

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA**

**SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**Efecto de la Fragmentación del Bosque Seco sobre el Exito Reproductivo  
de una Especie de Arbol Maderable: *Samanea saman* (Mimosaceae)**

Tesis sometida a la consideración de la comisión del Programa de Estudios de  
Posgrado en Biología para optar al grado de *Magister Scientiae*

**ALFREDO CASCANTE MARIN**

Ciudad Universitaria “Rodrigo Facio”, Costa Rica

1999

## DEDICATORIA

A la memoria de mi padre, Francisco, de quien guardo los mejores recuerdos de mi niñez y de quien recibí todo el estímulo y apoyo en los primeros años de mi educación. A mi madre, Francisca, por el apoyo que de ella he recibido durante estos años de estudio.

También deseo dedicar este trabajo a todas aquellas personas, sean compañeros, profesores y amigos, que de una forma u otra, directa o indirectamente intervinieron en su realización, y que sin su ayuda tesis como esta serían casi imposibles de realizar por una sola persona.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco de sobremanera a mi profesor tutor y amigo, Dr. Mauricio Quesada, por toda la ayuda desinteresada y motivación que me brindó a lo largo de estos años, además por su amistad y por compartir sus conocimientos abiertamente y de una forma constructiva. A mi profesor asesor y amigo también, Dr. Jorge Lobo, por su guía académica y el apoyo incondicional que de él recibí principalmente en la etapa final de esta tesis. También quiero dar gracias al profesor M. Sc. Jorge Gómez L. por estar dispuesto a brindarme su colaboración cuando se la solicite en momentos importantes.

A mi amiga, compañera y novia, Diana Julia, por estar siempre a mi lado apoyándome con paciencia y comprensión a lo largo de este camino.

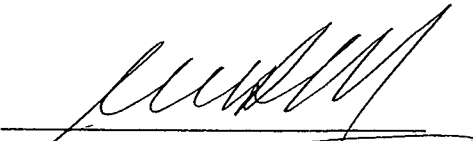
A las muchas personas, profesores, compañeros del laboratorio o escuela, que me ayudaron en las diferentes etapas del proyecto, de quienes su amistad y ratos de buen humor hicieron las cosas más fáciles, entre ellos: Eric Fuchs, Silvana Martén, Kathy Stoner, Andrea Quesada, Roberto Brenes, Cabeto y otros más.

A las siguientes instituciones por su valiosa ayuda: la International Foundation for Science (IFS) de Suecia por su aporte económico mediante fondos otorgados al Dr. M. Quesada (Grant D/2617-1); a la Fundación Pro-Zoológico Simón Bolívar (Fundazoo) por facilitarme sus instalaciones en Santa Ana (San José) para la realización de las pruebas de germinación y vigor de las plántulas; al Ministerio de Ciencia y Tecnología (MICYT) y al

Consejo de Investigaciones Científicas (CONICIT) por brindarme el financiamiento parcial para asistir y presentar resultados parciales de esta tesis en el VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Botánico de México realizado en la ciudad de México, D.F. entre el 18 y el 25 de octubre de 1998.

Al IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute, Roma) por los fondos recibidos para financiar parcialmente este proyecto al comienzo, dentro del Grant # 96/073 otorgado al Dr. K. S. Bawa, Dr. G. Macaya y Dr. O. J. Rocha. A la Vicerrectoría de Investigación por proveer el transporte para las primeras giras por medio del proyecto III-91-223 a cargo del Dr. O. J. Rocha.

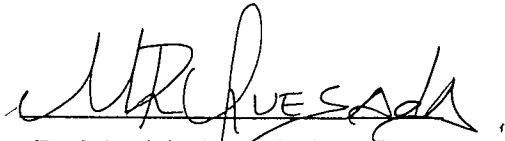
“ Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae*”.



---

Dr. Carlos Ramírez Martínez

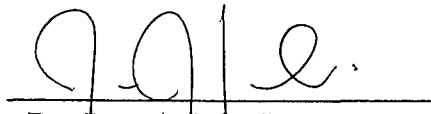
Representante de la Decana del Sistema de  
Estudios de Posgrado



---

Dr. Mauricio Quesada Avendaño


Director de Tesis



---

Dr. Jorge A. Lobo Segura


Asesor



---

Dr. Oscar J. Rocha Núñez

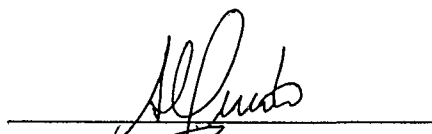
Asesor



---

Dra. Pilar Ramírez Fonseca

Directora del Programa de Posgrado en Biología



---

Alfredo Cascante Marín

Sustentante

## INDICE

---

|   | Página   |
|---|----------|
| Dedicatoria.....  | ii       |
| Agradecimientos.....  | iii      |
| Hoja de aprobación.....   | v        |
| Indice.....   | vi       |
| Prefacio.....   | ix       |
| Resumen General .....   | x        |
| Lista de Cuadros.....   | xiii     |
| Lista de Figuras .....  | xiv      |
| Introducción General .....  | 1        |
| <br>  |          |
| <b>CAPITULO 1. Efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo de <i>Samanea saman</i> (Mimosaceae) : I. Polinización Natural y Producción de Semillas .....</b> | <b>5</b> |
| 1.1 Resumen.....  | 5        |
| 1.2 Introducción.....   | 6        |
| 1.3 Materiales y Método.....  | 10       |
| <i>Especie de Interés</i> .....   | 10       |
| <i>Area de Estudio</i> .....  | 11       |

|   |           |
|---|-----------|
| <i>Tratamientos de Estudio</i> .....  | 12        |
| <i>Polinización Natural</i> .....   | 13        |
| <i>Producción de Semillas por Fruto</i> .....   | 14        |
| 1.4 Resultados.....   | 15        |
| <i>Polinización Natural</i> .....   | 15        |
| <i>Producción de Semillas por Fruto</i> .....   | 17        |
| 1.5 Discusión.....  | 18        |
| 1.6 Literatura citada.....  | 24        |
| <br>  |           |
| <b>CAPITULO 2. Efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo de <i>Samanea saman</i> (Mimosaceae) : II. Diversidad Genética y Vigor de la Progenie</b> ..... | <b>36</b> |
| 2.1 Resumen.....  | 36        |
| 2.2 Introducción.....   | 37        |
| 2.3 Materiales y Método.....  | 40        |
| <i>Especie de Interés</i> .....   | 40        |
| <i>Area de Estudio</i> .....  | 41        |
| <i>Tratamientos de Estudio</i> .....  | 42        |
| <i>Análisis de Parámetros Genéticos</i> .....   | 44        |
| <i>Análisis de Parámetros de Vigor de la Progenie</i> .....   | 46        |
| 2.4 Resultados.....   | 47        |
| <i>Parámetros Genéticos</i> .....   | 47        |

|   |    |
|---|----|
| <i>Parámetros de Vigor de la Progenie</i> ..... | 49 |
| 2.5 Discusión.....                              | 51 |
| 2.6 Literatura Citada .....                     | 59 |
| Conclusiones Generales.....                     | 74 |
| Referencias Bibliográficas .....                | 76 |

---



## PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el Reglamento del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica. Está dividida en dos capítulos que siguen las normas de presentación de manuscritos de la revista *Biotropica* publicada por la Asociación para la Biología Tropical (Association for Tropical Biology, Inc., ATB). Cada capítulo se escribió de manera tal que pudiera ser leído independientemente, por lo que fue necesario repetir alguna información.

Resultados parciales de este proyecto de tesis fueron presentados durante el SIMPOSIO y REUNION ANUAL de la ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY (ATB) celebrado en San José, Costa Rica del 15 al 20 de junio de 1997, y en el VII CONGRESO LATINOAMERICANO DE BOTANICA y XIV CONGRESO MEXICANO DE BOTANICA realizado en la Ciudad de México, México D.F., del 18 al 24 de octubre de 1998.

## RESUMEN GENERAL

En este documento se presentan los resultados del estudio del efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo del árbol *Samanea saman* (Mimosaceae) en Costa Rica. Este trabajo constituye uno de los primeros estudios en evaluar el fenómeno de la fragmentación de bosques sobre la reproducción de una especie de árbol tropical. El aspecto novedoso del presente estudio consiste en considerar diferentes aspectos de la reproducción de la especie con el propósito de tener un panorama más amplio del efecto de la fragmentación sobre la reproducción y viabilidad de la progenie. En el diseño experimental se incluyeron dos tratamientos principales: árboles creciendo en poblaciones continuas y árboles aislados o en pequeños remanentes boscosos (< 1 ha). Los aspectos reproductivos considerados fueron: 1. Polinización natural (deposición de polen y cantidad de tubos polínicos en el estilo), 2. Producción de semillas por fruto (total de semillas, semillas abortadas, depredadas y semillas viables por fruto), 3. Parámetros genéticos (heterocigosidad promedio, tasa de exocruzamiento y correlación de parentesco de la progenie), y 4. Parámetros de vigor de la progenie (germinación y sobrevivencia de las plántulas, peso de las semillas, días para la emergencia de la primera hoja, altura de las plántulas, número de hojas, área foliar, biomasa seca radical y aérea, y número de nódulos en la raíz).

En el estudio de la polinización natural se analizó una muestra de 1.016 estilos (530 de árboles en bosques continuos y 486 de árboles aislados) no encontrándose diferencias significativas en el grado de deposición de polen sobre los estigmas de árboles en ambos tratamientos. En los árboles de poblaciones continuas el número de tubos polínicos en el estilo fue mayor que en árboles aislados, además, el porcentaje de flores con una mayor cantidad de

tubos polínicos en sus estilos que óvulos en el ovario fue mayor en árboles de poblaciones continuas. Lo anterior sugiere que en árboles de poblaciones continuas se presenta una mayor competencia de polen, lo que ha sido relacionado con la calidad de la progenie producida. Por otra parte, la presencia de un menor número de tubos polínicos desarrollándose en los estilos de árboles aislados puede deberse a problemas de auto-incompatibilidad de la especie debido a una mayor deposición de polen propio dentro del mismo individuo (geitonogamia) o a la calidad genética de los donadores de polen.

En la producción de semillas por fruto se analizó una muestra de 1.575 frutos (946 de árboles de poblaciones continuas y 629 de árboles aislados) y se encontró que los árboles en poblaciones continuas producen más semillas por fruto que los árboles aislados. La reducción de aproximadamente un 6% que sufren los árboles aislados con respecto a los árboles de poblaciones continuas puede tener importantes implicaciones en la cosecha total de semillas de un árbol aislado. Además, el número de semillas depredadas por fruto en árboles aislados fue menor que en poblaciones continuas, probablemente debido a la reducción o eliminación de las poblaciones de depredadores en los remanentes boscosos. El número de semillas abortadas y semillas viables por fruto no mostró diferencias significativas entre ambos tratamientos.

En el análisis genético, por medio de la técnica de electroforesis en almidón de extractos de proteínas, se obtuvieron cuatro sistemas enzimáticos que presentaron buena resolución e interpretabilidad: ICD, EST, PGD y PGM. Se utilizó una muestra de 212 semillas provenientes de 20 árboles maternos (10 individuos por tratamiento). Se determinó que tanto los árboles en poblaciones continuas como los árboles aislados son aparentemente 100% exógamos, no obstante, la variación en los datos por efecto del tamaño de muestra y el número de loci estudiados no permiten tener un resultado conclusivo al respecto. La variabilidad genética no

difirió entre ambos tratamientos y es similar a la informada para otras especies arbóreas neotropicales. El coeficiente de correlación de parentesco de la progenie fue mayor en poblaciones continuas, y a pesar de la variación mostrada, este resultado sugiere que los árboles en esa condición reciben polen preferentemente de un solo donador o de unos pocos individuos genéticamente emparentados. En cambio, en los árboles aislados el flujo de polen parece ser más aleatorio en cuanto a su procedencia.

En el estudio de los parámetros de vigor de la progenie se utilizó una muestra inicial de 1.960 semillas para las pruebas de invernadero, provenientes de 14 árboles de poblaciones continuas y 10 árboles aislados. Se encontró que la fragmentación afectó la germinación en árboles aislados, los cuales sufrieron una reducción cercana al 15% con respecto a árboles de poblaciones continuas. La sobrevivencia no difirió significativamente entre los tratamientos, pero se mantuvo la tendencia original al inicio de la germinación y al cabo de los 45 días del estudio la progenie inicial de los árboles aislados se había reducido casi en un 50%. La fragmentación afectó, además, el desarrollo de área foliar y la acumulación de biomasa en la progenie de árboles aislados lo cual puede afectar el establecimiento y regeneración de la especie en los remanentes boscosos.

En conclusión, la fragmentación del bosque seco en nuestro país ha afectado el éxito reproductivo de los árboles de *Samanea saman* que se encuentran aislados o en pequeños relictos boscosos (<1 ha), en cuanto a los parámetros de polinización natural y vigor de la progenie antes mencionados.

## LISTA DE CUADROS

---

### CAPITULO 2. Efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo de *Samanea saman* (Mimosaceae) : II. Diversidad Genética y Vigor de la Progenie

- 2.1 Valores promedio y desviación estandar de los parámetros genéticos analizados en Poblaciones Continuas y Arboles Aislados de *Samanea saman*.....
- 2.2 Resultados de los Análisis de Varianza Anidados para los diferentes parámetros de vigor de la progenie de árboles de Poblaciones Continuas y de Arboles Aislados en *Samanea saman* .....

## LISTA DE FIGURAS

---

### CAPITULO 1. Efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo de *Samanea saman* (Mimosaceae): I. Polinización Natural y Producción de Semillas por Fruto

|  | <u>Página</u> |
|--|---------------|
| 1.1 Ubicación de los sitios de muestreo de árboles en poblaciones continuas de <i>Samanea saman</i> .....  | 32            |
| 1.2 Porcentaje por tratamiento (árboles de poblaciones continuas versus árboles aislados) de políadas y granos de polen en los estigmas de <i>Samanea saman</i> .....                    | 33            |
| 1.3 Porcentaje por tratamiento (árboles de poblaciones continuas versus árboles aislados) de tubos polínicos presentes en el estigma y en la base del estilo en <i>Saman saman</i> ..... | 34            |
| 1.4 Valores promedio y error estandar por tratamiento (árboles de poblaciones continuas versus árboles aislados) de los parámetros asociados a la producción de semillas por fruto ..... | 35            |

CAPITULO 2. Efecto de la fragmentación del bosque seco sobre el éxito reproductivo de *Samanea saman* (Mimosaceae) : II. Diversidad Genética y Vigor de la Progenie

- 2.1 Valores promedio y error estandar de los parámetros de vigor analizados en la progenie de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman*.....
- 2.2 Valores promedio y error estandar de los parámetros de vigor analizados en la progenie de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman*.....
- 2.3 Porcentaje de sobrevivencia de la progenie proveniente de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman* a lo largo del período de estudio.....

## INTRODUCCION GENERAL

El desarrollo humano de muchos países, especialmente en los trópicos, ha traído consigo la sobre-explotación de los recursos naturales. Esta práctica de uso de los recursos ha conducido a la destrucción de los hábitats naturales y está muy relacionada con el crecimiento de las poblaciones humanas, los avances tecnológicos y el aumento de los niveles de actividad económica (Terborgh 1992, Quinn y Karr 1993). La agricultura y la ganadería son, quizá, los dos tipos de actividad económica de mayor influencia sobre la destrucción y fragmentación de los bosques tropicales (Harris 1984, Uhl y Buschbacher 1985, Janzen 1986, Saunders *et al.* 1991, *e.g.* Maberley 1992). La explotación directa del bosque para la extracción de madera también ha provocado que el bosque tropical, que una vez formó un hábitat continuo, sea fragmentado cada vez en subdivisiones más pequeñas (Janzen 1988, Sader y Joyce 1988). Este fenómeno está presente en todo el mundo tropical y en algunos casos se reportan tasas de deforestación de hasta 200,000 km<sup>2</sup> por año (Katzman y Cale 1990).

La reducción y fragmentación sistemática de los bosques naturales conlleva una reducción de la riqueza y abundancia de las especies (MacArthur y Wilson 1967). Debido a la creciente necesidad de conservar y proteger estos remanentes de bosque natural, los ecólogos se han dado a la tarea de estudiar las condiciones mínimas para mantener la viabilidad de los sistemas naturales (Soulé y Simberloff 1986, Soulé 1990). Entendiéndose esta viabilidad de los sistemas como la capacidad de mantener su vigor y potencial de adaptación evolutiva (Soulé 1990).



El enfoque clásico en la literatura pronostica que las poblaciones reducidas, como las que han sido diezmadas por efecto de la fragmentación de sus hábitats y que poseen tamaños inferiores al tamaño mínimo efectivo, son mayormente vulnerables a procesos aleatorios asociados a deriva genética y endogamia, además, de factores estocásticos demográficos y ambientales; los cuales pueden alterar los patrones de diversidad genética y adaptación (ie. viabilidad) de las poblaciones reducidas (Ellstrand y Elam 1993, Karron 1987). En poblaciones pequeñas que han permanecido reducidas por un período prolongado existe una mayor probabilidad de sufrir cambios en su frecuencia génica, de generación a generación, debido a deriva genética (Wright 1931, Barret y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993). Otra consecuencia genética asociada a poblaciones pequeñas es la endogamia o cruzamiento entre individuos relacionados genéticamente (Frankel y Soulé 1981). La endogamia puede ocurrir de dos maneras: i. a través del autocruzamiento y ii. a través del cruzamiento entre individuos emparentados genéticamente (Ellstrand y Elam 1993).

