
<i>J. berterii</i>														x		x	x	x	x	x
<i>J. brevifolia</i>														x						
<i>J. clarendonensis</i>															x					
<i>J. comosa</i>																x	x			
<i>J. dichotoma</i>																x				
<i>J. flammea</i>	x																			
<i>J. frutescens</i>									x	x										
<i>J. keyensis</i>															x	x				x
<i>J. lippoldii</i>														x						
<i>J. loefflingii</i>										x										
<i>J. longifolia</i>			x	x	x	x														
<i>J. macrantha</i>															x					
<i>J. macrocarpa</i>	x	x	x	x	x			x												
<i>J. montana</i>						x														
<i>J. mucronata</i>												x								
<i>J. nemophila</i>								x												
<i>J. nervosa</i>	x	x		x	x	x	x													
<i>J. nitida</i>		x			x	x														
<i>J. paludicola</i>		x	x																	
<i>J. pauciflora</i>																			x	
<i>J. pringlei</i>	x																			
<i>J. proctorii</i>															x					
<i>J. roigii</i>														x						
<i>J. seleriana</i>	x																			
<i>J. sessiflora</i>														x						
<i>J. shaferi</i>														x						
<i>J. sprucei</i>											x	x								
<i>J. stenophylla</i>														x		x				
<i>J. umbellata</i>														x			x	x		

ESCAPE DE LA HERBIVORÍA MEDIANTE LA FENOLOGÍA INVERSA EN EL ARBUSTO *JACQUINIA NERVOSA* (THEOPHRASTACEAE) EN EL BOSQUE TROPICAL SECO DEL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA.

Óscar M. Chaves

RESUMEN. Los insectos fitófagos juegan un importante papel en el ciclo de vida de las plantas en los diferentes ecosistemas. En las áreas tropicales, los daños causados por estos invertebrados sobre los diferentes órganos vegetales limitan considerablemente el crecimiento y la reproducción de las plantas. Esto ha favorecido en las plantas la aparición no solamente de una gran variedad de defensas químicas y estructurales, sino también de estrategias fenológicas que tienden a minimizar el impacto de la herbivoría. Muchas especies arbóreas varían la intensidad de expresión de las características fenológicas (producción de hojas, flores y frutos), adecuándola temporalmente a los períodos en que el daño por herbivoría es menor (p.ej., estación seca). En el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, el arbusto de sotobosque *Jacquinia nervosa* presenta una fenología inversa con respecto al patrón observado en las demás plantas: concentra el crecimiento vegetativo y reproductivo en la época seca. En este estudio determiné la producción de hojas, flores y frutos en 36 plantas adultas a lo largo de una estación de crecimiento (de octubre del 2000 hasta agosto del 2001). Medí la herbivoría en hojas seleccionando aleatoriamente 6 ramas por planta. Las hojas fueron marcadas y censadas cada 15 días, para medir la pérdida acumulativa de área foliar. Para determinar la depredación y dispersión de semillas a lo largo del período de fructificación, recolecté mensualmente 15 frutos por planta y conté el total de semillas sanas y dañadas, así como el tipo y el número de depredadores presentes. La producción de hojas, flores y frutos ocurrió durante los primeros meses de la época seca (de noviembre a marzo). La herbivoría de hojas acumulada a través del tiempo fue similar a la observada en otros árboles caducifolios del Bosque Tropical Seco. La mayor parte de la herbivoría se concentró en las hojas jóvenes, con una pérdida de área foliar promedio de 36.77% (D.E.= 34.35%, n =195). Los escarabajos

masticadores *Epicauta* sp. (Meloidae) fueron los principales herbívoros de estas hojas. En las hojas maduras, los daños más evidentes fueron causados por el escarabajo raspador *Coptocycla rufonotata* (Chrysomelidae). El desarrollo y la maduración de los frutos comprendió cuatro meses de la estación seca (de enero a marzo del 2001) y los tres primeros meses de la estación lluviosa (de mayo a julio). El número promedio de semillas por fruto maduro fue de 9 (*D.E.* = 5, *n* = 500). La depredación promedio de semillas por fruto maduro fue de un 42% (*D.E.* = 47%, *n* = 122), la mayor parte causada por una polilla no identificada de la familia Tortricidae. Solamente un 3% de las flores llegaron a formar frutos; esto fue afectado de forma significativa por el nivel de sincronía floral (0.38 ± 0.26 , *n* = 36 plantas) pero no por la sincronía foliar (0.88 ± 0.06 , *n* = 36 plantas), ni por el tamaño de la planta. El alto porcentaje de daño por insectos fitófagos en las hojas jóvenes, en los frutos y en las semillas, así como el bajo éxito reproductivo observado en *J. nervosa*, muestran que la fenología inversa de este arbusto no es consistente con la hipótesis de escape de la herbivoría. Tomando en cuenta la marcada estacionalidad del bosque tropical seco y el carácter heliófito de *J. nervosa*, es más probable que la fenología inversa haya evolucionado en respuesta a las fluctuaciones periódicas en la disponibilidad de luz. Sin embargo, no es posible descartar que en el pasado algún importante grupo de herbívoros (vertebrados o invertebrados), muy abundante durante la estación lluviosa, pudiera propiciar la aparición de la fenología inversa como estrategia para escapar temporalmente de la herbivoría.

PALABRAS CLAVE: *Jacquinia nervosa*; fenología inversa; herbivoría; insectos fitófagos; época seca.

INTRODUCCIÓN

En diferentes comunidades vegetales se ha demostrado que el daño causado por los insectos fitófagos puede repercutir directamente en el valor adaptativo de las plantas, tanto en la escala ecológica como en la evolutiva (Marquis 1984, Aide 1988, Strauss & Armbruster 1997, Maron 1998). En bosques tropicales, las pérdidas por herbivoría oscilan entre un 7% y un 20% del área foliar (Edwards 1977, Dirzo 1984a, Coley 1990, Coley & Barone 1996), pero existen considerables variaciones interespecíficas (Braker & Chazdon 1993, Dirzo & Domínguez 1995) e, incluso, intraespecíficas (Hendrix & Marquis 1983, Marquis 1987) en el grado de daño. Aunque el daño por herbivoría fuera moderado, aunado a otros factores adversos, como la competencia interespecífica o el estrés hídrico podría tener importantes repercusiones sobre valor adaptativo de la planta (Brown *et al.* 1987). Marquis (1988) determinó que la herbivoría puede retrasar el crecimiento vegetativo y la floración de *Piper arieianum* entre uno y tres meses, dependiendo de la intensidad del daño. Además Wisdom *et al.* (1989) observaron que las plantas de *Gutierrezia sarothrae* dañadas producían hasta cinco veces menos semillas por rama en comparación con plantas de control. Sin embargo, Morrison & Reekie (1995) indican que la herbivoría también podría tener efectos positivos en las plantas. Estos investigadores removieron diferentes porcentajes de área foliar en *Oenothera biennis*, determinando un efecto compensatorio en la tasa fotosintética de las hojas remanentes. Además, Maschinski & Whitham (1989) mencionan que la herbivoría podría eliminar las plantas menos resistentes a los insectos fitófagos y modificar las condiciones microambientales (p. ej., humedad relativa y disponibilidad de luz).

Las complejas interacciones evolutivas entre herbívoros y plantas han favorecido la aparición de una amplia variedad de defensas químicas, mecánicas y fenológicas, que limitan la acción de los herbívoros (Coley & Barone 1996). Coley *et al.* (1985) sugieren que el tipo y el número de defensas químicas están determinados por la disponibilidad local de recursos. Estos autores predicen que las plantas de ambientes ricos invertirán más recursos en crecimiento y reproducción y

menos en defensa, en comparación con las plantas adaptadas a ambientes con menor disponibilidad de recursos, donde el costo efectivo de reemplazar un determinado órgano o tejido es superior (Coley 1983). En plantas de ambientes ricos, predominarán defensas cuantitativas constituidas por carbono (p.ej., fenoles y taninos), mientras las plantas de ambientes pobres presentarán defensas cualitativas constituidas por nitrógeno (p.ej., alcaloides y glicósidos). Adicionalmente, muchas plantas presentan en hojas y en otros órganos defensas estructurales, como abundante pubescencia (Lieberman & Lieberman 1984), alto contenido de fibra, esclerénquima y lignina (Medina 1984, Barone & Coley 2002), espinas y cubiertas seminales duras y gruesas (Herrera 1982, Grubb 1992).

Aparte del efecto de los metabolitos secundarios y las defensas físicas, los daños por herbivoría se reducen en muchas plantas de zonas tropicales y templadas mediante de diferentes estrategias fenológicas (Mooper & Simberloff 1995). Se ha observado que las especies que concentran la producción de hojas, flores y frutos durante la estación seca sufren un daño por insectos fitófagos significativamente menor que las especies que lo hacen durante la estación lluviosa (Aide 1988, Coley & Barone 1996). Durante el período seco la abundancia de insectos herbívoros disminuye notablemente, en contraste con el período lluvioso (Wolda 1988). De esta manera, la producción de órganos vegetativos y reproductivos durante la estación seca puede resultar una estrategia selectivamente favorable, ya que permitiría a las plantas evadir temporalmente a los herbívoros.

Otra estrategia asociada a la anterior es la producción de hojas, flores o frutos de forma rápida y sincrónica. Una producción sincrónica permite que al menos una parte de las hojas, flores, frutos y semillas pueda evadir la acción de los depredadores (Janzen 1970a, 1971, Coley & Barone 1996). Además, un despliegue masivo de flores atrae un mayor número de polinizadores, lo que aumenta el número de flores polinizadas y, por tanto el número de frutos y semillas (Gentry 1974, Augspurger 1981, 1983, Newstrom *et al.* 1994).

En los bosques tropicales secos, la prolongada estación seca limita considerablemente el crecimiento vegetativo y favorece el hábito caducifolio

(Borchert 1983, 1999, Justiniano & Fredericksen 2000). La inhibición de la fase vegetativa favorece la activación de la fase reproductiva en muchas plantas (Borchert 1995). Sin embargo, también se conoce de un reducido número de especies con un patrón fenológico inverso al anterior, en el cual las plantas producen sus hojas, flores y frutos durante la estación seca, pero se vuelven caducifolias con la llegada de la estación lluviosa (Janzen 1970b, Roupsard *et al.* 1999). En el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, el arbusto de sotobosque *Jacquinia nervosa* es la única especie con este tipo de fenología (Janzen 1970b, Daubenmire 1972, Wright 1996).