Tanto la endogamia como la deriva genética pueden afectar la adaptación o viabilidad de las poblaciones por efecto de la "depresión endogámica" y aumento de la homocigosidad, aunque no se conocen con exactitud los mecanismos precisos por los cuales este aumento de homocigosidad está relacionado con la disminución en viabilidad y fecundidad (Charlesworth y Charlesworth 1987). Además, la pérdida de heterocigosidad puede reducir la capacidad de respuesta de las poblaciones pequeñas a eventos estocásticos ambientales asociados a cambios en el ambiente físico, presencia de patógenos y herbívoros, y estocacidad demográfica (Lovejoy *et al.* 1986, Huenneke 1991, Saunders *et al.* 1991).

Los estudios que han evaluado empíricamente la relación entre el tamaño de las poblaciones naturales de plantas y su viabilidad son pocos (e.g. Jennersten 1988, Menges 1991,

Lamont *et al.* 1993, Rajimann *et al.* 1994, Heschel y Paige 1995). Estos estudios han demostrado que en poblaciones de plantas herbáceas o arbustivas de zonas templadas que han sufrido fragmentación, ciertos parámetros de viabilidad han sido afectados negativamente por la reducción en el tamaño de sus poblaciones. Por ejemplo, se determinó que en poblaciones pequeñas se obtiene una menor producción de frutos, menor porcentaje de germinación y peso de las semillas, además de un menor desarrollo inicial de la progenie y una mayor mortalidad en estadios juveniles (Jennersten 1988, Menges 1991, Lamont *et al.* 1993, Rajiman *et al.* 1994, Heschel y Paige 1995).

En las regiones tropicales los estudios equivalentes que evalúan el fenómeno de la fragmentación de los bosques son, también, pocos y muy recientes. Básicamente éstos trabajos se han enfocado en el análisis a nivel de comunidades de especies herbáceas y arbustivas (Aizen y Feisinger 1994, Murcia 1996) y de algunas especies arborescentes (*ej.* Nason y Hamrick 1997, Aldrich y Hamrick 1998).

A pesar de que se conoce bien la magnitud y el problema de conservación que representa la fragmentación de los ecosistemas naturales, poco se conoce de su efecto sobre la reproducción en plantas. Entre estas, las especies de árboles son componentes importantes de los bosques tropicales y poseen características demográficas y reproductivas que los hacen vulnerables al proceso de fragmentación y reducción de sus poblaciones.

La mayoría de las especies de árboles tropicales ocurren en bajas densidades (un individuo por hectárea o menos), son mayormente auto-incompatibles en su sistema de apareamiento y tienen altas tasas de exo-cruzamiento (Bawa 1974 y 1979, Hubbell y Foster 1983, O'Malley y Bawa 1987, Hamrick y Murawaski 1990, Murawaski y Hamrick 1991,

Hamrick 1993, Kress y Beach 1994, Stacy *et al.* 1996). Por lo anterior, se podría predecir que el aislamiento y reducción de las poblaciones de árboles podría afectar el flujo de polen (flujo genético), aumentar la endogamia por aumento de auto-polinización y eventualmente llegar a producir una mayor diferenciación entre los relictos poblacionales. Además, la fragmentación produce la alteración de los factores físicos y ambientales como por ejemplo, aumento de temperatura, mayor exposición a los vientos, cambio en la disponibilidad de agua en el suelo, etc. que puede afectar el desempeño normal de los individuos (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991). A consecuencia de lo anterior se esperaría que la viabilidad de los árboles tropicales, en poblaciones reducidas, sea eventualmente afectada por la alteración de su éxito reproductivo y reducción en la capacidad de regeneración y establecimiento de plántulas en los hábitats fragmentados.

El objetivo principal de este estudio consiste en evaluar el efecto de la fragmentación del bosque sobre el éxito reproductivo de una especie de árbol maderable del bosque seco de Costa Rica, *Samanea saman* (Mimosaceae). Básicamente, se estudiarán aspectos relacionados con la polinización natural, producción de semillas por fruto, diversos parámetros genéticos y de vigor de la progenie entre árboles de poblaciones continuas y árboles aislados.

## - CAPITULO 1 -

### EFFECTO DE LA FRAGMENTACION DEL BOSQUE SECO SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE *SAMANEA SAMAN* (MIMOSACEAE):

#### I. Polinización Natural y Producción de Semillas

##### Resumen:

La fragmentación de los bosques debido a la deforestación es una de las mayores amenazas de extinción de las poblaciones de árboles en los trópicos. Varios estudios han demostrado que la fragmentación del bosque puede influenciar el tamaño efectivo y la viabilidad de las poblaciones naturales de algunas especies de plantas. No obstante, poco se conoce acerca del impacto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de árboles tropicales. En este estudio se evaluó el efecto de la fragmentación del bosque sobre parámetros reproductivos asociados a la polinización natural y producción de semillas por fruto en una especie de árbol maderable, *Samanea saman*, en el bosque seco de Costa Rica. Se utilizaron dos tratamientos principales: árboles en poblaciones continuas y árboles aislados o en pequeños remanentes (< 1 ha). Los resultados indican que la fragmentación de este ecosistema no ha afectado la deposición natural de polen, no obstante, se encontró que en árboles aislados el número de tubos polínicos en los estilos es menor que en árboles de poblaciones continuas, lo cual tiene implicaciones importantes en cuanto a la competencia de polen y la calidad de las semillas producidas. Se determinó también que, en árboles aislados el número total promedio de semillas producidas por fruto es menor y, sin embargo, el número promedio de semillas depredadas por fruto fue menor que en poblaciones continuas. Estos resultados tienen importantes implicaciones en cuanto al manejo y conservación de especies arbóreas en pequeñas reservas, y en cuanto a la explotación comercial del bosque tropical en general.

## - INTRODUCCION -

La reducción y fragmentación de los bosques naturales, debido a la deforestación, es una de las mayores amenazas de extinción de las poblaciones naturales de árboles en los trópicos. La agricultura y la ganadería son las dos actividades económicas responsables de la destrucción y fragmentación de los bosques tropicales (Myers 1980, Harris 1984, Uhl y Buschbacher 1985, Janzen 1986, Saunders *et al.* 1991, *e.g.* Maberley 1992). Este fenómeno está presente en todo el mundo tropical (Whitmore 1997) y en algunos casos se reportan tasas de deforestación anual de hasta 200.000 km<sup>2</sup> (Katzman y Cale 1990). La explotación directa de los bosques para la extracción comercial de madera es también uno de los principales factores de la destrucción del bosque tropical, que una vez formó un hábitat continuo y ahora se encuentra fragmentado en subdivisiones más pequeñas (Janzen 1988, Sader y Joyce 1988).

En Costa Rica, a pesar de los esfuerzos conservacionistas gubernamentales realizados durante la década del setenta para proteger el bosque natural (Boza 1993), el proceso de deforestación no se ha detenido en las áreas fuera de las reservas públicas. La agricultura y la ganadería han sido los responsables directos de la pérdida del bosque en Costa Rica (Harrison 1991, Butterfield 1994). Para el año 1991, se estimó que la cobertura boscosa del país era de un 29% del territorio nacional y de la cual el 71% se encuentra en manos privadas (Sánchez-Azofeifa 1996). La tendencia actual es la de reducción y fragmentación del bosque, principalmente, del bosque en manos privadas. Durante el

período de 1986-1991 se incrementó la fragmentación del bosque restante y se crearon 524 nuevos relictos boscosos pequeños (entre 3-50 ha) originados por la fragmentación de parches boscosos mayores a 450 ha (Sánchez-Azofeifa 1996). De continuar este proceso, el panorama futuro del bosque que se perfila en Costa Rica estará conformado por un escenario de pequeños relictos boscosos dispersos a lo largo del paisaje.

Esta situación enfrenta al investigador con la dualidad de determinar si los remanentes boscosos tienen algún valor práctico de conservación, y si es así, como deben ser manejados para retener ese valor. Como primer paso indispensable para resolver tal dilema, es importante analizar la capacidad de estos nuevos hábitats para representar y mantener la diversidad y viabilidad de las poblaciones de plantas a largo plazo. Entendiéndose esta viabilidad como la capacidad de las poblaciones de mantener su vigor y potencial de adaptación evolutiva (Soulé 1990).

La fragmentación es un proceso abrupto en el que un hábitat boscoso continuo es reducido a pequeños remanentes. Los efectos primarios de este fenómeno son la alteración del microclima y el aislamiento, es decir, cambios físicos y biogeográficos tanto al interior como en los alrededores del fragmento. Los principales cambios climáticos se reflejan en el flujo de radiación, incidencia del viento y en el ciclo hidrológico del fragmento (Lovejoy *et al.* 1986, Kapos 1989, Saunders *et al.* 1991, Kapos *et al.* 1997).

Además de los cambios en el medio abiótico ocasionados por la fragmentación, la reducción del bosque implica la reducción de las poblaciones de plantas y la consecuente reducción en el tamaño efectivo de la población en condición reproductiva. Esto representa

una disminución de la cantidad de donadores, la calidad del polen y la abundancia de polinizadores en el fragmento en un momento determinado (Powell y Powell 1987, Sih y Baltus 1987, Spears 1987, Jennersten 1988, Klein 1989, Aizen y Feisinger 1994).

Debido a que la fragmentación produce alteraciones tanto a nivel de la comunidad vegetal así como de la comunidad animal, es probable que las interacciones existentes entre ambos grupos también sean afectadas. Los sistemas especializados planta-polinizador son muy susceptibles a cualquier tipo de perturbación, la planta o el polinizador pueden ser afectados si ocurre un cambio fuerte en alguno de ellos (Janzen 1974). Por ejemplo, en fragmentos de vegetación pequeños y aislados el flujo de polen mediado por interacciones planta-polinizador puede ser severamente afectado (Bawa 1990) y por consiguiente, la producción de frutos y semillas de una planta en particular puede ser afectada negativamente, tanto en la cantidad como en la calidad de su progenie. La reducción del hábitat boscoso también influye en las relaciones de depredación de semillas (Janzen 1971, 1978), así como en la dispersión de propágulos y la herbivoría (Dirzo y Miranda 1991). El estudio de la polinización natural y la producción de propágulos representa una medida directa del efecto de la fragmentación y reducción de los bosques sobre el éxito reproductivo y la viabilidad a largo plazo de las poblaciones de plantas en los relictos boscosos.

La fragmentación es un fenómeno de amplia distribución, sin embargo, son pocos los estudios que han intentado evaluar su efecto sobre el éxito reproductivo en plantas. En zonas templadas, estos trabajos se han enfocado en el estudio de especies herbáceas (Sih y Baltus 1987, Spears 1987, Jennersten 1988, Menges 1991, Raijmann *et al.* 1994, Heschel y Paige 1995). En las regiones tropicales o sub-tropicales, los pocos estudios equivalentes han

estudiado el fenómeno a nivel de comunidades de especies herbáceas y arbustos (Lamont *et al.* 1993, Aizen y Feisinger 1994, Murcia 1996) y en algunas especies arbóreas (Nason y Hamrick 1997, Aldrich y Hamrick 1998).

Son pocos los estudios que involucran el efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de árboles tropicales (*eg.* Nason y Hamrick 1997, Aldrich y Hamrick 1998), a pesar de que las especies arborescentes poseen características demográficas y reproductivas que las hacen vulnerables al proceso de fragmentación. La mayoría de especies ocurren en bajas densidades, son mayormente auto-incompatibles y tienen altas tasas de exocruzamiento (Bawa 1974, 1979, Hubbell y Foster 1983, Bawa *et al.* 1985a, O'Malley y Bawa 1987, Hamrick y Murawski 1990, Hamrick 1993, Kress y Beach 1994).

Conocer el efecto de la fragmentación y la reducción de las poblaciones de árboles tropicales es fundamental para poder predecir cual será el futuro de los individuos en los relictos boscosos y de su progenie. Este tipo de estudios son esenciales para diseñar programas de manejo para la conservación de la diversidad en pequeñas áreas boscosas.

El objetivo principal de este estudio consiste en evaluar el efecto de la fragmentación del Bosque Tropical Seco sobre el éxito reproductivo de poblaciones naturales de una especie de árbol maderable - *Samanea saman* (Jacq.) Merrill -, en términos de su polinización natural y producción de semillas por fruto.



## - MATERIALES Y METODOS -

### Especie de Interés --

*Samanea saman* (Jacq.) Merrill (= *Pithecellobium saman* (Jacq.) Benth.) es una leguminosa arborescente de la familia Mimosaceae. Esta especie es de origen Neotropical y su distribución natural abarca desde el sur de México hasta el norte de Suramérica (Perú, Bolivia y Brasil), incluyendo las Antillas (Barneby y Grimes 1996). Se encuentra naturalmente en bosques estacionales secos, caducifolios o semicaducifolios, así como en zonas más húmedas, principalmente bajo 450 m de altitud y fuera de su distribución natural se ha plantado como ornamental (eg. Hawaii y Trópicos del Viejo Mundo) (Barneby y Grimes 1996). En Costa Rica se localiza con mayor frecuencia en las tierras bajas de la costa pacífica (0 - 1.200 m de altitud) (Zamora 1991), principalmente en las llanuras al noroeste del país en las provincias de Guanacaste y Puntarenas. "Cenízaro", "Cenicero" o "Genízaro" son algunos de los nombres comunes con que se le conoce en nuestro país.

La floración del "cenízaro" ocurre hacia el final de la estación seca (marzo y abril) y un sólo individuo produce miles de flores en cada episodio reproductivo. Las flores forman inflorescencias glomerulares, los largos estambres de color rojizo y blanco en la base son las estructuras atractivas de la flor. La antesis es nocturna y al parecer la polinización es realizada por mariposas nocturnas de la familia Spingidae (Haber y Frankie 1989). En esta especie el polen es transportado en grupos o poliadas de entre 30 a 35 granos de polen. Reproductivamente, la especie se informa como auto-incompatible (Bawa 1974). Luego de

fertilizada la flor el ovario se desarrolla levemente y los frutos inmaduros permanecen de forma latente durante la estación lluviosa, completando su desarrollo y maduración en la estación seca siguiente justo antes de iniciarse el período siguiente de floración (Janzen 1982). En condiciones naturales, las semillas dentro de los frutos son atacadas por dos especies de coleópteros de la familia Bruchidae (*Merobruchus columbinus* y *Stator limbatus*) (Janzen 1977).

### **Area de Estudio --**

Las poblaciones de estudio de *S. saman* se localizaron al noroeste de la costa pacífica de Costa Rica (Figura 1.1), en las provincias de Guanacaste y Puntarenas. Esta región corresponde al Bosque Tropical Seco según el sistema de Clasificación de la Vegetación por Zonas de Vida propuesto por L. Holdridge (1969). A nivel mundial los Bosques Tropicales Secos constituyen uno de los ecosistemas más reducidos y amenazados, y Costa Rica no es la excepción. En la actualidad, solamente el 0.09% del bosque seco original está presente en Mesoamérica y en Costa Rica se encuentra en unos pocos parches aislados y en dos parques nacionales que incluyen menos del 2% del territorio nacional (Janzen 1988). Para 1991, se estimó que la cobertura del bosque seco era de tan sólo 0,10 % del área total de dicha zona de vida en el país (Sánchez-Azofeifa 1996).

Luego de la deforestación de la zona que ocupa el Bosque Tropical Seco en Costa Rica, como resultado de la expansión ganadera y el desarrollo de asentamientos humanos desde mediados del presente siglo (Sader y Joyce 1988), muchos árboles de "Cenízaro" fueron dejados en las tierras dedicadas al pastoreo para dar sombra y alimento al ganado, ya

sea solitarios o en pequeños relictos boscosos, por lo que constituyen elementos representativos de antiguos bosques continuos y actualmente reflejan el resultado de la fragmentación de este tipo de ecosistema.

### **Tratamientos de Estudio --**

Para determinar el efecto de la reducción y fragmentación de las poblaciones de *S. saman* sobre su éxito reproductivo, los árboles de estudio se seleccionaron de acuerdo a la densidad del bosque presente y se clasificaron en dos tratamientos que, para efecto de análisis, se denominaron: (1.) árboles en "*poblaciones continuas*", condición que refleja el estado previo a la fragmentación y está conformada por aquellos individuos adultos que están creciendo en grupos de diez o más con-específicos cercanos y (2.) árboles en "*condición aislada*", los cuales representan el estado de fragmentación actual de las poblaciones, e incluye aquellos árboles adultos creciendo en pequeños remanentes boscosos (<1 ha) o que están aislados y separados de otro con-específico por una distancia no menor de 500 metros. La mayoría de estos árboles aislados se localizan en áreas donde el paisaje que los rodea corresponde a terrenos agrícolas o pastos.

La "condición aislada" en este tipo de estudios es difícil de mantener de una forma estricta debido a la gran heterogeneidad en la composición florística, el tamaño y la distribución en el paisaje de los remanentes boscosos. Situaciones como la distancia de separación entre la condición aislada y otros remanentes es una variable que no se puede controlar fácilmente, así como en ocasiones se desconoce de la existencia de algún conespecífico en estos remanentes próximos.