Las presiones ambientales que condujeron a la evolución de la fenología inversa podrían estar relacionadas con las interacciones planta-herbívoro. La *hipótesis de escape de la herbivoría* intenta explicar el significado adaptativo de los diferentes patrones fenológicos de las plantas tropicales. Esta hipótesis propone que la presión ejercida por los insectos herbívoros representa una fuerza selectiva que concentra la fenología de las plantas en la estación de menor abundancia de esos insectos, y favorece la producción sincrónica de hojas, flores y frutos aumentando así el éxito reproductivo (Janzen 1967, 1971, Wright 1996).

La finalidad de esta investigación fue determinar la validez de la *hipótesis del escape de la herbivoría* en relación con el patrón fenológico vegetativo y reproductivo de *J. nervosa*. Si la hipótesis es correcta respecto a esta especie, esperaríamos una baja herbivoría en hojas, frutos y semillas, en comparación con valores de herbivoría comunicados en la literatura para especies caducifolias de bosques secos neotropicales. Concretamente determiné: 1) El porcentaje de herbivoría en hojas y semillas en comparación con otras especies de bosque seco y bosque lluvioso que crecen y se reproducen durante la estación lluviosa, 2) El efecto del grado de sincronía poblacional y del tamaño de la planta sobre el éxito reproductivo, 3) El tipo de polinizadores y visitantes asociados con esta planta, y 4) Los herbívoros asociados a las hojas, los frutos y las semillas de *J. nervosa*. Predigo lo siguiente: 1) Un reducido daño por herbivoría en hojas y semillas en comparación con especies arbóreas que crecen y se reproducen en la estación lluviosa, aunque el daño

siempre tenderá a ser mayor en hojas jóvenes que en hojas maduras, 2) Una alta sincronía en la producción de hojas y flores, y una sincronía inferior en la fructificación, pues la estación seca aumenta la sincronía floral, mientras que la producción de frutos generalmente presenta una mayor variación entre plantas debido a diferencias en la acumulación interna de recursos, 3) El grado de sincronía floral y un mayor tamaño tenderán a incrementar el éxito reproductivo de las plantas, 4) La mayor parte del daño en hojas será causado por insectos fitófagos, pues se sabe que en este tipo de bosque la mayor parte de la herbivoría se debe a invertebrados.

MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO. Este estudio se llevó a cabo durante un período de doce meses, de mayo a julio del 2000 y de noviembre del 2000 a agosto del 2001, a lo largo de la zona boscosa atravesada por el sendero Indio Pelado del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR). Este sitio comprende alrededor de 49 515 ha de terreno ubicadas entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana, con coordenadas 10°44'13" a 11°00'37" N y 85°34'48" a 85°58'51" O, a una altitud de 290 msnm. Según los datos de la estación meteorológica del PNSR, la precipitación media anual es de 1423.4 mm; la mayor parte de ésta cae entre mediados de septiembre y octubre. Se presenta una estación seca prolongada de aproximadamente cinco meses: de finales de noviembre hasta abril. De acuerdo con Janzen (1986) esta área está conformada por un mosaico de pastizales abandonados, zonas de regeneración primaria, y bosques tropicales secos, en los que predominan las especies caducifolias. Entre un 60 y un 75 % de las especies arbóreas presentes en este sitio son deciduas durante la estación seca, aunque unas pocas especies presentan un pico de producción de hojas en esta estación (Janzen 1970b). También, existen parches de especies perennifolias y de vegetación xérica (Hartshorn 1983, Janzen 1986). La región atravesada por el sendero Indio Pelado está formada principalmente por bosque secundario. Las especies de dosel dominantes son: *Pachira quinata*, *Manilkara chicle*, *Hymenea*

courbaril, *Cedrela odorata* y *Pseudobombax septenatum*. Entre los arbustos de sotobosque más comunes se encuentran *Semialarium mexicanum*, *Jacquinia nervosa* y *Rehdera trinervis*.

ESPECIE ESTUDIADA. *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) es un arbusto de sotobosque presente en algunos bosques caducifolios y semicaducifolios de la franja Pacífica de América Central, desde el sur de Jalisco, México hasta el noroeste de Costa Rica (Ståhl 1989), aquí se ha registrado una densidad de 0.1 a 60 plantas adultas por hectárea (Janzen 1970b). El tamaño de los adultos varía entre 1.5 y 6 m (tamaños superiores a 5 m son poco frecuentes), con un diámetro basal de 1.5 a 20 cm (*obs. pers.*).

Este arbusto, como todas las otras 33 especies que comprende el género *Jacquinia*, se caracteriza morfológicamente por poseer hojas coriáceas, simples, alternas, con el ápice modificado en forma de espina (Ståhl 1995, Fig. 1). Además, presenta un sistema radical muy peculiar, en el que no se presentan raíces laterales cerca de la superficie del suelo, sino que predominan las raíces en estratos mucho más profundos (Janzen 1970b, 1983, Oberbauer 1985). Una característica que lo diferencia de todas las demás teofrastáceas y de la mayoría de especies de árboles y arbustos de bosque seco es que muestra un patrón fenológico inverso, en el cual la producción de hojas empieza al inicio de la época seca y la caída ocurre con la llegada de la estación lluviosa (Janzen 1970b, 1983, B. Ståhl, *com. pers.*, Capítulo 1).

La fructificación ocurre dos meses después de la floración. Los frutos inmaduros presentan una pulpa succulenta, con semillas succulentas. Cuando maduran, la cubierta seminal se torna anaranjada, aumenta en grosor y se vuelve pétrea (Fig. 1). Tanto las semillas como la pulpa se deshidratan y esta última adquiere un sabor muy dulce. Los posibles polinizadores, así como los dispersores de frutos, no se conocen con certeza. Janzen (1970b) sugirió a los colibríes como posibles polinizadores, aunque no menciona ninguna especie en particular.

FENOLOGÍA. Seleccioné aleatoriamente 36 plantas adultas con tamaños de 1.4 a 5 m. Con etiquetas plásticas se marcaron 20 ramitas externas, distribuidas en forma aleatoria en la parte superior e inferior de la copa de cada planta. En estas ramas cuantifiqué quincenalmente la producción de hojas, flores y frutos a lo largo del período comprendido entre noviembre del 2000 y agosto del 2001.

HERBIVORÍA DE HOJAS. Para medir las pérdidas acumulativas de área foliar, elegí en forma aleatoria 6 ramas por planta. En cada una de estas ramas enumeré con un marcador indeleble todas las hojas que presentaban algún daño. A lo largo del período de estudio realicé censos quincenales de todas esas ramas y cuantifiqué la pérdida de área foliar de cada hoja por un método longitudinal. Inicialmente recolecté en forma aleatoria 200 hojas, a las que medí el largo y el ancho. Luego determiné el área foliar de cada una con un medidor de área foliar (Li-Cor Inc., modelo Li-3100 Lincoln, Nebraska), calibrado en cm^2 . Con estos datos se realicé una regresión lineal para obtener una ecuación que permitiera calcular el área foliar por un método no destructivo. Para esto confeccioné una transparencia cuadrículada de 5 cm por 10 cm, que permitió medir de forma rápida el área foliar removida por los insectos. Finalmente establecí diferentes categorías de daño foliar con respecto al porcentaje de área faltante: 0 (0%), 1 (1-10%), 2 (11-25%), 3 (26-35%), 4 (36-50%), 5 (51-75%) y 6 (76-99%) de forma semejante a lo descrito por Morrow (1984). También realicé observaciones y recolectas de insectos depredadores de hojas.

HERBIVORÍA DE FRUTOS Y SEMILLAS. Entre marzo y agosto del 2001 recolecté, quincenalmente, 10 a 20 frutos (maduros o inmaduros, según su grado de desarrollo) por planta, dependiendo de la disponibilidad de los mismos. En un laboratorio medí el diámetro de cada fruto utilizando un calibrador digital (marca Fowler & NSK). Luego removí la cáscara y conté el número de semillas sanas y dañadas. Además, realicé observaciones del número y el tipo de insectos presentes dentro de los frutos analizados. Coloqué los frutos con larvas dentro de bolsas plásticas para facilitar la posterior identificación taxonómica del adulto.

SINCRONÍA Y ÉXITO REPRODUCTIVO. Calculé la sincronía individual en la producción de hojas, flores y frutos mediante la fórmula:

$$X_i = \sum e_{j=i} / (n-1) f_i,$$

donde e_i representa el número de días en que los individuos i y j produjeron hojas sincrónicamente, f_i es la longevidad del follaje en el individuo i , n representa el tamaño de la muestra y el promedio de los X_i representa la sincronía poblacional, siguiendo los métodos de Augspurger (1983). Este índice puede asumir cualquier valor entre 0 (asincronía total) y 1 (100% de sincronía a nivel poblacional).

Determiné el éxito reproductivo individual (E_i) mediante la fórmula:

$$E_i = (f_1 / f_2) * 100,$$

donde f_1 es el número de frutos maduros y f_2 es el número total de flores por planta. El éxito reproductivo poblacional está representado por el promedio de los E_i .

VISITADORES Y POLINIZADORES. A lo largo de todo el período de estudio, realicé observaciones quincenales, durante el día y la noche, de los visitantes de *J. nervosa*. Con un aspirador para insectos, recolecté una muestra de los visitantes de las flores, para determinar al microscopio óptico la presencia de granos de polen de *J. nervosa*.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO. Comparé el porcentaje de herbivoría en hojas jóvenes y en hojas maduras mediante una t de Student. Con el fin de comparar el daño por herbivoría entre las hojas maduras producidas en diferentes fechas, así como la herbivoría de semillas por fecha, realicé un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis. En este caso no fue posible realizar una prueba paramétrica, debido a que los datos se desviaban considerablemente de la distribución normal y las varianzas eran muy heterogéneas. Se realizaron análisis de varianza (ANDEVA)

para comparar la sincronía en la producción de hojas, flores y frutos y para determinar el efecto del nivel de sincronía foliar y floral, así como del tamaño de cada planta sobre el éxito reproductivo. El modelo estadístico utilizado fue el siguiente:

$$Y = \mu + x_1 + x_2 + x_3 + \varepsilon,$$

donde Y es el éxito reproductivo, x_1 es la sincronía foliar, x_2 es la sincronía floral, x_3 es el tamaño de cada planta y ε es el error residual. Para que los datos se ajustaran a los supuestos de esta prueba fue necesario realizar una transformación logarítmica. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico SYSTAT 9.0 (SYSTAT 1999).