Los árboles de poblaciones continuas se seleccionaron de tres sitios ubicados en la costa del pacífico de Costa Rica (Figura 1.1): Parque Nacional Santa Rosa, en alrededores de la “Casona” (84° 37’ 24” O – 9° 45’ 33” N, 200--250 m de altitud); Parque Nacional Palo Verde, sector de la laguna y camino del “colmenar” (85° 20’ 30” O - 10° 21’ 19” N, 100--200 m de altitud); y la zona de Tárcoles-Carara, cerca de la entrada al pueblo de Tárcoles y en el bosque del Hotel Villa Lapas (85° 36’ 49” O – 10° 50’ 03” N, 5--20 m de altitud), el cual colinda el bosque de la Reserva Biológica Carara. Similarmente, los individuos en condición aislada se eligieron de sitios circundantes a las poblaciones continuas o situados entre éstas, principalmente se localizaron a lo largo de la Carretera Interamericana, entre Puntarenas y el Parque Nacional Santa Rosa; y en los alrededores de los pueblos de Jacó y Tárcoles.

### **Polinización Natural --**

Para determinar el efecto de la fragmentación sobre el proceso de polinización natural en *S. saman* se muestrearon un total de 14 árboles, siete por tratamiento y provenientes de las sub-poblaciones del Parque Nacional Santa Rosa (5 continuos, 5 aislados) y la zona de Tárcoles-Carara (2 continuos, 2 aislados). Durante la estación seca del año 1997, a mediados del período de floración de la especie, se recolectó una muestra de estilos de flores senescentes de cada árbol (seis estilos por inflorescencia y entre 12-15 inflorescencias por árbol). Debido a que la mayoría de los árboles seleccionados tenían la copa a una altura no menor a seis metros, se utilizaron plataforma metálicas desmontables para solucionar la dificultad de alcanzar las flores.

Los pistilos se preservaron en alcohol al 70% y se llevaron al laboratorio donde fueron fijados y teñidos utilizando la técnica de Anilina azul descrita por Martin (1959), posteriormente se observaron mediante un microscopio con epifluorescencia. Se anotaron las siguientes variables: (a)- número de políadas presentes sobre el estigma, (b)- número de granos de polen sobre el estigma, (c)- número de tubos polínicos en la parte superior del estilo, y (d)- número de tubos polínicos en la base del estilo.

#### **Producción de Semillas por Fruto --**

Para el análisis de la producción de semillas por fruto de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados se muestrearon un total de 50 árboles provenientes de las tres sub-poblaciones antes mencionadas. Veintiocho árboles de poblaciones continuas ( 15 de Palo Verde, 5 de Santa Rosa y 8 de Tárcoles) y veintidos árboles aislados (10 de Palo Verde, 9 de Santa Rosa y 3 de Tárcoles). Durante la estación seca de 1997 se recolectaron entre 10 a 72 frutos bajo la copa de cada árbol, sólo se consideraron frutos enteros. Cada grupo de frutos, por árbol, se mantuvo en bolsas separadas y se llevaron al laboratorio para la extracción de las semillas.

Luego de disectados los frutos y separadas las semillas se anotaron los siguientes parámetros reproductivos: (a-) el número de semillas depredadas, (b-) las semillas abortadas o malformadas, (c-) las semillas potencialmente viables, y (d-) el total de semillas desarrolladas inicialmente por cada fruto, lo cual corresponde a la sumatoria de las tres categorías anteriores. La categoría de semillas depredadas incluye semillas dañadas por

coleópteros de la familia Bruchidae, las cuales se distinguen por presentar un agujero en su superficie por la cual salió el insecto adulto. Las semillas abortadas o malformadas son aquellas con forma irregular, delgadas, con el endospermo de color pardo o verdozo y quebradizo por estar completamente seco.

## - RESULTADOS -

### Polinización Natural --

En el análisis de la polinización natural y presencia de tubos polínicos en los estilos de *S. saman* se consideró una muestra de 1.016 pistilos (530 de árboles en bosques continuos y 486 de árboles aislados). Se utilizó una prueba de independencia (Prueba Chi-cuadrado, Zar 1996) para evaluar los parámetros de polinización natural entre poblaciones continuas y árboles aislados. El análisis estadístico indica que el número de poliadas sobre los estigmas es independiente del tratamiento ( $X^2 = 1.127$ , grados de libertad = 2,  $p = 0.569$ ), así como el número de granos de polen en ellos ( $X^2 = 1.735$ , grados de libertad = 2,  $p = 0.420$ ).

Tanto en árboles de poblaciones continuas como en árboles aislados la deposición natural de polen sobre los estigmas fue baja, tan sólo cerca del 30% de las flores analizadas recibieron una o más poliadas en ambos tratamientos (Figura 1.2). Aunque no se detectó un efecto significativo de la fragmentación sobre el número de poliadas o granos de polen sobre los estigmas, la tendencia que los datos sugieren es que, en general, los árboles de

poblaciones continuas reciben en un leve porcentaje más políadas y granos de polen que los árboles en condición aislada (Figura 1.2).

El análisis del número de tubos polínicos en los estilos determinó que el número de tubos polínicos presentes en el estigma ( $X^2 = 10.161$ , grados de libertad = 2,  $p = 0.006$ ) y en la parte basal del estilo ( $X^2 = 9.337$ , grados de libertad = 2,  $p = 0.009$ ) son dependientes del tratamiento.

En árboles de poblaciones continuas el porcentaje de flores con un mayor número de tubos polínicos desarrollándose, tanto en el estigma como en la base del estilo, fue mayor que en los árboles aislados (Figura 1.3). Además, en ambos tratamientos no todos los tubos polínicos en el estigma logran alcanzar la base del estilo, por alguna razón su desarrollo es interrumpido. En la mayoría de flores analizadas en ambos tratamientos el número de tubos polínicos en la base del estilo es inferior a la cantidad necesaria para fertilizar todos los óvulos en el ovario (23--24 óvulos) (Figura 1.3), por lo que los frutos no desarrollarán todas las semillas potenciales (Figura 1.4). A pesar de lo anterior, la proporción de flores con exceso de tubos polínicos con respecto a óvulos ( $> 24$  tubos, o  $\geq 2$  políadas) es mayor en los árboles de poblaciones continuas que en los árboles aislados (Figura 1.3), sugiriendo que en poblaciones continuas existe una mayor probabilidad de presentarse competencia del polen durante la fertilización de los óvulos.

### Producción de Semillas por Fruto –

Para determinar el efecto de la fragmentación del bosque sobre la producción de semillas se analizaron 1.575 frutos (946 de árboles de poblaciones continuas y 629 de árboles aislados). Se utilizó una Prueba de Kruskal-Wallis (no paramétrica) para evaluar los parámetros asociados a la producción de semillas por fruto entre árboles de poblaciones continuas y árboles aislados. El resultado del análisis indica un efecto altamente significativo de la fragmentación del bosque sobre el número total de semillas desarrolladas por fruto ( $H = 17.53$ , grados de libertad = 1,  $p = 0.000$ ) y en el número de semillas depredadas por fruto ( $H = 105.23$ , grados de libertad = 1,  $p = 0.000$ ). No se determinó un efecto significativo sobre el número de semillas abortadas por fruto ( $H = 0.01$ , grados de libertad = 1,  $p = 0.940$ ) y el número de semillas viables por fruto ( $H = 0.81$ , grados de libertad = 1,  $p = 0.369$ ).

Los árboles de poblaciones continuas desarrollan un número mayor de semillas por fruto, sin embargo, sufren una mayor depredación que los árboles aislados o en pequeños remanentes boscosos (Figura 1.4). Aunque no se encontró un efecto significativo de la fragmentación sobre el aborto de semillas por fruto los datos sugieren una tendencia en la que los árboles en poblaciones continuas abortan en promedio menos semillas que los árboles aislados (Figura 1.4). No se observó en ningún tratamiento que la depredación siguiera un patrón definido según la posición de las semillas dentro del fruto.



## - DISCUSSION -

La polinización y la producción de semillas representan etapas básicas de la reproducción en plantas, la alteración de estos procesos puede afectar la viabilidad y el establecimiento de sus poblaciones a largo plazo. Las especies de árboles tropicales de larga vida, que representan componentes fundamentales de los bosques, poseen niveles muy altos de exo-cruzamiento (Hamrick y Murawski 1990, Hamrick 1993) y el flujo de polen está mediado mayormente por animales (Bawa *et al.* 1985, Bawa 1990, Frankie 1996). Estas características hacen que los árboles tropicales sean susceptibles al fenómeno de la fragmentación de los bosques, pudiendo tener un impacto importante sobre su éxito reproductivo.

En este estudio se demuestra que la fragmentación del bosque ha afectado algunos parámetros de la polinización natural y la producción de semillas en las poblaciones naturales de *Samanea saman* en Costa Rica. El nivel de polinización natural, medido por la cantidad de polinadas y granos de polen depositados en los estigmas, es semejante entre árboles en poblaciones continuas y árboles aislados o en pequeños remanentes boscosos (Figura 1.2). Una posible explicación a este resultado es que el efecto de la fragmentación en el flujo de polen de árboles en condición aislada podría estar siendo contrarrestado por un aumento del movimiento de polen dentro del mismo individuo (geitonogamia). Además, el hecho de que se ha demostrado que la dispersión de polen en especies tropicales es amplia podría estar balanceando dicho efecto de la fragmentación (Frankie 1996). No obstante, no se puede afirmar que la procedencia y la calidad del polen recibido sean similares entre ambos tratamientos.

El efecto de la fragmentación sobre la polinización natural se observa claramente en el número de tubos polínicos entre los dos tratamientos. A pesar de que los árboles de poblaciones continuas y los árboles aislados no difieren entre sí en el número de granos de polen en el estigma, se encontró que en árboles aislados el número de tubos polínicos en los estilos es menor que en poblaciones continuas (Figura 1.3), lo cual podría afectar su producción de semillas. Estas diferencias en el número de tubos polínicos entre ambos tratamientos podría estar relacionado con el sistema de auto-incompatibilidad detectado en *S. saman* (Bawa 1974) y a la calidad del polen recibido. Este resultado sugiere que en individuos aislados o en pequeños fragmentos la auto-polinización o la transferencia de polen propio dentro del mismo individuo (geitonogamia) es mayor que en poblaciones continuas, por lo que la mayoría de estos granos no desarrollan completamente tubos polínicos debido posiblemente al rechazo por un sistema de incompatibilidad gametofítica.

La literatura indica que la proporción de polen transferido por geitonogamia es mayor en poblaciones reducidas y está asociado a la producción excesiva de flores pequeñas con pocos recursos que influyen sobre el comportamiento del polinizador (Arroyo 1976). En *S. saman* la floración es masiva y es un factor que en otras especies de árboles tropicales se considera que promueve el endocruzamiento vía geitonogamia (Murawski y Hamrick 1992). Evidencia obtenida por Aldrich y Hamrick (1997), utilizando marcadores genéticos, indica que en individuos aislados del árbol *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) la proporción de la progenie producida por auto-fertilización es mayor con respecto a árboles en bosques continuos, lo que implica un mayor nivel de geitonogamia en los árboles aislados

de esta especie. Por otra parte, esta diferencia en el número de tubos polínicos podría deberse a diferencias en la calidad génica de los donadores de polen en ambos tratamientos.

En los árboles de poblaciones continuas la proporción de flores que poseen un exceso de tubos polínicos (más de 24) con respecto al número de óvulos en el ovario es mayor que en árboles aislados. Este resultado tiene implicaciones importantes en cuanto al tema de competencia de polen planteado por Mulcahy (1979) y su relación con el desempeño de la progenie. Varios estudios han demostrado que en la progenie producida por cargas de polen grandes (lo que se traduce en un mayor número de tubos polínicos) se incrementa la germinación, crecimiento vegetativo y reproducción de los individuos (eg. Mulcahy y Mulcahy 1975, Stephenson *et al.* 1986, Quesada *et al.* 1993 y citas en este último).

Los resultados del presente estudio también demuestran que la fragmentación afecta varios parámetros asociados a la producción de semillas por fruto en *S. saman*. En árboles aislados o en pequeños remanentes de bosque la producción total de semillas por fruto es menor que en árboles de poblaciones continuas (Figura 1.4). Aunque en ninguno de los dos tratamientos los frutos desarrollaron todas las semillas potenciales, y a pesar de que una sola poluada contiene suficientes granos de polen para fertilizar todos los óvulos de una flor (30-35 granos vs. 23-24 óvulos en promedio).

El menor número de semillas desarrolladas por fruto en árboles aislados podría estar relacionado con los resultados obtenidos previamente en cuanto al menor número tubos polínicos que se encuentran en la base de el estilo de árboles aislados (Figura 1.4). La

diferencia promedio observada equivale a una semilla que se produce de menos en los frutos de árboles aislados, lo cual representa una reducción en la producción de semillas del 6% con respecto a las poblaciones continuas. Aunque no se conoce el patrón individual de producción de semillas en la especie, Janzen (1969) calculó para un árbol determinado una cosecha total de 650.000 semillas; para un árbol aislado similar en tamaño nuestro resultado sugiere una reducción de aproximadamente 39.000 semillas en su cosecha total. Sin embargo, es importante mencionar que la producción total de frutos a nivel individual no fue considerada en este estudio, que podría seguir una tendencia diferente o tal vez similar a los resultados anteriores, pero que en todo caso depende a su vez de otros factores como el tamaño de la copa del árbol, la producción total de flores, la cantidad de nutrientes disponibles, etc.

En árboles aislados la depredación de semillas por fruto fue menor que en los árboles de poblaciones continuas (Figura 1.4). En poblaciones continuas cerca del 32% de las semillas en un fruto son destruidas por los brúquidos en comparación con un 22% en árboles aislados. De acuerdo a Janzen (1977) los depredadores de semillas de *Samanea saman* son específicos y los insectos adultos se alimentan de nectar y polen. En pequeños remanentes o en árboles aislados la disponibilidad de recursos alimenticios podría ser menor y fluctuar a lo largo del año, influyendo en la permanencia de las poblaciones de estos depredadores en los relictos boscosos. Por ejemplo, en el árbol *Bahuinia pauletia* (Caesalpinaceae), otra leguminosa del bosque seco, la intensidad de depredación de semillas estaba relacionada con el tamaño del remanente y en parches de vegetación aislados y rodeados por pastos los depredadores parecen haber sido eliminados (Janzen 1978). Esta diferencia en el grado de depredación de las semillas indica que la progenie de árboles en

ambas condiciones están siendo sometidas a una presión selectiva de depredación de diferente intensidad, la cual podría influir en la susceptibilidad futura de las poblaciones en cuanto a su resistencia a ser depredadas por este tipo de insectos.

Los estudios que han evaluado el efecto de la fragmentación sobre la polinización y producción de semillas se han basado en la observación de visitación de polinizadores y han determinado que el grado de polinización natural es menor en fragmentos pequeños y aislados, como consecuencia de una menor diversidad de agentes polinizadores en los remanentes, y que por consiguiente la producción de semillas es menor en poblaciones pequeñas (Sih y Baltus 1987, Spears 1987, Jennersten 1988, Lamont *et al.* 1994). Sin embargo, estos estudios no evaluaron la deposición natural de polen o el número de tubos polínicos en los estilos. En los pocos intentos por evaluar este fenómeno en ecosistemas tropicales los resultados han sido confusos. Por ejemplo, Murcia y Arango (Murcia 1996) trabajaron en los Andes Colombianos y no encontraron un efecto del tamaño de los remanentes (10-19 ha, 75 ha, 300 ha y 700 ha) sobre la polinización de 14 especies. Aizen y Feisinger (1994) estudiaron el fenómeno en el Chaco serrano de Argentina (un ecosistema subtropical) y encontraron que en una comunidad de 16 especies de plantas con diferentes sistemas de cruzamiento y formas de vida, nueve mostraron reducción de los niveles de polinización en relación a la disminución del tamaño del hábitat, y en tres de 14 especies la producción de semillas mostró una reducción en fragmentos pequeños (<1 ha). Sin embargo, este estudio no logra determinar si la fragmentación tuvo un efecto particular sobre plantas con un sistema de apareamiento o forma de vida particular. La falta de consistencia en el efecto de la fragmentación sobre la polinización y producción de semillas en el estudio de Aizen y Feisinger (1994) puede deberse al grado de aislamiento de los

remanentes utilizados y no precisamente con su tamaño, ya que en los sitios utilizados como réplicas no se controló la distancia entre los fragmentos estudiados y el bosque continuo.

En conclusión, este estudio muestra que la fragmentación de las poblaciones naturales de *S. saman* afecta en cierto grado la polinización natural y producción de semillas por fruto. Los árboles en pequeños remanentes (<1 ha) o aislados tienen menos tubos polínicos en sus estilos y desarrollan frutos con un menor número de semillas, y contrariamente, sufren menor depredación de sus semillas. Estudios posteriores evalúan el efecto de la fragmentación sobre la diversidad genética y el vigor de la progenie de *S. saman*, con el fin de determinar la viabilidad y futura permanencia de las poblaciones de árboles en hábitats fragmentados (Cap. 2).

Los resultados de este estudio tienen importantes implicaciones en cuanto al manejo y conservación de los bosque tropicales. En Costa Rica la explotación de los bosques naturales se realiza fragmentando el bosque bajo el amparo de "Planes de Manejo Forestal" avalados por el gobierno y basados en la tala selectiva de especies maderables. Estos planes de manejo no toman en cuenta aspectos reproductivos de las especies de árboles que se van a explotar, tales como el sistema de apareamiento, la expresión sexual, el tipo de polinizadores y dispersores, etc., ignorándose por completo el efecto de esta fragmentación del bosque sobre el éxito reproductivo de las especies.