RESULTADOS

FENOLOGÍA. La producción de hojas, flores y frutos se concentró en los primeros meses de la estación seca. La formación de nuevas hojas ocurrió en forma simultánea con la producción de botones florales en la mayoría de plantas, aunque la magnitud y la trayectoria fueron muy diferentes (Fig. 2A). La antesis empezó a mediados de enero y se alcanzó un pico en la primera semana de febrero, cuando también se formaron los primeros frutos. Un pico de fructificación se registró a mediados de febrero y hubo un leve incremento a finales de marzo (Fig. 2B). De un total de 440 frutos inmaduros, sólo un 12% se desarrollaron hasta convertirse en frutos maduros en marzo (Fig. 2B y 2C). Estos últimos frutos tenían un diámetro promedio de 1.80 cm ($D.E. = 0.37$, $n = 500$) y un promedio de 9.11 semillas por fruto ($D.E. = 5.36$, $n = 500$).

SINCRONÍA EN LA PRODUCCIÓN DE HOJAS, FLORES Y FRUTOS. La sincronía poblacional promedio en la producción de hojas, flores y frutos mostró diferencias significativas ($F = 122.7$, $g.l. = 2$, $p < 0.001$). La producción de hojas fue el proceso más sincrónico, mientras que la fructificación mostró la menor sincronía (Fig. 3).

REMOCIÓN DE ÁREA FOLIAR. Se registraron diferencias significativas en la herbivoría de hojas jóvenes producidas al inicio de la estación de crecimiento (noviembre del 2000) y en las hojas maduras ($t = 44.1$, g.l. = 28, $p = 0.043$). Las hojas jóvenes sufrieron una pérdida de área foliar promedio de 36.77%, con una considerable variación entre plantas ($D.E. = 34.35\%$, $n = 195$). La pérdida en hojas jóvenes fue considerablemente mayor que en hojas maduras ($15.83\% \pm 16.14\%$, Fig. 4). Las variaciones en la herbivoría de las hojas maduras a lo largo de toda la estación de crecimiento fueron muy leves (Kruskal-Wallis = 6.12, g.l. = 3, $p = 0.11$, Fig. 4). Los principales herbívoros de hojas jóvenes fueron insectos masticadores. Entre éstos el más importante fue el escarabajo *Epicauta* sp. (Meloidae). Por otro lado, en hojas maduras se observaron diferentes grupos de insectos herbívoros, pero los escarabajos raspadores *Coptocycla rufonotata* (Chrysomelidae) causaron los daños más evidentes. Estos escarabajos removieron parte de la superficie fotosintética en ambas superficies de la hoja, dejando expuesto el sistema vascular. Además, en el 8.22% de las plantas se observaron daños causados por las larvas de un himenóptero minador no identificado (Cuadro 1).

HERBIVORÍA DE FRUTOS Y SEMILLAS. La depredación de semillas varió significativamente entre fechas (Kruskal-Wallis = 49.9, g.l. = 6, $p < 0.001$). Sin embargo, se presentó una gran variación en la depredación. Conforme se desarrollaban los frutos durante los primeros meses de la época lluviosa, la depredación de semillas tendió a incrementarse (Fig. 4). La depredación promedio de semillas en los primeros frutos maduros producidos en marzo fue de 1.04% ($D.E. = 5.43$, $n = 85$), mientras que al final de la estación de crecimiento fue de 42.3% ($D.E. = 47.2\%$, $n = 122$). El número promedio de semillas viables por fruto pasó de 10.46 ($D.E. = 4.04$, $n = 115$) a finales de marzo a 5.3 ($D.E. = 5.53$, $n = 193$) a finales de julio; esto representa una reducción del 50% en el número de semillas viables por fruto. El 44% de los 550 frutos (maduros e inmaduros) analizados estaban depredados. De éstos, el 27% tenían una larva de una polilla no identificada, de la familia Tortricidae, el 7% una o dos larvas de otra polilla no identificada, el 4% dos o más larvas de un escarabajo no identificado, de la familia

Curculionidae, y en el 6% no se observó ninguna larva, pero sí abundantes excretas de larvas de polillas y curculiónidos (Cuadro 1), así como hongos zigomicetes. Estos hongos también se encontraron en el 16.4% de los frutos que tenían larvas de depredadores. Además, en el 94.3% de las plantas (n = 36 plantas) se observaron números variables de frutos pequeños, caídos al suelo, que fueron abortados tempranamente.

ÉXITO REPRODUCTIVO. A nivel poblacional el éxito reproductivo fue bajo, con un promedio de 3.4%, aunque existió una alta variación entre plantas ($D.E. = 7.6$, $n = 36$). La producción de frutos se vio afectada de forma significativa por la sincronía floral ($F = 2.01$, $g.l. = 14$, $p = 0.027$), pero no por la sincronía foliar ($F = 1.08$, $g.l. = 3$, $p = 0.32$) ni por el tamaño de la planta ($F = 0.28$, $g.l. = 2$, $p = 0.76$).

VISITADORES Y POLINIZADORES. No se observaron colibríes ni otros tipos de aves cerca de las flores de *J. nervosa*. Tampoco se observó ningún tipo de abeja posándose sobre las flores. En contraste, las hormigas de la familia Myrmicinae estuvieron en las plantas a lo largo de todo el período de floración y se observaron alimentándose en los nectarios intraflorales. El análisis microscópico reveló la presencia de granos de polen de *J. nervosa* en el 75 % de individuos de una muestra de 40 de estas hormigas. El 93 % de 470 flores abiertas de diferentes plantas, tenían trips (Thripsidae) alrededor de las anteras. Al observar al microscopio una muestra de 60 de estos insectos, el 93 % presentó polen de *J. nervosa*. Además, se observaron con frecuencia otros tipos de hormigas más grandes que pasaban ocasionalmente por las flores, pero que por su tamaño no tenían acceso al néctar floral. Por otro lado, en las flores de todas las plantas las anteras maduran antes que el estigma, y en una misma planta se hallan flores de ambos tipos. Inmediatamente después de la antesis, los estambres permanecen unidos encerrando el pistilo; unos días después se separan para dejarlo expuesto y permitir la llegada de polen al estigma.

DISCUSIÓN

FENOLOGÍA DURANTE LA ÉPOCA SECA. En los diferentes bosques tropicales, la fenología de las plantas está asociada con períodos favorables para el crecimiento y la fijación de carbono. En los bosques tropicales poco estacionales, la producción de hojas, flores y frutos se concentra en la época más seca del año, para aprovechar los picos de disponibilidad de luz (Janzen 1967, Gentry 1974, Wright & Cornejo 1990, van Shaik *et al.* 1993). Este fenómeno es aún más acentuado en los bosques tropicales con mayor estacionalidad. En las plantas de bosques secos, la fase vegetativa y la reproductiva funcionan como procesos antagónicos que compiten por los mismos recursos (Janzen 1967, Daubenmire 1972, Silvertown 1982). En contraste con el período lluvioso, el de sequía viene acompañado por ciertas condiciones climáticas (estrés hídrico, alta irradiación, alta temperatura y mayor evapotranspiración) que limitan el crecimiento y promueven la floración y la fructificación.

Sin embargo, las plantas con fenología inversa presentan actividad vegetativa y reproductiva solamente durante el período de sequía (Holbrook *et al.* 1995, Capítulo 1). Como revela el presente estudio, en *J. nervosa* tanto la producción de hojas como la floración y la mayor parte de la fructificación se restringen al período de sequía, mientras que en la estación lluviosa la planta se queda sin hojas y permanece en estado latente. Resultados similares fueron obtenidos por Janzen (1970b) en esta misma especie. El mismo comportamiento fenológico ha sido observado en *Faidherbia albida*, de bosques secos y sabanas del oeste de África (Wickens 1969, Roupsard *et al.* 1999). En esta leguminosa el carácter freatofítico permite tolerar la sequía y producir hojas, flores y frutos durante esa estación, pero se pierden las hojas poco después de las primeras lluvias, por un mecanismo que podría estar relacionado con la reducción en la disponibilidad de luz directa, en analogía con lo que ocurre en *J. nervosa* (Capítulo 1).

EFFECTO DE LA HERBIVORÍA. Durante la estación seca, la elevada irradiación y la escasez de agua y de follaje (principalmente en bosques caducifolios) crean condiciones adversas que limitan el crecimiento y la supervivencia de muchas poblaciones de insectos fitófagos (Janzen 1967,1971, Frith & Frith 1985, Wolda 1988, 1990, Smythe 1990). Por tanto, las plantas que producen hojas, flores y frutos en la estación seca, pueden tener una ventaja, ya que recibirán un menor daño por insectos fitófagos que las especies que los producen en la estación lluviosa (Aide 1988, 1992, Murali & Sukumar 1993, Mopper & Simberloff 1995). Janzen (1967, 1971, 1981) menciona que las plantas que muestran este comportamiento logran un escape o evasión temporal de sus depredadores, por lo que resulta una estrategia selectivamente favorable. En *J. nervosa*, Janzen (1970b) detectó bajos niveles de herbivoría de hojas, frutos y semillas, por lo que postuló que debido al tipo de fenología y los metabolitos de defensa las plántulas y las plantas adultas son prácticamente "inmunes" a depredadores, parásitos y enfermedades. Sin embargo, el grado de herbivoría de hojas jóvenes, así como de frutos y semillas, registrado en el presente estudio ponen en duda la hipótesis de Janzen.

En las plantas en las plantas leñosas de los bosques tropicales secos la pérdida promedio de área foliar por año es de 14.2%, mientras que en las especies tolerantes a la sombra de los bosques húmedos es de 11.1% (Barone & Coley 2002). Janzen (1981) hace un análisis cualitativo, a nivel de comunidad, de los niveles de daño sobre el follaje de las plantas del Parque Nacional Santa Rosa durante la estación lluviosa. Él menciona que existen muy pocas plantas que no sufren daño, la mayoría sufren daños de leves a moderados y muy pocas sufren daños drásticos. En el Parque Nacional Palo Verde, Dirzo (*com. pers.*, en Dirzo & Domínguez 1995) midió el porcentaje de daño durante la estación lluviosa en una muestra de 45 plantas provenientes de 33 especies de árboles caducifolios. Determinó que el 71% de la muestra presentó pérdidas de área foliar de 1 a 12%, mientras un 11% de plantas presentaron daños de 25 a 50%. En el bosque caducifolio de Chamela México, Filip *et al.* (1995) midieron la pérdida de área foliar en 16 especies

caducifolias, entre 1983 y 1985; registrando porcentajes de daño similares a través de esos años (6.7, 9.2, y 7.8%, respectivamente).

Estos porcentajes de daño parecen estar por debajo de los determinados en *J. nervosa* en el presente estudio (Fig. 4). Sin embargo, estas diferencias podrían deberse a que en los estudios mencionados (así como en la mayor parte de estudios de herbivoría) la herbivoría se midió con muestreos puntuales y no mediante muestreos repetidos en las mismas hojas, tal como se hizo en el presente trabajo. La mayoría de mediciones de herbivoría basadas en un solo muestreo subestiman los daños (Morrow 1984, Coley & Barone 1996), debido a que no toman en cuenta la acumulación del daño a lo largo de la vida de las hojas. Se ha determinado que esta subestimación oscila entre 38 y 60%, según la especie (Lowman 1984, Filip *et al.* 1995). Por ejemplo, al comparar las pérdidas de área foliar por mediciones puntuales y mediciones repetidas en 12 especies caducifolias de Chamela, Filip *et al.* (1995) registraron daños de 7.57% y 17.13% respectivamente, aunque se presentaron grandes variaciones entre especies. Este último porcentaje de daño es similar al determinado en las hojas de *J. nervosa* en este estudio (Fig. 4), lo que sugiere que restringir la producción de hojas a la estación seca no le permite a esta planta reducir los daños por herbivoría, en comparación con las plantas que producen hojas durante la estación lluviosa.

Los altos niveles de herbivoría que presentaron las hojas jóvenes de *J. nervosa* en comparación con las hojas maduras, también se han observado en muchas otras plantas alrededor del mundo; esto probablemente está relacionado tanto con el menor número de defensas estructurales como con la mayor calidad nutricional de las hojas jóvenes. Este fenómeno es común tanto en bosques tropicales como en bosques templados (Morrow 1984, Marquis & Braker 1994, Coley & Kursar 1996). En los bosques tropicales, las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren una tasa diaria porcentual de daño que es 5-25 veces mayor que la experimentada por las hojas maduras (Coley & Barone 1996). Las hojas jóvenes son poco lignificadas, con baja cantidad de fibra, con mayor concentración de

nitrógeno y, en muchos casos, con un “arsenal” incipiente de metabolitos, en comparación con las hojas maduras (Lieberman & Lieberman 1984, Bazzaz *et al.* 1987, Coley 1990). Según Coley & Barone (1996), a pesar de que en algunos casos las hojas jóvenes podrían estar mejor protegidas que las maduras, eso no sería suficiente para contrarrestar sus características atractivas. Por esto, se espera que en la mayoría de plantas los herbívoros prefieran consumir las hojas jóvenes.

Con respecto a los herbívoros presentes en los bosques tropicales, Dirzo (1984b) y García-Guzmán (1989) determinaron que en el bosque lluvioso de Los Tuxtlas, México, los daños en las hojas son ocasionados casi exclusivamente por insectos fitófagos (además de algunos patógenos). Posteriormente, en el mismo bosque lluvioso, Dirzo & Miranda (1991) demostraron que la ausencia de herbivoría por vertebrados se debe a la intensa defaunación que ha sufrido este bosque y probablemente la mayoría de bosques tropicales. Janzen (1981) concluye que en los bosques secos de Mesoamérica el impacto de los herbívoros vertebrados sobre las hojas es irrelevante en comparación con los daños causados por los insectos, probablemente debido a la extinción de la mayoría de los grandes mamíferos herbívoros ocurrida a finales del Pleistoceno (Janzen & Martin 1982). Esta idea parece ser apoyada por el patrón de herbivoría observado en las hojas de *J. nervosa*, ya que todos los daños son causados por insectos.

Los insectos herbívoros ejercen una presión selectiva que tiende a producir una rápida expansión y maduración de las hojas, lo que permite reducir el período de mayor susceptibilidad (Lieberman & Lieberman 1984, Coley *et al.* 1995). En *J. nervosa* la expansión foliar dura de tres a cuatro semanas (ver Capítulo 1). Sin embargo, este período no pareciera ser lo suficientemente rápido como para “escapar” de los herbívoros más voraces, como es el caso de los escarabajos meloides *Epicauta* sp. (Cuadro 1), los cuales son muy abundantes al principio de la época seca (*obs. pers.*). Tampoco las hojas maduras logran escapar del daño causado por los escarabajos raspadores *Coptocycla rufonotata*, a pesar de sus defensas químicas y estructurales. Aunque es posible que *J. nervosa* logre evadir

la acción de muchos herbívoros generalistas, podría no estar ocurriendo lo mismo con los especialistas o con los generalistas que concentran su actividad en aquellas plantas que mantienen su follaje durante la época seca.

Los herbívoros especialistas son los responsables de la mayor parte de la herbivoría observada en las plantas de los bosques tropicales (Janzen 1970a, 1981, 1987, Coley & Barone 1996, Barone 1998). Angulo-Sandoval & Aide (2000) sostienen que estos herbívoros pueden seguir los cambios estacionales en la producción de hojas, lo cual, dificulta el "escape". Tomando en cuenta las grandes diferencias en tiempo generacional entre árboles e insectos, resulta mucho más probable que cualquier correlación temporal que exista entre ambos organismos sea el resultado de una adaptación de los ciclos de vida de los insectos a la fenología del árbol y no a la inversa. Para lograr esta adaptación, las poblaciones de insectos fitófagos deben tener suficiente capacidad para variar la duración de su ciclo de vida y los cambios en la fenología de los árboles deben ocurrir con suficiente frecuencia y magnitud a lo largo del tiempo, para favorecer una serie de eventos selectivos que mejorarán la sobrevivencia y la reproducción de los insectos que mejor aprovechen los períodos de mayor disponibilidad de alimento.

Por otra parte, la alta depredación predispersión de frutos y semillas observada en *J. nervosa* tampoco es consistente con un "escape" de la herbivoría. A pesar de lo indicado por Janzen (1970b), un alto porcentaje de los frutos y semillas de esta planta no lograron evadir la acción de las larvas de la familia de polillas Tortricidae ni de las de un escarabajo curculiónido. La depredación predispersión de frutos y semillas por parte de insectos es un fenómeno frecuente en muchas especies y en algunos casos podría ser muy elevada (Janzen 1971, 1976, 1977a). Según Restrepo (2002) existen al menos ocho órdenes de insectos (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera y Thysanoptera) con especies que se alimentan de las estructuras carnosas de frutos, de semillas o de ambos. Crawley (2001) indica que la mayoría de especies involucradas en la depredación predispersión de semillas son insectos especialistas,

pequeños y sedentarios pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera y Diptera.

En la mayoría de los insectos herbívoros, la hembra pone sus huevos directamente en la flor o en estadios tempranos del fruto; allí se desarrollan las larvas (Janzen 1971, 1987, Dirzo 1984a). Sin embargo, en Lepidoptera las larvas eclosionan de los huevos que han sido puestos sobre hojas o ramas y luego de unos días se dirigen hacia los frutos (Zangheri *et al.* 1992), en los que abren un orificio, dentro se mueven activamente y consumen las semillas y la pulpa, tal como se observó en *J. nervosa*. Además, debido a que la concentración de metabolitos de defensa en los frutos es mayor en los estadios inmaduros (Monselise 1986), estos insectos probablemente poseen algún mecanismo complejo para digerir esos compuestos (p. ej., relaciones mutualísticas con bacterias) (Bloem *et al.* 1989). Fletcher (1987) indica que las larvas de la mosca de la fruta pueden presentar bacterias endosimbióticas que les permiten desdoblar los metabolitos de defensa o bien, consumen únicamente frutos más maduros. Posiblemente una estrategia similar sea utilizada por los insectos frugívoros de *J. nervosa*, pues la depredación de frutos tendió a incrementarse conforme éstos maduraban (Fig. 4).

Crawley & Long (1995) mencionan que la correlación que existe entre la cantidad de semillas producida por *Quercus robur* y la tasa de establecimiento de plantas juveniles evidencia que los insectos frugívoros juegan un importante papel en la dinámica poblacional de las plantas. Según Janzen (1971), la magnitud total de la depredación predispersión de semillas es muy variable, pero en términos generales puede oscilar entre 10% y 90%, dependiendo de la especie y del tipo de bosques, aunque el promedio de la mayoría de estudios es de 45% (Crawley 2001). En los bosques tropicales húmedos se calcula que alrededor de un 50% de la producción de frutos y semillas es consumida por insectos (Leigh 1996). En un experimento realizado en La Selva, Greig (1993) determinó en cinco especies de *Piper* un ámbito de depredación de semillas inmaduras de 9 a 87%, causado por varios hemípteros. En el mismo bosque, varias especies de curculiónidos consumieron el 60% de los

frutos y las semillas inmaduras de la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997).

En los bosques tropicales secos los insectos son los depredadores de semillas más importantes (Janzen 1987). En un estudio de largo plazo realizado en el Parque Nacional Santa Rosa, Janzen (1980, 1981), observó que, de las 975 especies de plantas presentes en el área, al menos 100 tienen regularmente larvas de escarabajos que se desarrollan dentro de las semillas y en la mayor parte de los casos destruyen el embrión. En frutos de *Samanea saman*, Janzen (1977a) determinó que, de un total de 14, 419 semillas, el 43% fueron destruidas por el gorgojo *Merobruchus columbinus*. El daño por insectos frugívoros en *J. nervosa* también parece estar en el ámbito comunicado por todos los autores anteriores. Sin embargo, en esta especie el daño por insectos frugívoros podría estar subestimando, pues no se contó el número de semillas y frutos abortados. En muchos casos este tipo de abortos también es consecuencia de la acción de insectos (Janzen 1971, 1977b, Leopold & Kriedemann 1975, Stephenson 1981).