Hasta el momento, este es uno de los primeros estudios que evalúan el efecto de la fragmentación de bosques en ecosistemas como el Bosque Tropical Seco, donde la mayoría de árboles son hermafroditas y auto-incompatibles como *S. saman* (Bawa y Opler 1975,

Bawa *et al.* 1985, Bullock 1985). Por lo que la reducción y fragmentación de este tipo de bosque puede tener un impacto fuerte sobre el éxito reproductivo de la mayoría de especies de árboles que requieren polinización cruzada obligatoria.

- LITERATURA CITADA -

AIZEN, M. A. y P. FEISINGER. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351.

ALDRICH, P. R. y J. L. HAMRICK. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281 (3 July): 103-105.

ARROYO, M. T. K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25 (5/6): 543-548.

BARNEBY, R. C. y J. W. GRIMES. 1996. Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring. A generic system for the synandrus Mimosaceae of the Americas. Part I. Abarema, Albizia, and Allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Volumen 74, Part I.

BAWA, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.

BAWA, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand Journal of Botany* 17: 521-524.

BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.

- BAWA, K. S. y P. A. OPLER. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-169.
- BAWA, K. S., D. R. PERRY y J. H. BEACH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72 (3): 331-345.
- BOZA, M. A. 1993. Conservation in action: past, present, and future of the National Park System of Costa Rica. *Conservation Biology* 7 (2): 239-247.
- BULLOCK, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- BUTTERFIELD, R. P. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. *En: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. U.S.A.*
- DIRZO, R. y A. MIRANDA. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *En: P. W. Price, T. W. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson, editores. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley, New York, U.S.A.*
- FRANKIE, G. W. 1996. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. *En: J. Burley y B.T. Styles, editores. Tropical trees, variation, breeding and conservation. Linnean Soc. Symp. Series #2. Academic Press.*
- HABER, W. A. y H. W. FRANKIE. 1989. A tropical Hawkmoths community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* 21 (2): 155-172.



HAMRICK, J. L. 1993. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations. Implications for the conservation of genetic resources. Proceedings IUFRO Conference of Tropical Trees.

HAMRICK, J. L. y D. A. MURAWSKI. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology* 5: 157-165.

HARRIS, L. D. 1984. *The Fragmented Forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.

HARRISON, S. 1991. Population growth, land use and deforestation in Costa Rica, 1950-1984. *Interciencia* 16 (2): 83-93.

HESCHEL, M. S. y K. N. PAIGE. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9 (1): 126-133.

HOLDRIDGE, L. R. 1969. *Life Zone Ecology*. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.

HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. *En*: S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (editores). *Tropical Rain Forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford.

JANZEN, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23 (1): 1-27.

JANZEN, D. H. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids. *Principes* 15: 89-101.

- JANZEN, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- JANZEN, D. H. 1977. Intensity of predation of *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchus columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Tropical Ecology* 18: 162-176.
- JANZEN, D. H. 1978. Reduction of seed predation on *Bahinia pauletia* (Leguminosae) through habitat destruction in a Costa Rican deciduous forest. *Brenesia* 14/15: 325-336.
- JANZEN, D. H. 1982. Cenizero tree (Leguminosae; *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *American Journal of Botany* 69: 1269-1276.
- JANZEN, D. H. 1986. The external threat. *En*: M. E. Soulé, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. U.S.A.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical Dry Forests: the most endangered mayor tropical ecosystem. *En*: E. O. Wilson, editor. *Biodiversity*. National Academy Press.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2 (4): 359-366.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- KAPOS, V., E. WANDELLI, J. L. CAMARGO y G. GANADE. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *En*: W. F. Lawrence y O. Bierregaard, Jr., editores. *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. Chicago. U.S.A.

- KATZMAN, M. T. y W. G. CALE. 1990. Tropical forest preservation using economic incentives. *Biotropica* 40: 827-833.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- KRESS, W. J. y J. H. BEACH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *En*: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, editores. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. U.S.A.
- LAMONT, B. B., P. G. L. KLINKHAMER y E. T. F. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, Jr., A. B. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN, Jr., A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART y M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. *En*: M.E. Soulé, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. U.S.A.
- MABBERLEY, D. J. 1992. *Tropical Rain Forest*. 2nd. edition. Chapman y Hall, New York, U.S.A.
- MARTIN, F. M. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 436-437.
- MENGES, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5 (2): 158-184.
- MULCAHY, D. L. 1979. The rise of angiosperms: a genecological factor. *Science* 206: 20-23.

- MULCAHY, D. L. y G. B. MULCAHY. 1975. The influence of gametophytic competition on sporophytic quality in *Dianthus chinensis*. *Theoretical and Applied Genetics* 46: 277-280.
- MURAWSKI, D. A. y J. L. HAMRICK. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24: 99-101.
- MURCIA, C. 1996. Forest Fragmentation and the Pollination of Neotropical Plants. *En: J. Schelhas y R. Greenberg, editores. Forest Patches in Tropical Landscapes. Island Press. Washington, U.S.A.*
- MYERS, N. 1980. *Conversion of Tropical Moist Forests. National Academy of Sciences, Washington, DC. U.S.A.*
- NASON, J. D. y J. L. HAMRICK. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264-276.
- O'MALLEY, D. M. y K. S. BAWA. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74: 1143-1149.
- POWELL, H. A. y G. POWELL. 1987. Population dynamics of male Euglossine bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 19 (2): 176-179.
- QUESADA, M., J. A. WINDSOR y A. G. STEPHENSON. 1993. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *The American Naturalist* 142 (4): 694-706.

- RAIJMANN, L. E., N. C. VAN LEEUWEN, R. KERSTEN, J. G. B. OOSTERMEIJER, H. C. M. DEN NIJS y S. B. J. MENKEN. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8 (4): 1014-1026.
- SADER, S. A. y A. T. JOYCE. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotropica* 20: 11-19.
- SANCHEZ-AZOFEIFA, J. A. 1996. Assessing Land Use / Cover Change in Costa Rica. Ph. D. Dissertation. University of New Hampshire. U.S.A.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SIH, A. y BALTUS, M. S. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68 (6): 1679-1690.
- SOULE, M.E. 1990. Introduction. *En*: M. E. Soulé, editor. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. Cambridge. U.K.
- SPEARS, E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- STEPHENSON, A. G., J. A. WINSOR y L. E. DAVIS. 1986. Effects of pollen load size on fruit maturation and sporophyte quality in zucchini.. *En*: D. L. Mulcahy y E.M. Ottaviano, editores. *Biotechnology and Ecology of Pollen*. Springer - Berlin.
- UHL, C. y R. BUSCHBACHER. 1985. A disturbing synergism between cattle ranch burning practices and selective tree harvesting in the Eastern Amazon. *Biotropica* 17: 265-268.

WHITMORE, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *En:* W. E. Laurance y R. O. Bierregaard, Jr., editores. Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.

ZAMORA, N. 1991. Tratamiento de la familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. *Brenesia* 36: 63-149.

ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice Hall, Inc. U.S.A.

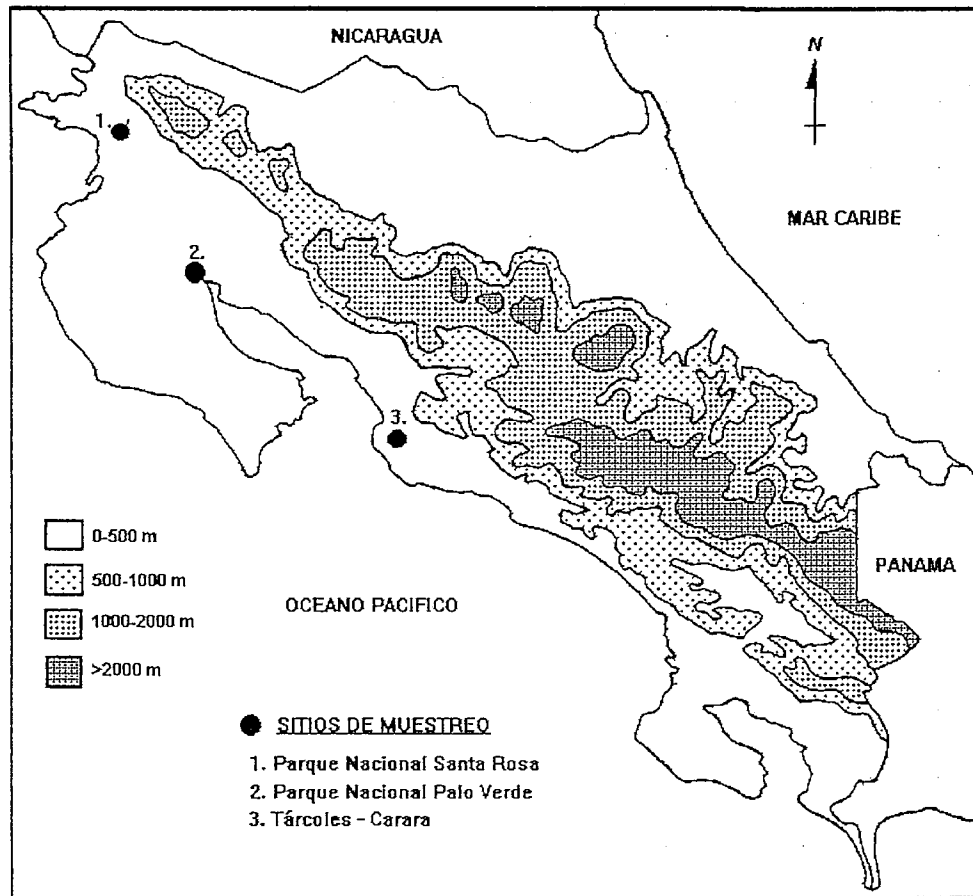


FIGURA 1.1 -- Ubicación de los sitios de muestreo de árboles en poblaciones continuas de *Samanea saman* (Mimosaceae) en Costa Rica.

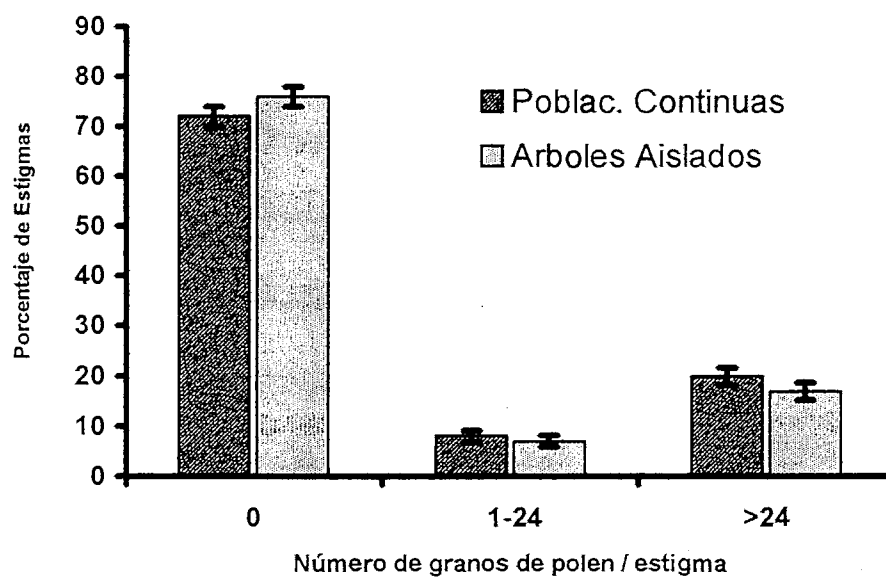
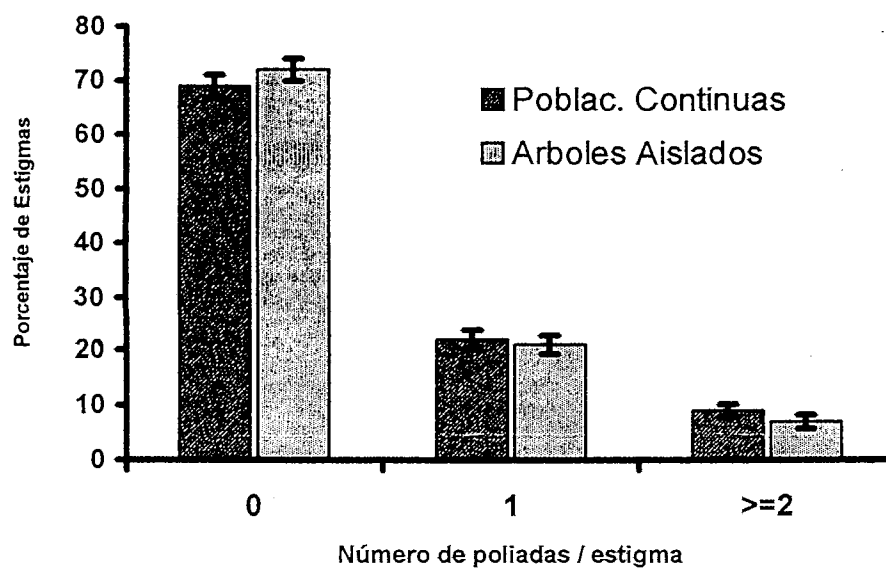


FIGURA 1.2 -- Porcentaje por tratamiento (árboles de poblaciones continuas versus árboles aislados) de poliadas y granos de polen en los estigmas de *Samanea saman*.



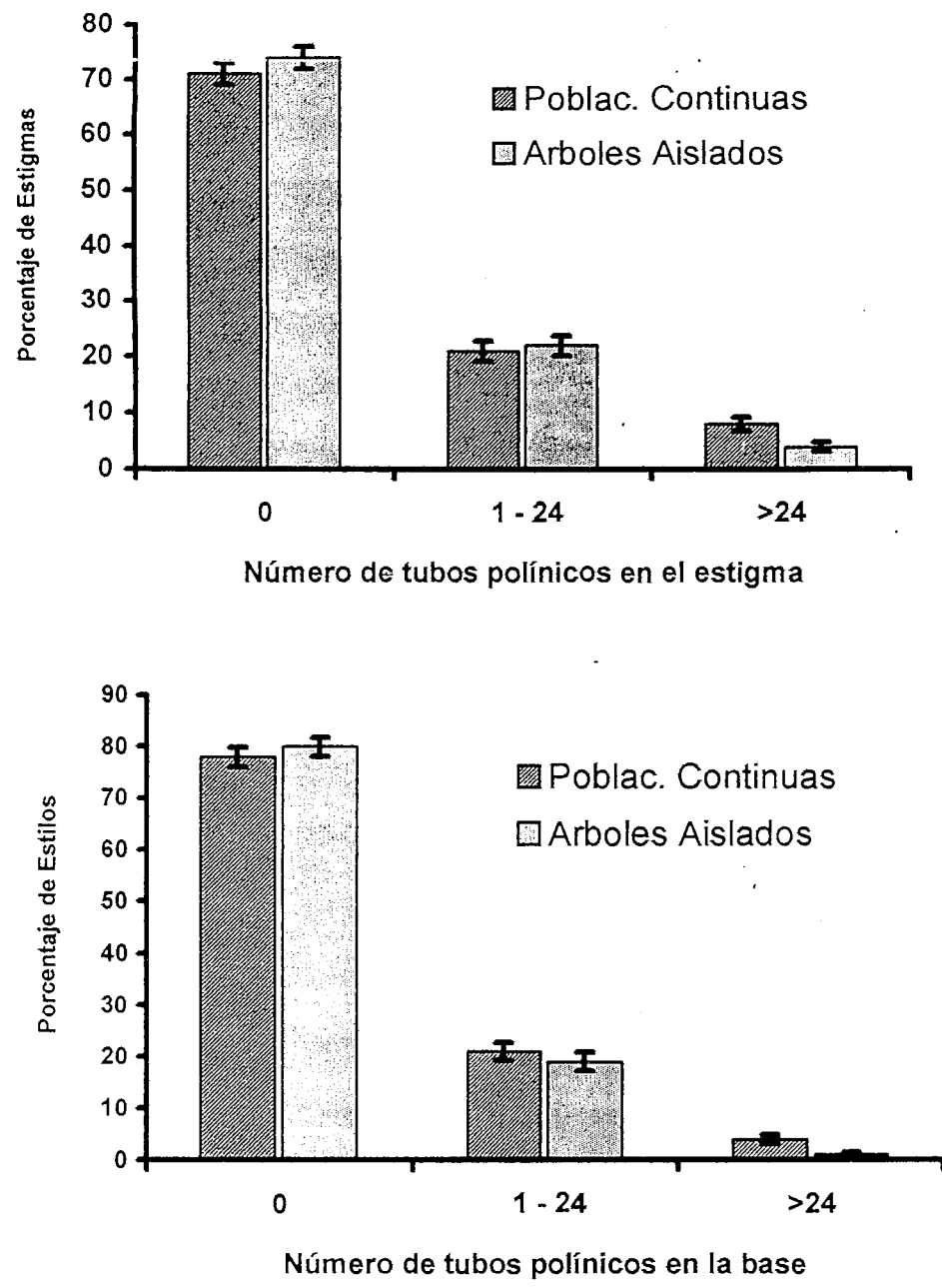
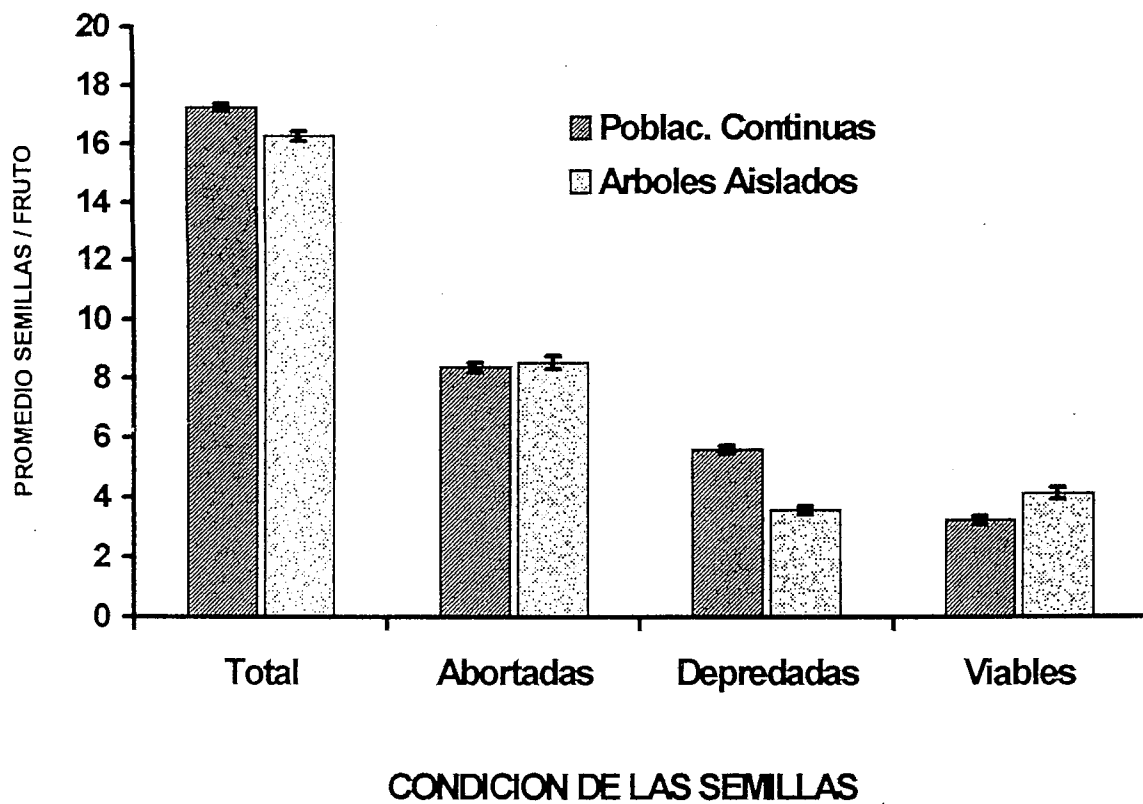