Los insectos frugívoros deben lidiar no solamente con los metabolitos de defensa, sino que también deben evadir la acción de los vertebrados frugívoros. Para esto las larvas pueden completar su desarrollo rápidamente y salir de los frutos antes de que éstos se vuelvan atractivos para los dispersores, o hacer que los frutos sean desagradables para éstos (Sallabanks & Courtney 1992, Restrepo 2002). En este último caso, las sustancias excretadas por los insectos, así como las de las bacterias y hongos que colonizan los túneles excavados por las larvas, pueden darle al fruto un sabor muy desagradable para los vertebrados (Janzen 1977b, Stiles 1980, Herrera 1989). Esto podría explicar la presencia de hongos y excretas de insectos encontradas en los frutos de *J. nervosa*. Sin embargo, el hecho de que el tiempo de retención de los frutos en esta especie se prolongue hasta por dos estaciones secas consecutivas pone de manifiesto la escasez de dispersores (Janzen 1970b), razón por la que estos animales no parecen representar una presión importante para los insectos frugívoros de *J. nervosa*. Esta situación seguramente facilita el desarrollo

de las larvas de los lepidópteros y los curculiónidos en los frutos de este arbusto y facilita la llegada de otros tipos de insectos frugívoros que son más abundantes al inicio de la estación lluviosa (p. ej., brúquidos y hemípteros). Así se reduce aún más el número de semillas viables. Por ejemplo, durante los primeros meses de la estación lluviosa del 2000, el porcentaje de semillas dañadas en los frutos de *J. nervosa* fue del 97% (*datos no publicados*).

Durante la prolongada estación seca de los bosques tropicales secos, la mayoría de plantas permanece en latencia vegetativa, pero algunas producen flores y frutos, en su mayor parte secos (Janzen 1967, Lieberman 1982, Bullock & Solís-Magallanes 1990, Holbrook *et al.* 1995). Esto podría hacer que la actividad de muchos grupos de insectos frugívoros (p.ej., polillas y escarabajos) se concentre sobre las escasas plantas que están produciendo frutos carnosos, como en el caso de *J. nervosa*. De esta manera, durante la época seca esta planta posiblemente funciona como una “especie clave”, ayudando a mantener las poblaciones de insectos frugívoros.

VISITADORES Y POLINIZADORES. Janzen (1970b) sugirió que los colibríes (no menciona ninguna especie en particular) podrían ser posibles polinizadores de *J. nervosa*, a pesar de que sólo en dos ocasiones los observó visitando las flores de esta planta. En el presente estudio no se observó ninguna visita de éstas ni de ningún otro tipo de aves. Aparte del color anaranjado, las demás características estructurales de la flor no parecen encajar bien en el síndrome de polinización por aves descrito por Faegri & van der Pijl (1979). Por ejemplo, estas flores son muy pequeñas, con un diseño muy simple y con el polen muy expuesto a los visitantes. Además, los diferentes síndromes de polinización presentan muchas excepciones, por lo cual se deben usar sólo como una referencia general del tipo de interacción (Richards 1997, Murcia 2002). Por otro lado, debido a la escasa cantidad de néctar que producen estas flores (*obs. pers.*), para un ave podría resultar mayor el costo energético de visitar las flores que la ganancia obtenida. En contraste con las aves, se observó que varios tipos de hormigas y trips eran visitantes frecuentes de las

flores y acarreaban polen de una flor a otra, por lo que pueden fungir como polinizadores. Posiblemente, *J. nervosa* no tiene un polinizador específico, sino varios visitantes generalistas. Según Richards (1997) las plantas que presentan flores pequeñas, con estructuras poco complejas, frecuentemente son polifílicas. Este tipo de plantas es visitado por muchos visitantes generalistas, como pequeños escarabajos, trips, moscas, hormigas y chinches.

En los bosques neotropicales, el número de plantas con polinizadores generalistas tiende a incrementarse con la humedad. En el bosque nuboso de Monteverde, Costa Rica, Murray *et al.* (2000) indican que al menos una tercera parte de las plantas son polinizadas por una amplia variedad de insectos generalistas. En el bosque lluvioso de La Selva, Krebs & Beach (1994) mencionan que el 27 % de las especies de dosel y el 14% de las especies del subdosel son polinizadas por insectos generalistas pequeños. Por su parte, en los árboles de los bosques tropicales secos de América Central predominan las flores conspicuas con polinizadores especialistas (Janzen 1967, Frankie 1975). Según Gentry (1995), en los bosques neotropicales secos, entre dos terceras partes y tres cuartas partes de las plantas leñosas están asociadas con polinizadores especialistas, como abejas de tamaño mediano, colibríes y mariposas, mientras que las restantes son polinizadas por insectos generalistas o por la acción del viento.

Los sistemas polifílicos son favorecidos en nichos temporales y espaciales en los que los polinizadores especialistas son escasos (Richards 1997), por ejemplo al principio o al final de la estación seca; esto parece ser consistente con el patrón de floración mostrado por *J. nervosa*. Por otra parte, el aislamiento temporal provocado por la maduración diferencial de las estructuras reproductivas, observado en *J. nervosa*, representa un mecanismo para evitar la autopolinización y promover el flujo polínico (Richards 1997). La autoincompatibilidad es un fenómeno muy frecuente en los bosques tropicales. Esta condición se presenta en un 75 a 80 % de los árboles del bosque lluvioso de La Selva (Kress & Beach 1994) y en un 79.4 % de los árboles del bosque caducifolio de La Pacífica, Guanacaste (Bawa 1974).

SINCRONÍA Y ÉXITO REPRODUCTIVO. La producción sincrónica de hojas y flores es frecuente en muchas especies de plantas tropicales (Augspurger 1981, 1983, House 1992, Wheelwright 2000), especialmente en los bosques más estacionales (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Fuchs 2000). Diferentes estudios han demostrado que las especies con una producción de hojas altamente sincrónica logran reducir considerablemente el daño causado por los herbívoros, en comparación con especies menos sincrónicas (Coley 1980, Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1988, 1992, Coley & Barone 1996). Sin embargo en el presente estudio *J. nervosa* sufrió una considerable herbivoría en hojas jóvenes, pese a la alta sincronía. Esto evidencia que una alta sincronía no garantiza la evasión de los daños por herbivoría. La intensidad de estos daños probablemente depende no solamente del nivel de sincronía, sino también de la especie, el comportamiento y la historia natural del herbívoro y de sus depredadores.

La sincronía en la producción de flores y frutos en *J. nervosa* fue muy variable entre plantas (Fig. 3). Según Rathcke & Lacey (1985) la asincronía observada en poblaciones naturales puede ser resultado de la heterogeneidad ambiental, de la existencia de diferentes genotipos entre plantas, de la plasticidad fenotípica o de una combinación de estos factores. La floración puede ser afectada por la disponibilidad de una señal ambiental (p. ej., luz y humedad del suelo) que sincronice la floración individual con los conoespecíficos (Leopold & Kriedemann 1975, Augspurger 1983, 1990, Borchert 1983, 1995). Si esta señal se encuentra distribuida de manera heterogénea en la población, la sincronía tenderá a reducirse debido a diferencias microambientales en el acceso a recursos (Augspurger 1983, 1990, Newstrom *et al.* 1994). En muchas plantas de bosque seco, esta señal es la lluvia (Borchert 1983, 1999, Augspurger 1990, Murphy & Lugo 1995). Sin embargo, en el caso de *J. nervosa* el microhábitat lumínico podría jugar un papel más importante en la producción de flores y frutos (Janzen 1970b, Capítulo 1). Marquis (1988) observó que en *Piper arieianum*, las plantas que crecían en claros mostraban una floración más sincrónica y producían un mayor número de flores y frutos. Por otra parte, Augspurger (1983) señala que en muchas especies de árboles y arbustos se

presenta un *continuum* de sincronía poblacional, en el que todas las plantas de una población son sincrónicas en cierta medida; lo que varía es la extensión de esa sincronía. Así, las plantas que florecen primero o de último muestran diferentes grados de traslape temporal con las que florecen durante el pico de floración.

El limitado éxito reproductivo de *J. nervosa* es semejante al observado en otras especies caducifolias de la misma zona. Así, Fuchs (2000) determinó que en diferentes poblaciones fragmentadas de *Paquira quinata* el total de flores que llegan a desarrollar frutos maduros varió entre un 0.85% y un 4.97%. La baja producción de frutos de algunas especies se ha relacionado con una baja polinización, debido a escasez de polinizadores eficientes (Newstrom *et al.* 1994, Johnson & Steiner 2000, Murcia 2002). En el caso de *J. nervosa* también se ha sugerido esta posibilidad (Janzen 1970b, 1983). Según Spears (1983) un polinizador eficiente es aquel que, de manera sistemática, transfiere al estigma suficiente cantidad de polen compatible. El grado de eficiencia del polinizador depende de la cantidad de polen que transporta, de la distancia que es acarreado el polen de una a otra flor, de la constancia de las visitas y de que en el momento en que se realicen las visitas el estigma esté receptivo (Stone 1996). Sin embargo, las hormigas y los trips que visitan las flores de *J. nervosa* no reúnen estas condiciones.

Según Richards (1997) los visitantes generalistas, no son constantes en sus visitas, sino que visitan muchos tipos de flores "generalistas", razón por la cual en ocasiones funcionan más como ladrones de néctar o polen que como polinizadores. Entre otros ejemplos, este fenómeno se ha registrado tanto en aves (Arizmendi *et al.* 1996) como en abejas (Roubik 1989), ácaros (Colwell 1995) y hormigas (Harber *et al.* 1981). Además, tanto las hormigas como los trips asociados con *J. nervosa*, se desplazan muy poco para ir de una flor a otra (de 10 a 180 cm y de 5 a 25 cm, respectivamente) (*obs. pers.*), por lo que mucho del polen que llega a una flor podría provenir de otras flores de la misma planta o de vecinos cercanos. Si la planta es autoincompatible, como parece ser el caso en *J. nervosa*, esto resultaría en un aborto selectivo tanto de frutos inmaduros como de semillas, debido a diferentes

mecanismos genéticos (p. ej., incompatibilidad gametofítica y esporofítica) (Leopold & Kriedemann 1975, Richards 1997).