FIGURA 1.3 -- Porcentaje por tratamiento (árboles de poblaciones continuas versus árboles aislados) de tubos polínicos presentes en el estigma y en la base del estilo en *Samanea saman*.



**FIGURA 1.4** -- Valores promedio y error estandar por tratamiento (árboles de bosque continuo versus árboles aislados) de los parámetros asociados a la producción de semillas por fruto.

## - CAPITULO 2 -

### EFFECTO DE LA FRAGMENTACION DEL BOSQUE SECO SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE *SAMANEA SAMAN* (MIMOSACEAE):

#### II. Diversidad Genética y Vigor de la Progenie

##### **Resumen:**

La fragmentación y reducción de las poblaciones naturales de plantas puede afectar la diversidad genética de las especies. El aislamiento de las poblaciones puede influir en el flujo genético entre los fragmentos y producir a largo plazo una diferenciación genética entre ellos. Además, la pérdida de variabilidad genética, por factores asociados a endogamia y deriva génica, puede afectar el desempeño de la progenie y amenazar la viabilidad de las poblaciones a largo plazo. Pocos estudios han evaluado el efecto de la fragmentación sobre parámetros asociados a la diversidad genética y vigor de la progenie en árboles tropicales. En este estudio se pretende determinar el efecto de la fragmentación de los bosques sobre parámetros asociados a la variabilidad genética y el desarrollo inicial de la progenie del árbol *Samanea saman*, en el bosque seco de Costa Rica. Se utilizaron dos tratamientos principales: árboles en poblaciones continuas y árboles aislados o en pequeños remanentes (< 1 ha). Los resultados indican que la fragmentación no ha afectado el grado promedio de variabilidad genética de la progenie de árboles aislados o en pequeños fragmentos con respecto a las poblaciones continuas. Además, en ambos tratamientos se determinó cerca de un 100% de exo-cruzamiento y el coeficiente de correlación de parentesco de la progenie fue aparentemente mayor en árboles de poblaciones continuas. En cuanto a los parámetros de vigor se encontró que la fragmentación afectó negativamente el porcentaje de germinación, el desarrollo de área foliar y la biomasa seca acumulada de la progenie de árboles aislados. Estos resultados tienen importantes implicaciones en cuanto al manejo y conservación de poblaciones de árboles en pequeñas reservas, y en cuanto a la explotación comercial del bosque tropical.

## - INTRODUCCION -

La deforestación tropical a escala mundial ha provocado la reducción y desaparición de ciertos tipos de vegetación tropical que en la actualidad se encuentran muy pobremente representados (Myers 1980, Uhl y Buschbacher 1985, Withmore 1997). Un ejemplo de esta situación está representado por el Bosque Tropical Seco de Mesoamérica que posee solamente un 0.09% de su cobertura original, convirtiéndose en uno de los ecosistemas tropicales más reducidos y amenazados en el mundo (Janzen 1988). En el presente, la mayoría de ecosistemas tropicales están conformados por remanentes de bosques, sujetos a procesos continuos de fragmentación y aislamiento que ponen en peligro de extinción las poblaciones de muchas especies de árboles tropicales. Varios autores sugieren que las poblaciones reducidas bajo cierto tamaño se vuelven vulnerables a procesos demográficos aleatorios y aumenta el riesgo de reducción de su variación genética debido a factores asociados a deriva génica y a endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987, Barret y Kohm 1991, Menges 1991, Ellstrand y Elam 1993).

La variación genética de una especie esta determinada por factores ecológicos asociados a su forma de vida, su expresión sexual, su sistema de apareamiento y a la forma de dispersión de sus propágulos (Loveless y Hamrick 1984, Hamrick *et al.* 1992, Nason *et al.* 1997). La fragmentación y reducción de los bosques puede afectar tales factores ecológicos de las especies y alterar la estructura genética de las poblaciones en los remanentes. Se predice que en los relictos boscosos la cantidad de genotipos disponibles será menor que en las poblaciones del bosque original y, por lo tanto, la probabilidad de

apareamiento entre individuos genéticamente emparentados podría aumentar y reducir la variabilidad genética de la progenie. Además, el patrón de flujo de polen dentro y entre los fragmentos puede ser alterado provocando deficiencias en el proceso de polinización de las plantas. Se ha demostrado que en hábitats fragmentados el comportamiento y la composición de las comunidades de insectos polinizadores son alteradas con respecto al bosque original (Sih y Baltus 1987, Spears 1987, Lovejoy *et al.* 1986, Powell y Powell 1987, Jennersten 1988, Menges 1991, Aizen y Feisinger 1994). La modificación en el flujo de polen puede afectar el movimiento de gametos entre fragmentos, produciendo a largo plazo independencia genética entre ellos y en generaciones sucesivas reducirá la variación genética dentro de los relictos (Nason *et al.* 1997). Sin embargo, el efecto final de la fragmentación depende de factores asociados al tipo de remanentes, es decir, su composición de especies, su tamaño y forma, la presencia de otros fragmentos o bosques de mayor tamaño en el área y a la distancia a que se encuentre de éstos.

El enfoque clásico en la literatura en cuanto a la variabilidad genética o heterocigosidad es que bajos niveles de esta se han relacionado con características negativas de crecimiento y reproducción en los organismos (Mitton y Grant 1984) y que la pérdida de heterocigosidad puede afectar a largo plazo el éxito reproductivo de las poblaciones en los remanentes boscosos, al reducir la capacidad de respuesta de las poblaciones pequeñas a eventos estocásticos ambientales asociados a cambios en el ambiente físico, presencia de patógenos y herbívoros, y a estocacidad demográfica (Lovejoy *et al.* 1986, Huenneke 1991, Saunders *et al.* 1991). No obstante, el aumento de la heterocigosidad podría aumentar también la cantidad de alelos deletorios en el “pool” génico de la población.

La mayoría de estudios que han evaluado el efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de plantas se han concentrado en analizar el fenómeno durante las primeras etapas del proceso de reproducción, es decir, la polinización, y la producción de frutos y semillas (Sih y Baltus 1987, Spears 1987, Jennersten 1988, Menges 1991, Aizen y Feisinger 1994, Murcia 1996, Cap. 1). Sin embargo, pocos estudios han evaluado la calidad de la progenie producida en términos de su variabilidad genética y su probabilidad de germinación y desarrollo inicial. Estos estudios se han realizado principalmente en zonas templadas y con especies de plantas herbáceas (Menges 1991, Rajjmann *et al.* 1994, Heschel y Paige 1995), y con unas pocas especies de árboles (Foré *et al.* 1992, Young *et al.* 1993, Young y Merriam 1994). Para las especies de árboles en el trópico sólo se conocen algunos estudios (eg. Nason *et al.* 1997, Aldrich y Hamrick 1998).

Los árboles tropicales poseen características reproductivas que los hacen mayormente vulnerables a factores genéticos asociados con el proceso de fragmentación y la reducción en el tamaño de sus poblaciones. La mayoría de especies arbóreas ocurren en bajas densidades (Hubbell y Foster 1983), son mayormente auto-incompatibles en sus sistemas de apareamiento y tienen altas tasas de exo-cruzamiento (e.g., Bawa 1974, 1979, Bawa *et al.* 1985a, O'Malley y Bawa 1987, Hamrick y Murawski 1990, Murawski y Hamrick 1991, Hamrick 1993, Kress y Beach 1994, Stacy *et al.* 1996). Además, la mayoría de ellos depende de interacciones con animales para el transporte efectivo de polen (e.g., Bawa *et al.* 1985b, Bawa 1990, Frankie 1996). Estas características hacen que las poblaciones de árboles tropicales sean más vulnerables a cambios en su estructura genética por endogamia o deriva genética.

Actualmente, la mayoría de estudios sobre los sistemas de apareamiento en árboles tropicales hace uso de marcadores genéticos lo que ha contribuido a mejorar el conocimiento sobre el efecto de la fragmentación (ie. Hamrick 1989, Hamrick y Loveless 1989, Hamrick y Murawski 1990, Nason *et al.* 1997, Nason y Hamrick 1997, Aldrich y Hamrick 1998).

El objetivo principal de esta investigación es determinar el efecto de la fragmentación del Bosque Tropical Seco sobre el éxito reproductivo de poblaciones naturales de una especie de árbol maderable - *Samanea saman* (Jacq.) Merrill -, en términos de la variabilidad genética de su progenie, sistema de apareamiento y el desarrollo inicial de las plántulas .

## - MATERIALES Y METODOS -

### **Especie de Interés --**

*Samanea saman* (Jacq.) Merrill (= *Pithecellobium saman* (Jacq.) Benth.) es una leguminosa arborescente de la familia Mimosaceae. Esta especie es de origen Neotropical y su distribución natural abarca desde el sur de México hasta el norte de Suramérica (Perú, Bolivia y Brasil), incluyendo las Antillas (Barneby y Grimes 1996). Se encuentra naturalmente en bosques estacionales secos, caducifolios o semicaducifolios, así como en zonas más húmedas, principalmente bajo 450 m de altitud y fuera de su distribución natural se ha plantado como ornamental (ej. Hawaii y Trópicos del Viejo Mundo) (Barneby y Grimes 1996). En Costa Rica se localiza con mayor frecuencia en las tierras bajas de la

costa pacífica (0 - 1.200 m de altitud) (Zamora 1991), principalmente en las llanuras al noroeste del país en las provincias de Guanacaste y Puntarenas. Entre los nombres comunes que recibe en nuestro país están: "Cenízaro", "Cenicero" o "Genízaro".

La floración del "cenízaro" ocurre hacia el final de la estación seca (marzo y abril) y un sólo individuo produce miles de flores en cada episodio reproductivo. Las flores forman inflorescencias glomerulares, los largos estambres de color rojizo y blanco en la base son las estructuras atractivas de la flor. La antesis es nocturna y al parecer la polinización es realizada por mariposas nocturnas de la familia Sphingidae (Haber y Frankie 1989). Reproductivamente, la especie se informa como auto-incompatible (Bawa 1974). Luego de fertilizada la flor el ovario se desarrolla levemente y los frutos inmaduros permanecen de forma latente durante la estación lluviosa, completando su desarrollo y maduración en la estación seca siguiente, justo antes de iniciarse la siguiente floración (Janzen 1982). En condiciones naturales, las semillas dentro de los frutos son atacadas por dos especies de coleópteros de la familia Bruchidae (*Merobruchus columbinus* y *Stator limbatus*) (Janzen 1977).

#### **Area de Estudio --**

Las poblaciones de estudio de *S. saman* se localizaron al noroeste de la costa pacífica de Costa Rica, en las provincias de Guanacaste y Puntarenas. Esta región corresponde al Bosque Tropical Seco según el sistema de clasificación de la vegetación por Zonas de Vida propuesto por L. Holdridge (1969). A nivel mundial los Bosques Tropicales Secos constituyen uno de los ecosistemas más reducidos y amenazados, y Costa Rica no es



la excepción. En la actualidad, solamente el 0.09% del bosque seco original está presente en Mesoamérica y en Costa Rica se encuentra en unos pocos parches aislados y en dos parques nacionales que incluyen menos del 2% del territorio nacional (Janzen 1988). Para 1991, se estimó que la cobertura del bosque seco era de tan sólo 0,10 % del área total de dicha zona de vida en el país (Sánchez-Azofeifa 1996).

Luego de la deforestación de la zona que ocupa el Bosque Tropical Seco en Costa Rica, como resultado de la expansión ganadera y el desarrollo de asentamientos humanos desde mediados del presente siglo (Sader y Joyce 1988), muchos árboles de "Cenízaro" fueron dejados en las tierras dedicadas al pastoreo para dar sombra y alimento al ganado, ya sea solitarios o en pequeños relictos boscosos, por lo que constituyen elementos de antiguos bosques continuos y actualmente reflejan el resultado de la fragmentación de este tipo de ecosistema.

### **Tratamientos de Estudio --**

Para determinar el efecto de la fragmentación y la reducción de las poblaciones de *S. saman* sobre su éxito reproductivo, los árboles de estudio se seleccionaron de acuerdo a la densidad del bosque presente y se clasificaron en dos tratamientos que, para efecto de análisis, se denominaron: (1)- árboles en "*poblaciones continuas*", condición que refleja el estado previo a la fragmentación y está conformada por aquellos individuos adultos que están creciendo en grupos de diez o más con-específicos cercanos y (2)- árboles en "*condición aislada*", los cuales representan el estado de fragmentación actual de las poblaciones, e incluye aquellos árboles adultos creciendo en pequeños remanentes boscosos

(<1 ha) o que están aislados y separados de otro con-específico por una distancia no menor de 500 metros. La mayoría de estos árboles aislados se localizan en áreas donde el paisaje que los rodea corresponde a terrenos agrícolas o pastos.

La "condición aislada" en este tipo de estudios es difícil de mantener de una forma estricta debido a la gran heterogeneidad en la composición florística, el tamaño y la distribución en el paisaje de los remanentes boscosos. Situaciones como la distancia de separación entre la condición aislada y otros remanentes es una variable que no se puede controlar fácilmente, así como en ocasiones se desconoce de la existencia de algún con-específico en estos remanentes próximos.

Los árboles de poblaciones continuas se seleccionaron de dos poblaciones en la costa pacífica de Costa Rica: Parque Nacional Santa Rosa, en alrededores de la "Casona" (84° 37' 24" O – 9° 45' 33" N, 200--250 m de altitud); y la zona de Tárcoles-Carara, cerca de la entrada al pueblo de Tárcoles y en el bosque del Hotel Villa Lapas que colinda con el bosque de la Reserva Biológica Carara (85° 36' 49" O – 10° 50' 03" N, 5--20 m de altitud). Similarmente, los individuos en condición aislada se eligieron de sitios circundantes a las poblaciones continuas o situados entre éstas, principalmente, se localizaron a lo largo de la Carretera Interamericana, entre Puntarenas y el Parque Nacional Santa Rosa; y en los alrededores de los pueblos de Jacó y Tárcoles.

## **Análisis de Parámetros Genéticos --**

Para determinar el efecto de la fragmentación sobre diferentes parámetros genéticos de la progenie de árboles en poblaciones continuas y árboles aislados de *S. saman* se utilizó la técnica de electroforesis en gel de almidón a partir de extractos de proteínas de plántulas.

Las semillas se obtuvieron durante la estación seca (marzo – abril) de 1997, a partir de frutos recolectados bajo la copa de los árboles maternos. Entre 10 a 15 frutos se consideraron por individuo y 10 árboles por tratamiento (Tárcoles: 4 continuos, 3 aislados; Santa Rosa: 6 continuos, 7 aislados). Las semillas fueron llevadas al laboratorio donde fueron germinadas en cajas de Petri para el análisis electroforético posterior. Cada semilla fue escarificada previamente utilizando una lima o papel lija para acelerar su germinación.