En otros casos, la limitación de recursos juega un papel importante en la producción final de frutos y semillas (Rocha & Stephenson 1991, Kato & Hiura 1999). La escasez de nutrientes hace que los frutos nuevos y los frutos viejos compitan por recursos. Generalmente, los frutos que maduran primero son los que logran obtener la mayor parte de esos recursos, limitando la producción de nuevos frutos o favoreciendo su aborto (Leopold & Kriedemann 1975, Rocha & Stephenson 1991). Así, en *J. nervosa* los frutos que maduran primero tienden a tener mayor tamaño y número de semillas, en comparación con los frutos que se desarrollan posteriormente (*obs. pers.*). Éstos debido a su menor capacidad para competir por los recursos maternos, probablemente presentan una mayor tasa de aborto que los primeros. Otro tipo de evidencia sugiere que el bajo éxito reproductivo responde a la abscisión precoz de flores y frutos o a la acción de depredadores (Janzen 1970a, 1971, Leopold & Kriedemann 1975). Todo lo anterior pareciera estar afectando el éxito reproductivo de *J. nervosa*, ya que tanto la caída rápida de flores y frutos, como una elevada depredación de frutos maduros fueron observadas en este estudio.

CONCLUSIONES

La hipótesis del escape de la herbivoría no es consistente con el patrón fenológico mostrado por *J. nervosa*. Probablemente este arbusto puede evadir la acción de los herbívoros más generalistas, pero no la de algunos insectos generalistas o especialistas que están activos durante la estación seca, o al menos al principio de ésta. Además la alta depredación de semillas y hojas jóvenes hace pensar que el papel de las toxinas presentes en esta planta, puede estar sobrevalorado. La existencia de un amplio "arsenal" químico *per se* no es garantía de una baja herbivoría, pues muchos grupos de insectos fitófagos han desarrollado diferentes mecanismos fisiológicos y etológicos que les permiten "burlar" las defensas de las plantas.

Si tomamos en cuenta la marcada estacionalidad en las condiciones climáticas que ha caracterizado a los bosques secos neotropicales desde sus orígenes en el Plioceno, y el carácter heliófito de *J. nervosa*, sería más factible que algunos factores abióticos, como la variación estacional en la disponibilidad de luz, hayan representado una presión más importante en la evolución de la fenología inversa que la abundancia relativa de insectos herbívoros o de polinizadores. Sin embargo no es posible descartar que la acción de algún grupo de herbívoros (vertebrado o invertebrado) muy abundante durante la estación lluviosa (actualmente extinto o removido del bosque seco por la acción del hombre) haya favorecido la aparición de la fenología inversa en el pasado.

RECONOCIMIENTOS

Deseo expresar mi gratitud a Gerardo Ávalos y a Oscar J. Rocha por las valiosas observaciones que me hicieron sobre diferentes tópicos tratados en este trabajo, así como por la ayuda logística brindada. A María Marta y Felipe Chavarría por su amabilidad y cooperación en durante el trabajo de campo en el Parque Nacional Santa Rosa. A Álvaro Segura y Sandra Pérez por su ayuda en la determinación de la frugivoría así como en la identificación de los insectos frugívoros. Ángel Solís, del INBIO, contribuyó a identificar los insectos. La Organización para Estudios Tropicales (OET), a través de fondos de la Andrew W. Mellon Foundation, y Idea Wild contribuyeron con el financiamiento y con apoyo logístico para la realización de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Aide, T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- Aide, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-66.
- Aide, T.M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
- Angulo-Sandoval, P. & T.M. Aide. 2000. Leaf phenology and leaf damage of saplings in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 32: 415-422.
- Arizmendi, M.C., C.A. Domínguez, & R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Func. Ecol.* 10: 119-127.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-778.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- Augspurger, C.K. 1990. Una señal para la floración sincrónica. Pp. 201-218. In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds). *Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá.
- Braker, E. & R.L. Chazdon. 1993. Ecological, behavioural, and nutritional factors influencing use of palms as host plants by a Neotropical forest grasshopper. *J. Trop. Ecol.* 9: 181-195.
- Barone, J.A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 67: 400-409.

- Bañone, J.A. & P.D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. Pp. 464-492. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR, Costa Rica.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bazzaz, F.A., N.R. Chiariello, P.D. Coley & L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience* 37: 58-66.
- Bloem, K.A., K.C. Kelley & S.S. Duffey. 1989. Differential effect of tomatine and its alleviation by cholesterol on larval growth and efficiency of food utilization in *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J. Chem. Ecol.* 15: 387-398.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology* 61: 1065-1074.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert, R. 1995. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *J. Trop. Ecol.* 12: 65-80.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J.* 20: 239-247.
- Brown, V.K., A.C. Gange, I.M. Evans & A.L. Storr. 1987. The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession. *J. Ecol.* 75: 1173-1189.
- Bullock, S.H. & J.A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Pp. 191-200. In: *Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds). Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.

- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D., & T.A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. Pp. 305-336. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York Chapman & Hall, USA.
- Colwell, R.K. 1995. Effects of nectar consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kirmsei* on nectar availability in *Hamelia patens*. *Biotropica* 27: 206-217.
- Crawley, M.J. 2001. Seed predator and population dynamics. Pp. 157-191. In: M. Fenner (ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford, U.K.
- Crawley, M.J. & C.R. Long. 1995. Alternative predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* 83: 683-696.
- Cunningham, S.A. 1997. Predator control of seed production by a rain forest understory palm. *Oikos* 79: 282-290.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of the tropical semideciduous forest in Northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- Dirzo, R. 1984a. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. Pp. 209-224. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yánes (eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr W. Junk Publishers, Boston.
- Dirzo, R. 1984b. Herbivory : A phytocentric overview. Pp. 141-165. In: R. Dirzo & J. Sarukhán (eds). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. Altered Patterns of Herbivory and Diversity in the Forest Understory: A Case Study of the Possible Consequences of Contemporary Defaunation. Pp. 273-287. In: P.P. Price, T.M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W.W. Benson (eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons, Inc.

- Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Pp. 304-325. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press.
- Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. Part 2. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.* 65: 971-972.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology* 3rd. ed., Pergamon, Oxford.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass & J. Sarukhán. 1995. Within and between year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Fletcher, B.S. 1987. The biology of Dacine fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 115-144.
- Frankie, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. Pp. 192-209. In: L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Frith, C.B. & D.W. Frith. 1985. Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rain forest. *Aust. J. Ecol.* 10: 237-248.
- Fuchs, E.J. 2000. Efecto del aislamiento espacial y fenológico sobre el flujo génico y el éxito reproductivo de *Pachira quinata* (Bombacaceae). Tesis de M.Sc., Universidad de Costa Rica. 54 p.
- García-Guzmán, G. 1989. Estudio sobre Ecología de Patógenos en el Follaje de plantas en la Selva de Los Tuxtlas. Tesis de M.Sc., Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93: 412-420.

- Grubb, P.J. 1992. A positive distrust of simplicity-lessons from plant defenses and from competition among plants and animals. *J. Ecol.* 80: 585-610.
- Harber, W.A., G.W. Frankie, H.G. Baker, I. Baker, & S. Koptur. 1981. Ants like flower nectar. *Biotropica* 13: 211-214.
- Hartshorn, G.S. 1983. Plants. Pp. 118-127. In: D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago, Chicago.
- Hendrix, S.D. & R.J. Marquis. 1983. Herbivore damage to three tropical ferns. *Biotropica* 15: 108-111.
- Herrera, C.M. 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plan-disperser interactions. *Amer. Nat.* 120: 218-241.
- Herrera, C.M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: Supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Holbrook, M.N., J.L. Whitbeck & H.A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 242-76. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press.
- House, S.M. 1992. Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. *J. Ecol.* 80: 57-69.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970a. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Nat.* 501-28.
- Janzen, D.H. 1970b. *Jacquinia pungens*, a heliophile from understory of deciduous forest. *Biotropica*. 2: 112-119.
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-92.
- Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- Janzen, D.H. 1977a. Intensity of predation on *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchus columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Trop. Ecol.* 18: 162-176.

- Janzen, D.H. 1977b. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Amer. Nat.* 11: 691-713.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68: 929-952.
- Janzen, D.H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Janzen, D.H. & P.S. Martin. 1982. Neotropical Anachronisms: The Fruits the Gomphotheres Ate. *Science* 215: 19-27.
- Janzen, D.H. 1983. *Jacquinia pungens*. Pp. 265-267. In: D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Publishers, Dordrecht.
- Janzen, D.H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how?. *Biol. J. Linn. Soc.* 30: 343-356.
- Jonhson, S.D. & K.E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* 15: 140-143.
- Justiniano, M.J. & T.S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281
- Kato, E & T. Hiura. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *Amer. J. Bot.* 86:495-501.
- Kress, W.J. & J.H. Beach. 1994. Flowering plant reproductive systems. Pp. 161-182. In: L.A. Macdade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago, Chicago.
- Leigh, E.G. 1996. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Pp. 111-122. In: E.G. Leigh Jr, A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution.
- Leopold, A.C. & P.E. Kriedemann. 1975. *Plant growth and development*. 2^a ed. McGraw-Hill, Inc. USA. 524 p.

- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 70: 791-806.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Maron, J.L. 1998. Insect herbivory above and belowground: individual and joint effects on plant fitness. *Ecology* 79: 1281-1293.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). *Rev. Biol. Trop.* 35: 133-149.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- Marquis, R.J. & H.B. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. Pp. 261-281. In: L.A. Mcdade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago, Chicago.
- Maschinski, J. & T.G. Whitham. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *Amer. Nat.* 143: 1-19.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. Pp. 139-154. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yánes (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk Publishers, Boston.
- Monselise, S.P., (ed). 1986. *Handbook of Fruit Set and Development*. CRC Press, USA.
- Mopper, S. & D. Simberloff. 1995. Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance. *Ecology* 76:1233-1241.
- Morrison, K.D. & E.G., Reekie. 1995. Pattern of defoliation and its effect on photosynthetic capacity in *Oenothera biennis*. *J. Ecol.* 83: 759-767.

- Morrón, P.A. 1984. Assessing the effects of herbivory. Pp. 225-231. In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (eds). Physiological ecology of plants of wet tropics. Dr W. Junk, Boston.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. Pp. 493-530. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). Ecología y conservación de Bosques Neotropicales. LUR, Costa Rica.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34. In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press.
- Murray, K.G., S. Kinsman & J.L. Bronstein. 2000. Plant-Animal interactions. Pp. 243-267. In: N.M. Nadkarni & N.T. Wheelwright (eds). Monteverde: Ecology and conservation of a tropical cloud forest. Oxford.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie, H. Baker & R.K. Colwell. 1994. Diversity of long term flowering patterns. Pp. 143-160. In: L.A. MacDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds). La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. University of Chicago, Chicago.
- Oberbauer, S. 1985. Plant water relations of selected species in wet and dry tropical lowland forest in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(2): 137-142
- Rathcke, B. & E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214
- Restrepo, C. 2002. Frugivoría. Pp. 531-557. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds). Ecología y conservación de Bosques Neotropicales. LUR, Costa Rica.
- Richards, A.J. 1997. Plant breeding systems. 2^a ed. Chapman & Hall, New York. 529 p.
- Rocha, O.J. & A.G. Stephenson 1991. Effects of nonrandom seed abortion on progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. *Evolution* 45: 1198-1208.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press.
- Roupsard, O., A. Ferhi, A. Granier., F. Pallo., D. Depommier., B. Mallet., H.I. Joly & E. Dreyer. 1999. Reverse phenology and dry season water uptake by

- Faidherbia albida* in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa. *Funct. Ecol.* 13(4): 460-472.
- Sallabanks, R. & S.P. Courtney. 1992. Frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 377-400.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman, London. 209 p.
- Smythe, N. 1990. Abundancia estacional de insectos nocturnos en un bosque neotropical. Pp. 393-402. In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá.
- Spears, E.E., Jr. 1983. A direct measure of pollinator effectiveness. *Oecologia* 57: 196-199.
- Ståhl, B. 1989. A synopsis of Central American Theophrastaceae. *Nord. J. Bot.* 9: 15-30.
- Ståhl, B. 1995. A synopsis of *Jacquinia* (Theophrastaceae) in the Antilles and South America. *Nord. J. Bot.* 15: 493-511.
- Stephenson, A.C. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stiles, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *Amer. Nat.* 116: 670-686.
- Stone, J.L. 1996. Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. *Oecologia* 107: 504-512.
- Strauss, S. Y. & W. S. Armbruster. 1997. Linking herbivory and pollination-new perspectives on plant and animal ecology and evolution. *Ecology* 78:1617-1618.
- SYSTAT. 1999. SYSTAT version 9.0 for Windows. SPSS, Chicago.
- Wheelwright, N.T. 2000. A hypothesis about the timing of flowering fruiting in competing tropical trees. Pp. 281-283. In: N.M. Nadkarni & N.T. Wheelwright (eds). *Monteverde: Ecology and conservation of a tropical cloud forest*.
- Wickens, G.E. 1969. A study of *Acacia albida* Del. (Mimosoideae). *Kew Bulletin* 23: 181-202.

- Wisdom, C.S., C.S. Crawford & E.F. Aldon. 1989. Influence of insect herbivory on photosynthetic area and reproduction in *Gutierrezia* species. *J. Ecol.* 77: 685-692.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Wolda, H. 1990. Estacionalidad de los Homoptera de la isla de Barro Colorado. Pp. 403-414. In: EG Leigh Jr., AS Rand, & DM Windsor (eds). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá.
- Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. Pp. 440-460. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- Wright, S.J. & C.P. van Shaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Amer. Nat.* 143: 192-199.
- Zangheri, S., G. Briolini, P. Cravedi, C. Duso, F. Molinari, & E. Pasqualini. 1992. *Lepidoptteri dei fruttiferi e della vite*. Bayer S.p.A, Milano, Italia.

Cuadro 1. Lista de los insectos fitófagos encontrados en *J. nervosa*. Los datos están basados en observaciones periódicas en 36 plantas adultas durante los meses de noviembre del 2000 y junio del 2001.

Grupo	Número de morfoespecies	N.V.	Estadio ¹	Dieta ²	Tipo de daño	Intensidad del daño ³
Acarí	1	ácaro	a, j	h	chupador	N.D.
Afidae	2	piojo	a, j	h	chupador	N.D.
<i>Coptocycla</i>	2	escarabajo	a	h	raspador	3
Hemiptera	1	chinche	a	h	chupador	1
Cicadellidae	4	saltahojas	a, j	h	chupador	2
Curculionidae	2	picudo	a, j	fr	taladrador	2
Hymenoptera	1	minador	j	h	minador	1
Grillidae	4	grillo	a	h, fl	masticador	2
Lepidoptera	1	polilla	j	fr, sem	masticador	3
<i>Epicauta</i>	1	escarabajo	a	h	masticador	4
Miridae	1	chinche	a	h	chupador	1
Pentatomidae	3	chinche	a	h, fr	chupador	1
Tortrichidae	1	polilla	j	fr, sem	masticador	5

¹ a = adulto, j = juvenil

² h = hojas, fr = frutos, fl = flores, sem = semillas

³ N.D.= no determinado, 1 = leve, 2 = moderado, 3 = de moderado a alto, 4 = alto, 5 = muy alto.

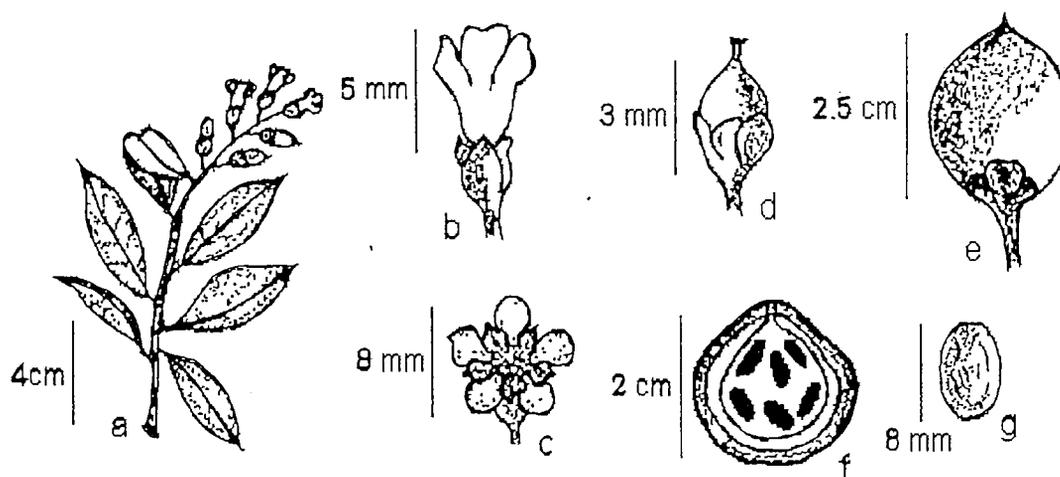


Fig.1. *Jacquinia nervosa* C. Presl. Se muestran: rama con inflorescencia (a), detalles de flor (b,c); fruto inmaduro (d), fruto maduro (e), corte longitudinal de fruto mostrando semillas embebidas la pulpa carnosa (f) y semilla madura (g) (original del autor).

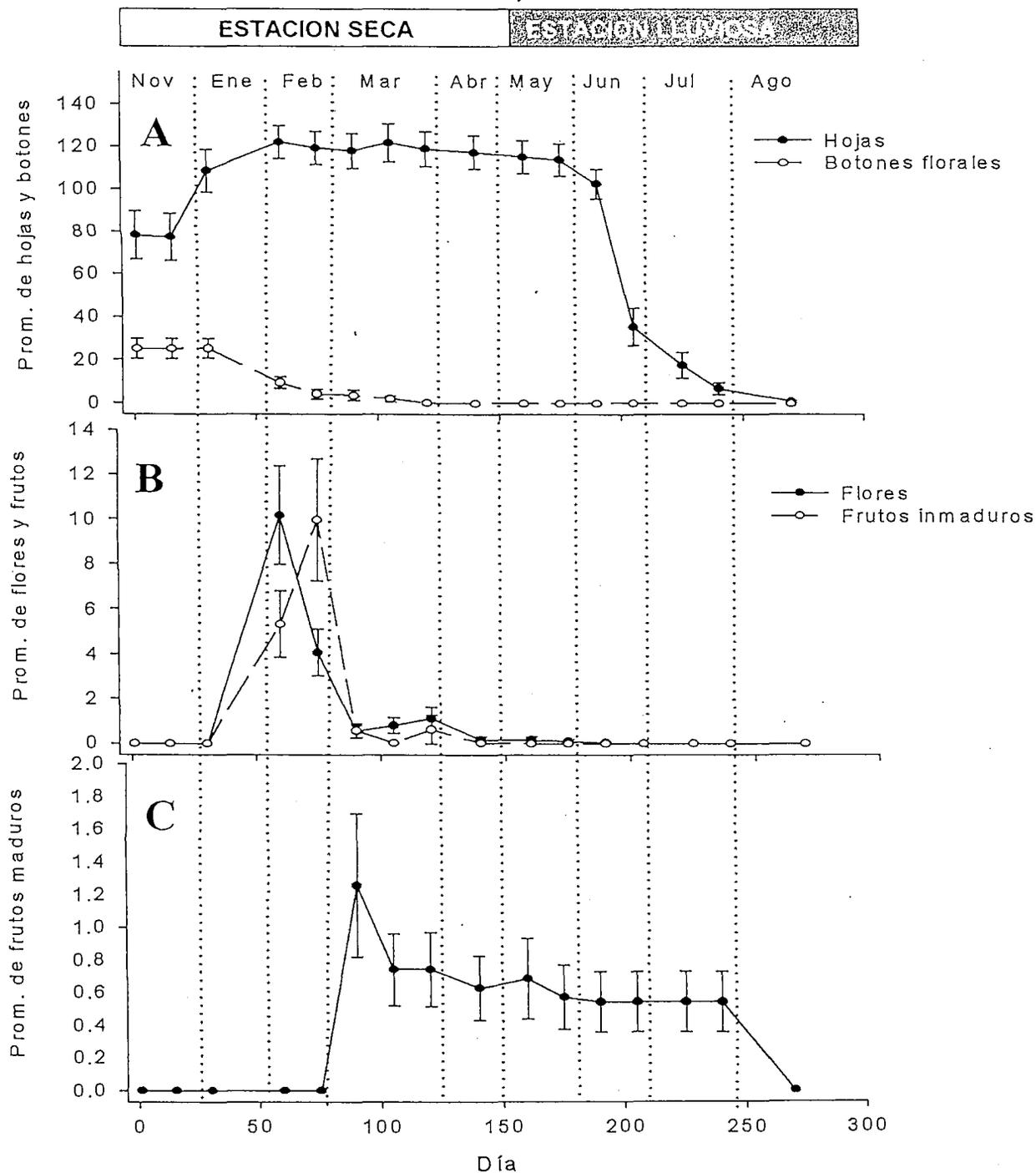


Fig. 2. (A) Variación en el número promedio (± 1 E.E.) de hojas y botones florales, (B) flores y frutos inmaduros y (C) frutos maduros en 36 individuos adultos de *J. nervosa* durante el período comprendido entre noviembre del 2000 y agosto del 2001.