Generalmente, en *S. saman* las semillas provenientes de un mismo fruto comparten idéntico origen paterno debido a que la gran mayoría de las flores reciben una sola políada sobre su estigma (Cap. 1), por esta razón se utilizó una semilla por fruto para el análisis electroforético.

Durante la fase del análisis de electroforesis el trabajo de laboratorio fue realizado por el Dr. Oscar Rocha y el personal técnico a su cargo, en el “Laboratorio de Taxonomía Molecular” de la Escuela de Biología. Los protocolos para este análisis fueron adaptados con anterioridad por el Dr. Rocha y su personal, y corresponden en forma general a los descritos en Soltis y Soltis (1989).

Para la extracción de las isoenzimas se utilizaron los tejidos del hipocotilo cuando este alcanzó una longitud de al menos 2 cm, aproximadamente diez días después de la germinación. Este tejido se maceró utilizando un amortiguador compuesto de Tris-HCL (50 mM), Sucrosa (5%) y Mercaptoetanol (14 mM) (Soltis y Soltis 1989), con un pH de 7.5. El tejido macerado más el amortiguador se centrifugó durante 15 minutos a 15.000 rpm y el sobrenadante se utilizó para las pruebas electroforéticas en gel de almidón. Durante la corrida de los extractos enzimáticos en la electroforésis se utilizó un amortiguador de Histidina-Citrato (Soltis y Soltis 1989).

Los siguientes sistemas enzimáticos fueron ensayados: Aconitato hidratasa (ACO), Alcohol deshidrogenasa (ADH), Aspartato amino-transferasa (AAT), Diaforasa (DIA), Esterasa (EST), Fosfogluco-dehidrogenasa (PGD), Fosfogluco-isomerasa (PGI), Fosfogluco-mutasa (PGM), Isocitrato deshidrogenasa (ICD), Leucina aminopeptidasa (LAP).

Los parámetros genéticos calculados para la progenie de cada tratamiento son los siguientes: (1). la frecuencias alélicas de diferentes loci en la población del polen, (2). la heterocigosidad promedio de las poblaciones de polen en cada tratamiento utilizando los loci polimórficos, (3). la tasa de exocruzamiento, y (4). la correlación de parentesco de la progenie, que indica el grado de relación genética parental entre dos semillas del mismo árbol materno. Para los cálculos anteriores se utilizó el programa MLTR (Multilocus Mating System Program) desarrollado por Ritland (1996). La desviación estandar se estimó con el método "Bootstrapping" realizando 100 repeticiones.

### **Análisis de los Parámetros de Vigor de la Progenie --**

Para determinar el efecto de la fragmentación sobre la germinación y desarrollo inicial de la progenie en *S. saman* se recolectó una muestra de semillas de diferentes frutos provenientes de un total de 24 árboles (14 de poblaciones continuas y 10 de árboles aislados), seleccionados del Parque Nacional Santa Rosa (6 continuos, 7 aislados), y de la región del Tárcoles-Carara (8 continuos, 3 aislados). En este experimento se utilizaron semillas recolectadas durante el mismo período y de los mismos árboles utilizados en el análisis anterior de los parámetros genéticos, lo cual permite comparar los resultados entre ambos experimentos.

La muestra de frutos se llevó al laboratorio donde se extrajeron las semillas y a cada semilla viable se le midió el peso en una balanza analítica digital. Cada semilla fue identificada según su procedencia por tratamiento, árbol y fruto, posteriormente fueron llevadas a un invernadero para ser sembradas. La prueba de germinación y desarrollo de las plántulas se llevó a cabo bajo condiciones ambientales propias del mes de mayo a julio de 1998, período en el cual las semillas germinan en condiciones naturales, en las instalaciones de la Fundación Pro-Zoológico, ubicada en el cantón de Santa Ana, en San José (800 m.s.n.m.); dicha zona comparte condiciones climáticas similares a las existentes en el área de distribución natural de *S. saman*.

Para la siembra de las semillas se utilizó un diseño de bloques aleatorizados. Cada una se colocó separadamente en una bolsa negra de vivero de 5 x 8 pulgadas de tamaño que contenía tierra orgánica. Cada semilla fue previamente escarificada raspando ligeramente la

cubierta seminal con papel lija, con el propósito de acelerar la germinación. Luego se colocaron sobre la tierra cubriéndola superficialmente con ésta para evitar que el agua de lluvia las removiera de la bolsa. Diariamente se revisaron para anotar el día de germinación, el cual se consideró como el momento en que se rompió la cubierta seminal y se observaba la emergencia del hipocótilo.

Posterior a la germinación se determinó el tiempo requerido para la aparición y expansión de la primera hoja, y 45 días después de la germinación se procedió a extraer la plántula para determinar los siguientes parámetros de desarrollo: (1.) altura (cm), (2.) número de hojas, (3.) área foliar promedio (cm<sup>2</sup>), utilizando un medidor de área foliar modelo LI-3100 Leaf-areameter (Li-cor, Inc., Lincoln, Nebraska, USA), (4.) número de nódulos desarrollados en la raíz por bacterias del género *Rhizobium*, y (5.) materia seca acumulada (g) en la parte radical como en la parte aérea de la planta, para esto último se procedió a secar las plántulas en una estufa a 60 °C durante 48 horas y luego se pesaron en una balanza analítica digital.

## - RESULTADOS -

### **Parámetros Genéticos --**

En el análisis electroforético de los extractos proteínicos de la progenie de *S. saman*, por medio de la técnica de electroforesis en gel de almidón, se obtuvieron cuatro loci polimórficos que mostraron buena resolución: EST, ICD, PGD y PGM, cada uno de ellos

con dos alelos. Los otros sistemas fueron monomórficos o en su mayor parte no se pudieron visualizar fácilmente con las técnicas aplicadas, por lo que su interpretación no fue posible.

Inicialmente, para este análisis se utilizó un total de 212 semillas provenientes de 20 árboles maternos (10 individuos por tratamiento). Sin embargo, debido a la pérdida de estabilidad enzimática de algunas extracciones de proteínas no siempre fue posible utilizar el total de semillas iniciales, por lo que en el tratamiento de árboles en poblaciones continuas se utilizaron diez individuos para la EST, y nueve para el resto de sistemas enzimáticos. Las frecuencias alélicas calculadas del polen fueron similares entre la progenie de poblaciones continuas y árboles aislados para los loci estudiados (Cuadro 2.1). No se observó un efecto de la fragmentación sobre la heterocigosidad promedio del polen, tanto a nivel promedio entre los tratamientos, como en la heterocigosidad promedio por árbol dentro de los tratamientos (Cuadro 2.1).

Los valores obtenidos para la tasa de exocruzamiento fueron altos y similares entre los árboles de poblaciones continuas y árboles aislados (Cuadro 2.1). Sin embargo, la magnitud de la desviación estándar en los estimados para ambos tratamientos no permite determinar con precisión la existencia de diferencias entre ambas estimativas. A pesar de lo anterior, los altos valores obtenidos indican que *S. saman* es exógamo en su sistema de apareamiento y que la autogamia no es efectiva debido al sistema de auto-incompatible presente en la especie. Además que, el grado de aislamiento de los individuos no altera este comportamiento reproductivo.

El coeficiente de correlación de paternidad, o probabilidad de que dos semillas de un árbol materno provengan del mismo árbol paterno, fue similar entre ambos tratamientos (Cuadro 2.1). Aunque la diferencia no es significativa debido al alto valor de la desviación estandar, la tendencia observada al respecto es que en árboles de poblaciones continuas la probabilidad de producir semillas relacionadas genéticamente, ya sea por provenir de un mismo individuo o de individuos genéticamente muy emparentados, es mayor que en los árboles aislados cuya progenie parece tener una procedencia más diversa.

### **Parámetros de Vigor de la Progenie –**

El análisis que evalúa el efecto de la fragmentación sobre los parámetros de vigor de la progenie utilizó una prueba de Análisis de Varianza Anidado de bloques, con covariable (proc. GLM) (SAS 1990). En el modelo de este análisis se consideró el tratamiento (poblaciones continuas versus árboles en condición aislada) como una fuente de variación y la identidad de cada árbol madre como factor aleatorio anidado dentro de cada tratamiento; además se incluyó como covariable el peso de las semillas. Se incluye el invernadero como bloque, ya que debido a problemas de disponibilidad de espacio dentro de un sólo invernadero se utilizaron tres invernaderos contiguos entre sí.

En este experimento sólo 1.181 plantas de las 1.960 semillas sembradas inicialmente se desarrollaron hasta los 45 días que duró el mismo. El análisis estadístico de estas 1.181 plantas indica un efecto significativo del tratamiento sobre el área foliar de las plántulas, así como de la biomasa aérea acumulada (Cuadro 2.2). Existe un efecto marginal de la fragmentación sobre la biomasa radical acumulada. Además, se detectó un efecto



significativo del árbol madre, del peso de las semillas y de los invernaderos sobre todos los parámetros de vigor analizados (Cuadro 2.2). En cuanto a los días para germinar, días para emergencia de la primera hoja, la altura de las plántulas, el número de hojas y el número de nódulos en la raíz no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 2.2).

Las plántulas provenientes de árboles en bosques continuos desarrollaron una mayor área foliar que las plántulas provenientes de árboles aislados (62.9 cm<sup>2</sup> versus 56.4 cm<sup>2</sup>, respectivamente) (Figura 2.1). La biomasa radical y aérea acumulada es mayor en la progenie de árboles de bosque continuo (Figura 2.2).

En el análisis del porcentaje de germinación entre ambos tratamientos se consideraron los datos de 1.960 semillas, para la sobrevivencia a los siete días 1.407 plántulas y para la sobrevivencia a los 45 días un total de 1.181 plántulas. Se utilizó una Prueba “t” student (Zar 1996) para comparar ambos tratamientos. Los datos se transformaron por medio del arcosen de la raíz cuadrada del porcentaje y las repeticiones en cada tratamiento lo constituyeron los porcentajes por árbol para cada parámetro analizado.

El resultado del análisis anterior indica un efecto significativo de la fragmentación del bosque sobre la germinación ( $t = 2.09869$ , grados de libertad= 23,  $p = 0.04$ ). El porcentaje promedio de germinación de la progenie proveniente de árboles aislados o en pequeños remanentes boscosos es significativamente menor que el de árboles de poblaciones continuas (56.7% versus 72.3%, respectivamente). Para determinar la posible relación entre el peso de las semillas y la probabilidad de germinación se utilizó una prueba de Regresión

Logística no encontrándose una relación entre ambas variables a nivel de los tratamientos ( $R = 0.008509$ ,  $t(1.958) = 0.3744$ ,  $p = 0.708$ ).

La sobrevivencia de las plántulas no mostró diferencias significativas por efecto de la fragmentación del bosque ( $t = 0.69$ , grados de libertad = 23,  $p = 0.49$ ). No obstante, el patrón de sobrevivencia sigue la misma tendencia que el porcentaje de germinación, observándose una reducción de la sobrevivencia en la progenie de árboles aislados con respecto a los árboles de poblaciones continuas en las etapas consideradas (Figura 2.3).

## - DISCUSION -

La fragmentación del bosque parece no haber afectado la diversidad genética de la progenie de árboles de *S. saman* en condición aislada con respecto a la progenie de árboles en poblaciones continuas. Los valores de heterocigosidad promedio (H) del polen, tanto a nivel de los tratamiento como dentro de éstos, fueron similares entre sí (Cuadro 2.1). Aunque el cálculo de heterocigosidad se realizó considerando unicamente los loci polimórficos, los valores son similares a los informados para otras especies de árboles tropicales, entre ellos: *Schizolobium parahybum* (0.091), Papilionaceae; *Pseudobombax septenatum* (0.121), Bombacaceae; *Enterolobium schomburgkii* (0.122), Mimosaceae y *Ficus costaricana* (0.248), Moraceae (Hamrick 1989, Hamrick y Loveless 1989, Hamrick y Murawski 1991).

Los resultados obtenidos indican que no hay pérdida importante de la diversidad alélica en árboles aislados de *S. saman*, que pudiera ser producto de auto-fecundación o fertilización por pocos donantes de polen. Sin embargo, se debe tener presente que este parámetro contempla sólo cuatro loci enzimáticos y un tamaño muestral relativamente bajo.

En uno de los pocos trabajos que han evaluado la relación entre la variabilidad genética y el tamaño de las poblaciones en un hábitat fragmentado de la hierba *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae), Raijmann *et al.* (1994) no encontraron una relación significativa entre el tamaño de las poblaciones y su variabilidad genética promedio.

La tasa de exo-cruzamiento tanto para árboles de bosques continuos como para árboles aislados fueron altas y no difirieron significativamente entre sí (Cuadro 2.1). Los niveles de exo-cruzamiento encontrados para *S. saman* son similares a los informados para diferentes especies de árboles neotropicales (O' Malley y Bawa 1987, Moran *et al.* 1989, Murawski *et al.* 1990, Hamrick y Murawski 1991, Alvarez-Buylla y Garay 1994, Boshier *et al.* 1995, Stacy *et al.* 1996). Este resultado sugiere que los individuos de *S. saman* requieren polen externo para producir progenie y que el polen propio es rechazado debido a la presencia de un sistema de auto-incompatibilidad. Similar conclusión obtuvo Bawa (1974) mediante polinizaciones cruzadas manuales en donde los individuos de *S. saman* polinizados con polen propio no produjeron frutos.

En conjunto, los resultados obtenidos sobre la heterocigosidad promedio y la tasa de exocruzamiento de árboles de bosques continuos y árboles en condición aislada sugieren que la fragmentación no ha afectado el sistema de apareamiento de la especie, ni que

aparentemente se halla dado una reducción drástica en la cantidad de donadores de polen en ambas condiciones o un aumento en la endogamia, como en general predice la literatura. Complementariamente a esta conclusión, en el estudio de la polinización natural de *S. saman* en hábitats fragmentados (Cap. 1) se determinó que el nivel de deposición natural de polen sobre los estigmas de árboles aislados no fue afectado por la fragmentación del bosque. Lo anterior sugiere que, el grado de fragmentación y la distancia de aislamiento de los árboles en el presente diseño experimental parecen no afectar el movimiento de los polinizadores de la especie, que en el caso de *S. saman* son mariposas nocturnas de la familia Sphingidae (Haber y Frankie 1989), las cuales tienen la habilidad de desplazarse largas distancias, transportando grandes cantidades de polen en su actividades de forrajeo (Miller 1981, Haber y Frankie 1982).

Utilizando semillas provenientes de árboles de la misma muestra utilizada para el análisis genético discutido en los párrafos anteriores, se demuestra en este estudio que la progenie proveniente de árboles en poblaciones continuas de *S. saman* tiene una probabilidad mayor de germinar y mejor vigor inicial, en cuanto al desarrollo de área foliar y acumulación de biomasa (Cuadro 2.2), a pesar de no haberse encontrado diferencias significativas en la variabilidad genética o nivel de exocruzamiento entre ambos tratamientos (Cuadro 2.1).

En cuanto a germinación los árboles en condición aislada de *S. saman* sufrieron una reducción de cerca del 15% con respecto a los árboles de poblaciones continuas (Figura 2.3). Los pocos estudios similares que han evaluado el efecto de la fragmentación sobre la germinación en plantas encontraron igual patrón en fragmentos pequeños en la hierba

*Dianthus deltoides* (Cariophyllaceae) (Menges 1991) y en el árbol neotropical *Spondias mombin* (Anacardiaceae) (Nason y Hamrick 1997).

En *S. saman* la sobrevivencia de la progenie inicial después de 45 días de plantadas las semillas no difirió significativamente entre los tratamientos pero se mantuvo una tendencia similar a la germinación (Figura 2.3). En árboles aislados la sobrevivencia de la progenie luego de ese período fue menor a la progenie de árboles de poblaciones continuas y se redujo en aproximadamente un 50% con respecto a la progenie inicial, afectando en un corto plazo el establecimiento efectivo de las plántulas y la regeneración futura de la especie en pequeños remanentes.

Reuniendo todos los elementos que se conocen acerca del efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de *S. saman* se tiene que en árboles de poblaciones continuas y árboles aislados no hay diferencias en la deposición natural de polen sobre los estigmas (Cap. 1), sin embargo, la cantidad de tubos polínicos en la base de estilo es diferente entre tratamientos, sugiriendo que en árboles aislados la auto-polinización es mayor que en árboles de poblaciones continuas (Cap. 1). Este fenómeno de mayor auto-polinización por geitonogamia no lo detectó el análisis con marcadores moleculares, quizás debido a que el sistema de auto-incompatibilidad (probablemente gametofítico) en *S. saman* evita por completo la producción de semillas por polen propio.

Estudios previos sobre el efecto de la fragmentación en la producción de semillas por fruto en *S. saman* (Cap. 1) no detectaron diferencias significativas en el número promedio de semillas viables producidas por fruto entre árboles de poblaciones continuas y

árboles aislados, no obstante los resultados del presente estudio indican que la calidad de esas semillas difiere entre ambos tratamientos en cuanto a los parámetros de vigor examinados (porcentaje de germinación, desarrollo de área foliar y biomasa acumulada).

Aunque se determinó que la tasa de exogamia o exocruzamiento fue similar entre los tratamientos de estudio, la correlación de parentesco (Cuadro 2.1) indica que la progenie producida por árboles de *S. saman* en poblaciones continuas tiene mayor probabilidad de estar emparentada y provenir del mismo donador de polen o de donadores muy relacionados genéticamente entre sí, que la progenie de árboles aislados. Este resultado coincide con estudios realizados en la isla Barro Colorado en Panamá donde se encontró que el flujo de polen en árboles de *Calophyllum longifolium* (Clusiaceae) y *Spondias mombim* (Anacardiaceae) dependía de la distribución espacial de los individuos (Stacy *et al.* 1996); cuando los árboles estaban agrupados un sólo individuo podría ser responsable de hasta el 70% de la progenie de su vecino más cercano. El resultado anterior en combinación con el resultado de vigor de la progenie del presente estudio sugiere que el polen proveniente de bosques continuos produce progenie más vigorosa que el de árboles aislados debido posiblemente a factores asociados a la cantidad y calidad del mismo (eg. Mulcahy y Mulcahy 1975, Stephenson *et al.* 1986, Quesada *et al.* 1993 y citas en este último). Los árboles aislados reciben polen de diversos genotipos lo que implica que existe una probabilidad mayor de que ocurran apareamientos con un mayor número de donadores, al no existir la dominancia de individuos con alta fertilidad masculina, lo cual es un evento menos probable en condiciones de aislamiento relativo y de baja densidad de individuos.

Otra posible explicación al resultado de plántulas más vigorosas en bosques continuos podría estar relacionadas con factores físicos ambientales asociados a los hábitats fragmentados, como lo sugiere Nason y Hamrick (1997) en su trabajo de fragmentación con *S. mombim*. Si existe una relación entre la alteración del hábitat y la calidad de la semillas, entonces, es de esperar que en los árboles aislados el efecto sobre el vigor de la progenie sea mayor. Por otra parte, podría esperarse que el efecto sobre la calidad de la progenie sea el resultado de interacciones más complejas asociadas al tipo de madre o al sitio (factores maternos asociados a factores ambientales) o a selección de genotipos menos vigorosos en condición aislada. No obstante, en este estudio se utilizaron árboles maternos de diversos sitios y además se controló el efecto de identidad materna y peso de semillas como fuentes de variación en el análisis de varianza. Por lo tanto, es poco probable que las diferencias en vigor de la progenie se deban a factores maternos diferentes de los efectos de aislamiento por fragmentación descritos anteriormente.

Es importante destacar que el resultado anterior es el producto de combinar el análisis de marcadores moleculares con el análisis de parámetros de vigor de la progenie en el estudio de la fragmentación sobre una especie en particular, de lo contrario sería difícil detectar el efecto preciso de la fragmentación de bosques sobre el éxito reproductivo de las especies de árboles tropicales.

Los resultados del presente estudio tienen implicaciones importantes en materia de conservación y manejo de pequeños remanentes boscosos, programas de reforestación y en cuanto a la explotación comercial de los bosques tropicales. El fenómeno de fragmentación de los bosques es un proceso continuo y presente en el Neotrópico, países como Costa Rica

experimentan cada año la creación de nuevos pequeños remanentes boscosos como consecuencia de la fragmentación de bosques de mayor tamaño (Sánchez-Azofeifa 1996). La reducción y aislamiento de las poblaciones de árboles en estos pequeños remanentes puede tener consecuencias negativas para la reproducción y estabilidad de las poblaciones a largo plazo. La mayoría de especies de árboles neotropicales comparten características en su sistema reproductivo similares a *S. saman*: muchas son hermafroditas, auto-incompatibles y requieren de animales para realizar el transporte de polen. Si se generalizan de una forma los resultados de este estudio a especies similares se puede predecir que la mayoría de especies de árboles en fragmentos pequeños van a ser afectados en la calidad de su progenie, por lo que la regeneración y la estabilidad de la población en los fragmentos a largo plazo será afectada negativamente. Sin embargo, estos árboles aislados o en pequeños fragmentos podrían estar cumpliendo una función ecológica importante sirviendo como puente o rutas de conexión entre bosques continuos o fragmentos por donde los polinizadores se movilizan transportando polen entre ellos y evitando la diferenciación genética de las poblaciones fragmentadas. Así lo sugieren los resultados de este estudio en cuanto a que los árboles aislados tienen altas tasas de exocruzamiento y su progenie posee una diversidad genética similar a árboles en poblaciones continuas.

Los programas de reforestación que utilicen semillas provenientes de poblaciones naturales deberán considerar el no abastecerse de semillas de árboles aislados o en pequeños remanentes, ya que como se demostró el vigor de la progenie es reducido en estas condiciones y se afectará la calidad de las plantaciones, por lo que se debe extraer semillas de poblaciones continuas.



La explotación del bosque tropical por medio de "Planes de Manejo Forestal" en nuestro país no toma en cuenta las características reproductivas de las especies de árboles que se van a explotar, en lo que se refiere a: expresión sexual, sistemas de apareamiento y sistema de polinización. Además, este tipo de explotación se lleva a cabo fragmentando el bosque y reduciendo las poblaciones de árboles, por lo que se puede esperar que especies con características reproductivas similares a *S. saman* sean afectadas por estos planes de manejo en cuanto a que:

1. Se provocará una reducción en el número de genotipos de donadores de polen disponibles lo que influirá en la calidad y cantidad de polen,
2. Aumentará la probabilidad de apareamientos aleatorios en detrimento del éxito reproductivo y vigor de la progenie producida,
3. Se reducirá el vigor de la progenie en cuanto a:
  - A- porcentaje de germinación,
  - B- desarrollo de área foliar y acumulación de biomasa, y
  - C- sobrevivencia.

Por tanto, de lo anterior se concluye que la fragmentación de los bosques puede afectar el establecimiento, y la sobrevivencia de las plántulas en hábitats fragmentados afectando en última instancia la regeneración y la calidad del bosque tropical.

- LITERATURA CITADA -

AIZEN, M. A. y P. FEISINGER. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351.

ALDRICH, P. R. y J. L. HAMRICK. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented forest mosaic. *Science* 281 (3 de julio): 103-105.

ALVAREZ-BUYLLA, E. R. y A. A. GARAY. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree. *Evolution* 48: 437-453.

BARNEBY, R. C. y J. W. GRIMES. 1996. Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring. A generic system for the synandrus Mimosaceae of the Americas. Part I. Abarema, Albizia, and Allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Volumen 74, Part I.

BARRET, S. C. H. y J. R. KOHN. 1991. Genetic and Evolutionary Consequences of Small Population Size in Plants: Implications for Conservation. *En*: D. A. Falk y K. E. Holsinger, editores. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press. New York. U.S.A.

BAWA, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.

BAWA, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand Journal of Botany* 17: 521-524.

BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.

BAWA, K. S., D. R. PERRY y J. H. BEACH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72 (3): 331-345.

BAWA, K. S., S. H. BULLOCK, D. R. PERRY, R. E. COVILLE y M. H. GRAYUM. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72 (3): 346-356.

BOSHIER, D. H. , M. R. CHASE y K. S. BAWA. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a Neotropical tree. 3. Gene flow, neighborhood, and population structure. *American Journal of Botany* 82: 484-490.

CHARLESWORTH, D. y B. CHARLESWORTH. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.

ELLSTRAND, N. C. y D. R. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.

FORE, S. A., R. J. HICKEY, J. L. VANKAT, S. I. GUTTMAN y R. L. SCHAEFER. 1992. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Botany* 70: 1659-1668.

FRANKIE, G. W. 1996. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. *En: J. Burley y B.T. Styles, editores. Tropical trees, variation, breeding and conservation. Linnean Soc. Symp. Series #2. Academic Press.*

HABER, W. A. y H. W. FRANKIE. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduos forest. *Ecology* 63: 1740-1750.

- HABER, W. A. y H. W. FRANKIE. 1989. A tropical Hawkmoths community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* 21 (2): 155-172.
- HAMRICK, J. L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. *En: D. E. Solitis y P. S. Soltis, editores. Isozymes in Plant Biology. Dioscorides Press. Portland, Oregon, U.S.A.*
- HAMRICK, J. L. 1993. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations. Implications for the conservation of genetic resources. *Proceedings IUFRO Conference of Tropical Trees.*
- HAMRICK, J. L. y M. D. LOVELESS. 1989. The genetic structure of tropical tree populations: associations with reproductive biology. *En: J. H. Bock y Y. B. Linhart, editores. The evolutionary ecology of plants. Westview Press, Boulder, CO. U.S.A.*
- HAMRICK, J. L. y D. A. MURAWSKI. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology* 5: 157-165.
- HAMRICK, J. L. y D. A. MURAWSKI. 1991. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* 7: 395-399.
- HAMRICK, J. L., M. J. O. GODT y S. L. SHERMAN. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- HESCHEL, M. S. y K. N. PAIGE. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9 (1): 126-133.
- HOLDRIDGE, L. R. 1969. Life Zone Ecology. Centro Científico Trópic. San José, Costa Rica.

HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. *En*: S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (editores). Tropical Rain Forest: ecology and management. Blackwell, Oxford.

JANZEN, D. H. 1977. Intensity of predation of *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchus columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 162-176.

JANZEN, D. H. 1982. Cenizero tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *American Journal of Botany* 69: 1269-1276.

JANZEN, D. H. 1988. Tropical Dry Forests: the most endangered mayor tropical ecosystem. *En*: E. O. Wilson, editor. Biodiversity. National Academy Press. U.S.A.

JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2 (4) : 359-366.

KRESS, W. J. y J. H. BEACH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *En*: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.

LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, Jr., A. B. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN, Jr., A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART y M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. *En*: M.E. Soulé, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. U.S.A.

LOVELESS, M. D. y J. L. HAMRICK. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65-95.

MENGES, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5 (2): 158-184.

MILLER, R. B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774.

MITTON, J. B. y M. C. GRANT. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 479-99.

MORAN, G. F., O. MUONA y J. C. BELL. 1989. Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicarpa*. *Biotropica* 21: 250-256.

MULCAHY, D. L. y G. B. MULCAHY. 1975. The influence of gametophytic competition on sporophytic quality in *Dianthus chinensis*. *Theoretical and Applied Genetics* 46: 277-280.

MURAWSKI, D. A., J. L. HAMRICK, S. P. HUBBEL y R. B. FOSTER. 1990. Mating systems of two bombacaceous trees of a Neotropical moist forest. *Oecologia* 82: 501-506.

MURAWSKI, D. A. y J. L. HAMRICK. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.

MURCIA, C. 1996. Forest Fragmentation and the Pollination of Neotropical Plants. *En: J. Schelhas y R. Greenberg, editores. Forest Patches in Tropical Landscapes. Island Press. Washington, U.S.A.*

MYERS, N. 1980. Conversion of Tropical Moist Forests. National Academy of Sciences, Washington, DC. U.S.A.

NASON, J. D. y J. L. HAMRICK. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264-276.

NASON, J. D., P. R. ALDRICH y J. L. HAMRICK. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *En:* W. F. Lawrence y O. Bierregaard, Jr., editores. *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. Chicago. U.S.A.

O'MALLEY, D. M. y K. S. BAWA. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74: 1143-1149.

POWELL, H. A. y G. POWELL. 1987. Population dynamics of male Euglossine bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 19 (2): 176-179.

QUESADA, M., J. A. WINDSOR y A. G. STEPHENSON. 1993. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *The American Naturalist* 142 (4): 694-706.

RAIJMANN, L. E., N. C. VAN LEEUWEN, R. KERSTEN, J. G. B. OOSTERMEIJER, H. C. M. DEN NIJS y S. B. J. MENKEN. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8 (4): 1014-1026.

RITLAND, K. 1996. Multilocus Mating System Program (MLTR). Version 1.1. Department of Botany, University of Toronto, Canada.

SADER, S. A. y A. T. JOYCE. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotropica* 20: 11-19.

- SANCHEZ-AZOFEIFA, J. A. 1996. Assessing Land Use / Cover Change in Costa Rica. Ph. D. Dissertation. University of New Hampshire. U.S.A.
- SAS. 1990. SAS® User's Guide: Statistics. SAS Institute Inc. Cary, N.C. U.S.A.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SIH, A. y M. S. BALTUS. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68 (6): 1679-1690.
- SOLTIS, D. E. y P. S. SOLTIS. 1989. Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon. U.S.A.
- SPEARS, E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- STACY, E. A., J. L. HAMRICK, J. D. NASON, S. P. HUBBELL, R. B. FOSTER y R. CONDIT. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *The American Naturalist* 148 (2): 275-298.
- STEPHENSON, A. G., J. A. WINSOR y L. E. DAVIS. 1986. Effects of pollen load size on fruit maturation and sporophyte quality in zucchini. *En: D. L. Mulcahy y E.M. Ottaviano, editores. Biotechnology and Ecology of Pollen. Springer - Berlin.*
- UHL, C. y R. BUSBACHER. 1985. A disturbing synergism between cattle ranch burning practices and selective tree harvesting in the Eastern Amazon. *Biotropica* 17: 265-268.
- WHITMORE, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *En: W. E. Lawrence y R. O. Bierregaard, Jr., editores. Tropical Forest Remnants: ecology,*



CUADRO 2.1

Valores promedio y desviación estandar (en paréntesis) de los parámetros genéticos analizados en Poblaciones Continuas y Arboles Aislados de *Samanea saman*

| PARAMETROS GENETICOS                                       |     | POBLACIONES CONTINUAS    | ARBOLES AISLADOS        |
|--|-----|--------------------------|-------------------------|
|  | est | 0.40 ( 0.06 )<br>n = 123 | 0.39 ( 0.09 )<br>n = 89 |
| Frecuencias alélicas del polen<br>(por sistema enzimático) | icd | 0.07 ( 0.01 )<br>n = 107 | 0.11 ( 0.02 )<br>n = 89 |
|  | pgd | 0.90 ( 0.03 )<br>n = 107 | 0.88 ( 0.04 )<br>n = 89 |
|  | pgm | 0.03 ( 0.01 )<br>n = 107 | 0.04 ( 0.02 )<br>n = 89 |
| Heterocigosidad promedio (H) en la población del polen     |     | 0.21                     | 0.23                    |
| Heterocigosidad promedio (H) por árbol en el polen         |     | 0.21<br>( 0.04 )         | 0.26<br>( 0.05 )        |
| Tasa de Exocruzamiento                                     |     | 1.00<br>( 0.22 )         | 1.00<br>( 0.23 )        |
| Correlación de Paternidad                                  |     | 0.88<br>( 0.18 )         | 0.21<br>( 0.49 )        |

## CUADRO 2.2

Resultados de los Análisis de Varianza Anidado <sup>1/</sup>  
para los diferentes parámetros de vigor de la progenie de árboles de  
poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman*

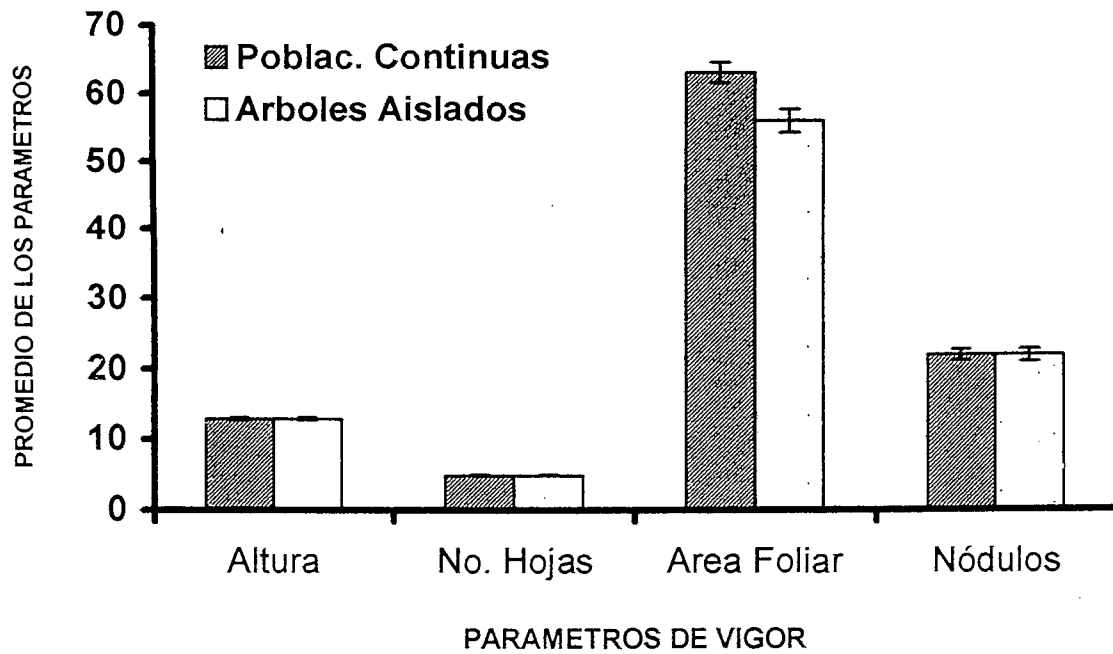
| PARAMETROS<br>DE VIGOR                     | FUENTE DE VARIACION . |                     |                        |                     |                         |                     |             |                     |
|--|-----------------------|---------------------|------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|-------------|---------------------|
|  | Tratamiento           |                     | Arbol<br>(Tratamiento) |                     | Peso de las<br>semillas |                     | Invernadero |                     |
|  | g. l.                 | Valor F<br>(probab) | g. l.                  | Valor F<br>(probab) | g. l.                   | Valor F<br>(probab) | g. l.       | Valor F<br>(probab) |
| Días para<br>germinar                      | 1                     | 0.27<br>(p=0.60)    | 23                     | 4.94<br>(p=0.00)    | 1                       | 78.09<br>(p=0.00)   | 2           | 78.09<br>(p=0.00)   |
| Días para<br>emergencia de<br>primera hoja | 1                     | 2.04<br>(p=0.15)    | 23                     | 2.64<br>(p=0.00)    | 1                       | 27.86<br>(p=0.00)   | 2           | 39.36<br>(p=0.00)   |
| No. de hojas                               | 1                     | 0.55<br>(p=0.46)    | 23                     | 3.55<br>(p=0.00)    | 1                       | 149.9<br>(p=0.00)   | 2           | 45.87<br>(p=0.00)   |
| Altura del tallo                           | 1                     | 0.02<br>(p=0.87)    | 23                     | 7.84<br>(p=0.00)    | 1                       | 387.62<br>(p=0.00)  | 2           | 16.63<br>(p=0.00)   |

(Continúa en página siguiente...)