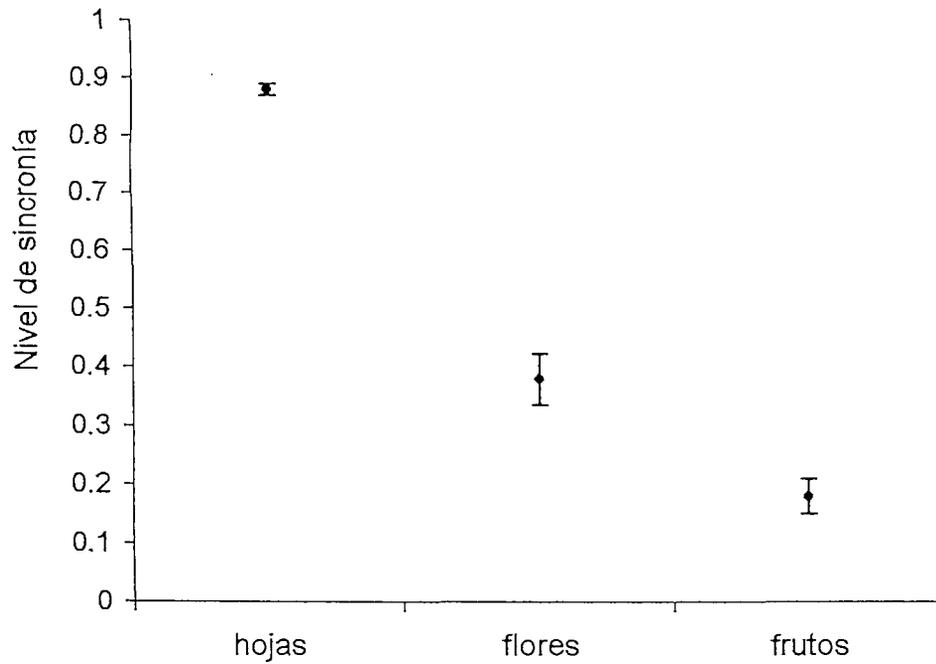


Fig. 3. Promedio de sincronía poblacional (± 1 E.E.) en la producción de hojas, flores y frutos en 36 plantas adultas de *J. nervosa*. Los datos están basados en censos quincenales realizados durante el período comprendido de noviembre del 2000 hasta julio del 2001, en el bosque seco del Parque Nacional Santa Rosa.

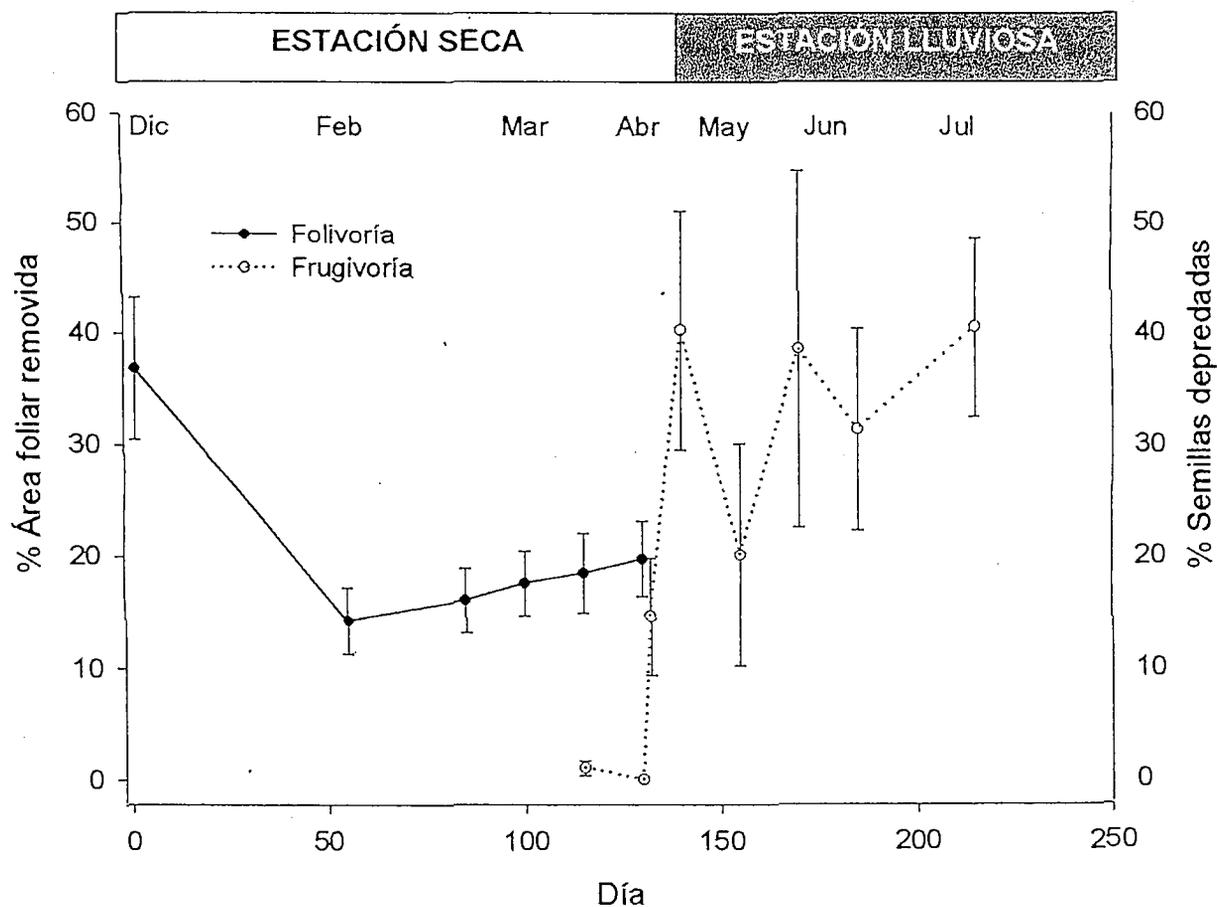


Fig. 4. Porcentaje de daño promedio (± 1 E.E.) producido por insectos fitófagos en hojas y frutos de 36 plantas adultas de *J. nervosa*. Los datos se basan en censos quincenales realizados durante el período comprendido entre diciembre del 2000 y julio del 2001 en el sitio de estudio.

CONCLUSIONES GENERALES

En *J. nervosa*, la fenología inversa es resultado de una alta especialización en el aprovechamiento de los elevados niveles de luz que llegan al sotobosque durante la época seca, como consecuencia de una mayor apertura del dosel. Sin embargo esta alta especialización conlleva también elevados costos respiratorios, que probablemente no permitan una ganancia de carbono positiva bajo las condiciones de sombra prevalecientes en el sotobosque durante la época lluviosa. Esto demuestra que la "limitación lumínica" representa una importante presión selectiva en los patrones fenológicos de las plantas tropicales. De manera similar, podríamos esperar que en la mayoría de plantas freatofíticas del bosque seco, la luz sea el principal regulador de la fenología; en contraste con las plantas que presentan sistemas radicales más superficiales, cuyo crecimiento se vería seriamente limitado por la disponibilidad estacional de agua.

El hábito perennifolio de las plántulas de *J. nervosa* se debe, entre otras cosas, a que éstas disponen de menos recursos, para hacer frente a modificaciones significativas en la distribución de biomasa y en la producción de nuevos órganos. A una edad no determinada, las plántulas alcanzan un desarrollo adecuado del sistema radical y una madurez fotoquímica y fisiológica en la que los altos costos respiratorios hacen que sea desfavorable mantener las hojas bajo las condiciones de sombra imperantes en la estación lluviosa. En este momento la planta realizará los ajustes internos necesarios que le permitirán adoptar el hábito caducifolio durante la estación lluviosa.

En contraste con la disponibilidad estacional de luz, la presión de herbivoría parece jugar un papel secundario en la evolución de la fenología inversa de *J. nervosa*. Sin embargo para probar esto sería necesario someter experimentalmente a la planta a condiciones de estación lluviosa y comparar el nivel de daño que sufre en ambas estaciones. Este arbusto podría estar evadiendo la acción de los

herbívoros generalistas, pero no la de algunos insectos especialistas o generalistas que están activos durante la estación seca, o al menos al principio de ésta.

Posiblemente la importancia relativa de los herbívoros, los polinizadores, los dispersores y otras presiones bióticas sobre la fenología de las plantas tropicales varía en forma inversa a través de un *continuum* de estacionalidad ambiental. Así en los bosques tropicales poco estacionales (p.ej., bosques lluviosos, bosques húmedos y bosques nubosos) las presiones bióticas podrían tener una mayor influencia sobre la fenología de las plantas, que en los bosques tropicales con alta estacionalidad (p.ej., bosques secos), donde la transición época lluviosa-época seca hace que las plantas tengan que lidiar con cambios abruptos en un número considerable de parámetros físicos (p.ej., disponibilidad de luz, temperatura, humedad del suelo, humedad relativa y velocidad del viento).

La alta depredación de frutos, y hojas jóvenes en *J. nervosa* hace pensar que el papel de las toxinas presentes en esta planta puede estar sobrevalorado. Indudablemente las plantas tropicales presentan un "arsenal" químico cuantitativa y cualitativamente más diverso que el de las plantas de latitudes superiores. Pero este arsenal *per se* no es garantía de una baja herbivoría, pues muchos insectos fitófagos han desarrollado mecanismos etológicos y fisiológicos que les permiten minimizar los efectos nocivos de los metabolitos de defensa presentes en los diferentes tejidos vegetales.

Este estudio representa un importante aporte para incrementar nuestra comprensión de los factores que regulan el comportamiento cíclico de las plantas del Bosque Tropical Seco, que hasta la fecha representa uno de los ecosistemas tropicales menos estudiados del planeta y con mayor riesgo de desaparecer. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los factores climáticos no sólo pueden ser capaces de regular la actividad estacional de las plantas del bosque seco en la escala ecológica, sino que también pueden jugar un importante papel en la evolución de los patrones fenológicos.