(Continuación de Cuadro 2.2):

| PARAMETROS<br>DE VIGOR | FUENTE DE VARIACION |                            |                        |                            |                         |                            |             |                            |
|------------------------|---------------------|----------------------------|------------------------|----------------------------|-------------------------|----------------------------|-------------|----------------------------|
|                        | Tratamiento         |                            | Arbol<br>(Tratamiento) |                            | Peso de las<br>semillas |                            | Invernadero |                            |
|                        | g. l.               | Valor <i>F</i><br>(probab) | g. l.                  | Valor <i>F</i><br>(probab) | g. l.                   | Valor <i>F</i><br>(probab) | g. l.       | Valor <i>F</i><br>(probab) |
| Area Foliar            | 1                   | 9.58<br>(p=0.00)           | 23                     | 3.17<br>(p=0.00)           | 1                       | 437.45<br>(p=0.00)         | 2           | 6.01<br>(p=0.00)           |
| Biomasa Radical        | 1                   | 3.47<br>(p=0.05)           | 23                     | 3.03<br>(p=0.00)           | 1                       | 331.06<br>(p=0.00)         | 2           | 263.33<br>(p=0.00)         |
| Biomasa<br>Aérea       | 1                   | 5.11<br>(p=0.02)           | 23                     | 2.71<br>(p=0.00)           | 1                       | 528.97<br>(p=0.00)         | 2           | 81.44<br>(p=0.00)          |
| Número de<br>Nódulos   | 1                   | 0.32<br>(p=0.57)           | 23                     | 7.10<br>(p=0.00)           | 1                       | 109.17<br>(p=0.00)         | 2           | 38.58<br>(p=0.00)          |

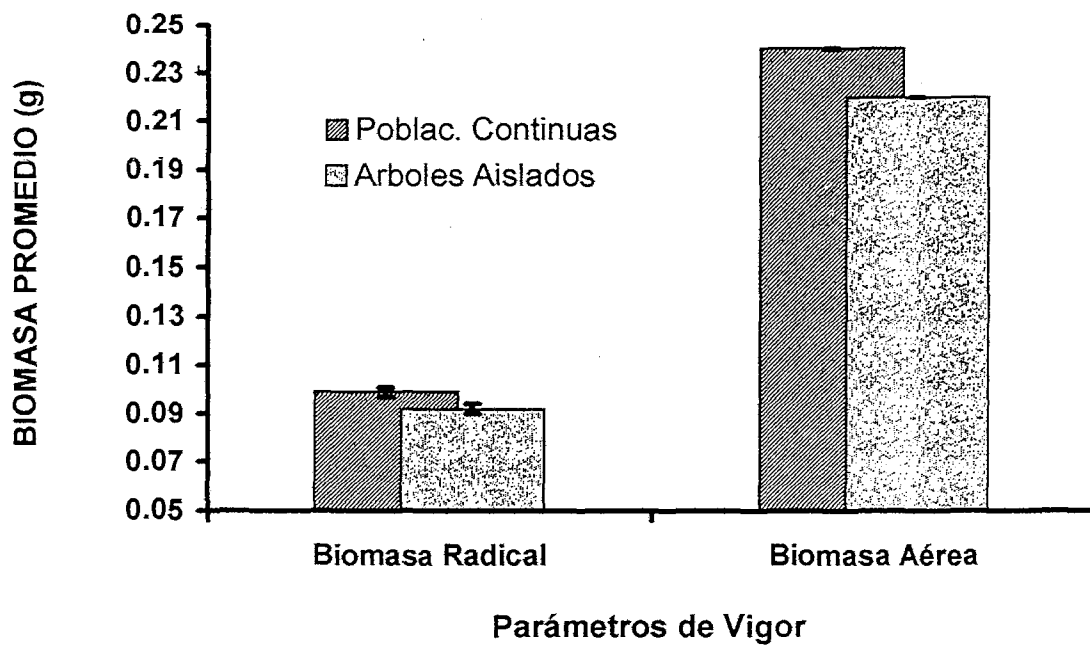
<sup>v</sup> Proc. GLM, Tipo III (SAS 1990).



**FIGURA 2.1** – Valores promedio <sup>1/</sup> y error estandar de los parámetros de vigor analizados en la progenie de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman*.

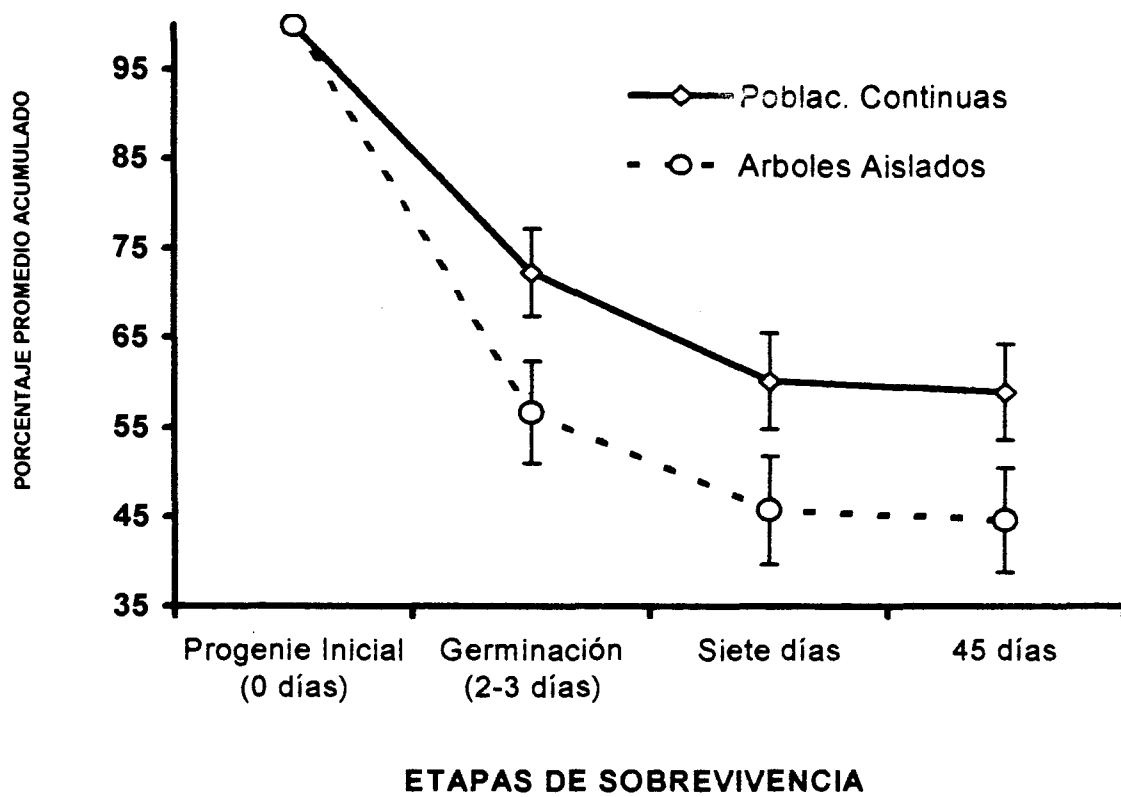
(Altura en cm y área foliar en cm<sup>2</sup>)

<sup>1/</sup> LS means, proc. GLM, Tipo III (SAS 1990).



**FIGURA 2.2** – Valores promedio <sup>1/</sup> y error estandar (en gramos) de los parámetros de vigor analizados en la progenie de árboles de poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman*.

<sup>1/</sup> LS means, proc. GLM, Tipo III (SAS 1990).



**FIGURA 2.3.** – Porcentaje promedio acumulado por árbol y error estandar de sobrevivencia de la progenie proveniente de árboles en poblaciones continuas y árboles aislados en *Samanea saman* a lo largo del experimento.

## CONCLUSIONES GENERALES

1. La fragmentación del bosque seco ha afectado el éxito reproductivo de árboles de *Samanea saman* en condición aislada o en pequeños fragmentos boscosos (<1 ha).
  - A. En árboles aislados o en fragmentos pequeños la deposición natural de polen no difiere de los árboles en poblaciones continuas, sin embargo, en los primeros probablemente gran parte del polen recibido es propio, debido a una mayor geitonogamia que se refleja en el desarrollo de un número menor de tubos polínicos. Por otro lado, en poblaciones continuas existe mayor competencia de polen que en árboles aislados debido al mayor porcentaje de estilos con más tubos polínicos que óvulos, lo cual afectará la calidad de la progenie producida entre ambos tratamientos.
  - B. Los árboles aislados sufren una reducción de aproximadamente el 6% en el número de semillas desarrolladas por fruto con respecto a poblaciones continuas, no obstante, la depredación de semillas por fruto es menor en los árboles aislados. Este resultado puede tener implicaciones importantes en la cosecha total de semillas por árbol entre ambos tratamientos, además sugiere que la intensidad selectiva producida por la depredación es diferente en ambas condiciones, lo cual puede influir en la capacidad adaptativa futura de la progenie en ambos tratamientos.

2. La fragmentación parece no haber afectado la heterocigosidad promedio de la progenie ni el sistema de apareamiento de los árboles aislados o en pequeños remanentes de bosque en *S. saman*:
  - A. En ambos tratamientos el grado de exogamia (exocruzamiento) fue de 100% y la heterocigosidad promedio calculada fue similar, sin embargo, el grado de incertidumbre asociado a los resultados fue también de gran magnitud. A pesar de lo anterior, podría sugerirse que los árboles de *S. saman* aislados cumplen una función ecológica importante como puente por donde los polinizadores se movilizan entre los fragmentos, favoreciendo el flujo de polen entre éstos.
  - B. En poblaciones continuas la probabilidad de que en un árbol la progenie provenga del mismo padre o de pocos padres muy relacionados genéticamente es mayor, lo que indica un flujo de polen menos aleatorio con respecto a la procedencia, en relación a los árboles aislados. Esto puede favorecer ciertos genotipos exitosos dentro de la población continua.
  
3. La fragmentación de los bosques afecta el vigor de la progenie de árboles aislados de *S. saman*, en cuanto a que la germinación, el desarrollo de área foliar y la acumulación de biomasa es menor en esta condición.
  - A. En árboles aislados la germinación es menor que en poblaciones continuas. No obstante, factores adicionales al propio efecto de fragmentación como: efectos maternos, peso de la semillas y factores ambientales son importantes.
  - B. Las plántulas de árboles aislados producen menor área foliar y biomasa seca lo cual puede influir en la regeneración y establecimiento en los hábitats fragmentados.



4. Estos resultados tienen implicaciones importantes en la conservación y manejo de fragmentos boscosos, los programas de reforestación y la explotación comercial del bosque tropical. Los resultados de esta investigación pueden ser utilizados para el manejo y conservación de fragmentos boscosos en el bosque tropical seco, y pueden extrapolarse hacia especies arbóreas con similares características reproductivas que *S. saman*.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AIZEN, M. A. y P. FEISINGER. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351.
- ALDRICH, P. R. y J. L. HAMRICK. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281 (3 July): 103-105.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. y A. A. GARAY. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree. *Evolution* 48: 437-453.
- ARROYO, M. T. K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25 (5/6): 543-548.
- BARNEBY, R. C. y J. W. GRIMES. 1996. Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring. A generic system for the synandrus Mimosaceae of the Americas. Part I. Abarema, Albizia, and Allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Volumen 74, Part I.
- BARRET, S. C. H. y J. R. KOHN. 1991. Genetic and Evolutionary Consequences of Small Population Size in Plants: Implications for Conservation. *En*: D. A. Falk y K. E. Holsinger, editores. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press. New York. U.S.A.
- BAWA, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- BAWA, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand Journal of Botany* 17: 521-524.

- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- BAWA, K. S. y P. A. OPLER. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-169.
- BAWA, K. S., D. R. PERRY y J. H. BEACH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72 (3): 331-345.
- BAWA, K. S., S. H. BULLOCK, D. R. PERRY, R. E. COVILLE y M. H. GRAYUM. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72 (3): 346-356.
- BOSHIER, D. H. , M. R. CHASE y K. S. BAWA. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a Neotropical tree. 3. Gene flow, neighborhood, and population structure. *American Journal of Botany* 82: 484-490.
- BOZA, M. A. 1993. Conservation in action: past, present, and future of the National Park System of Costa Rica. *Conservation Biology* 7 (2): 239-247.
- BULLOCK, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- BUTTERFIELD, R. P. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. *En: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, editores. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. U.S.A.*

- CHARLESWORTH, D. y B. CHARLESWORTH. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- DIRZO, R. y A. MIRANDA. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *En: P. W. Price, T. W. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson, editores. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley, New York, U.S.A.*
- ELLSTRAND, N. C. y D. R. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- FORE, S. A., R. J. HICKEY, J. L. VANKAT, S. I. GUTTMAN y R. L. SCHAEFER. 1992. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Botany* 70: 1659-1668.
- FRANKEL, O. H. y M. E. SOULE. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press. New York, U.S.A.
- FRANKIE, G. W. 1996. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. *En: J. Burley y B.T. Styles, editores. Tropical trees, variation, breeding and conservation. Linnean Soc. Symp. Series #2. Academic Press.*
- HABER, W. A. y H. W. FRANKIE. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 63: 1740-1750.
- HABER, W. A. y H. W. FRANKIE. 1989. A tropical Hawkmoths community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* 21 (2): 155-172.

- HAMRICK, J. L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. *En: D. E. Solitis y P. S. Soltis, editores. Isozymes in Plant Biology. Dioscorides Press. Portland, Oregon, U.S.A.*
- HAMRICK, J. L. 1993. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations. Implications for the conservation of genetic resources. *Proceedings IUFRO Conference of Tropical Trees.*
- HAMRICK, J. L. y D. A. MURAWSKI. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology* 5: 157-165.
- HAMRICK, J. L. y D. A. MURAWSKI. 1991. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* 7: 395-399.
- HAMRICK, J. L. y M. D. LOVELESS. 1989. The genetic structure of tropical tree populations: associations with reproductive biology. *En: J. H. Bock y Y. B. Linhart, editores. The evolutionary ecology of plants. Westview Press, Boulder, CO. U.S.A.*
- HAMRICK, J. L., M. J. O. GODT y S. L. SHERMAN. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- HARRIS, L. D. 1984. *The Fragmented Forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.*
- HARRISON, S. 1991. Population growth, land use and deforestation in Costa Rica, 1950-1984. *Interciencia* 16 (2): 83-93.

- HESCHEL, M. S. y K. N. PAIGE. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9 (1): 126-133.
- HOLDRIDGE, L. R. 1969. *Life Zone Ecology*. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.
- HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. *En*: S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick, editores. *Tropical Rain Forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- HUENNEKE, L. F. 1991. Ecological implications of genetic variation in plant populations. *En*: D. A. Falk y K. E. Holsinger, editores. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- JANZEN, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23 (1): 1-27.
- JANZEN, D. H. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids. *Principes* 15: 89-101.
- JANZEN, D. H. 1977. Intensity of predation of *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchus columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 162-176.
- JANZEN, D. H. 1978. Reduction of seed predation on *Bahinia pauletia* (Leguminosae) through habitat destruction in a Costa Rican deciduous forest. *Brenesia* 14/15: 325-336.

- JANZEN, D. H. 1982. Cenizero tree (*Leguminosae: Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduos forests. *American Journal of Botany* 69: 1269-1276.
- JANZEN, D. H. 1986. The external threat. *En: M. E. Soulé, editor. Conservation Biology: the science of scarcity and diversity.* Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. U.S.A.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical Dry Forests: the most endangered mayor tropical ecosystem. *En: E. O. Wilson, editor. Biodiversity.* National Academy Press. U.S.A.
- JANZEN, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2 (4) : 359-366.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- KAPOS, V., E. WANDELLI, J. L. CAMARGO y G. GANADE. 1997. Edge-related changes in environment and plant reponses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *En: W. F. Lawrence y O. Bierregaard, Jr., editores. Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities.* The University of Chicago Press. Chicago. U.S.A.
- KARRON, J.D. 1987. A comparisons of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evolutionary Ecology* 1: 47-58.

- KATZMAN, M. T. y W. G. CALE. 1990. Tropical forest preservation using economic incentives. *Biotropica* 40: 827-833.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- KRESS, W. J. y J. H. BEACH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *En*: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, editores. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.
- LAMONT, B. B., P. G. L. KLINKHAMER y E. T. F. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, Jr., A. B. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN, Jr., A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART y M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. *En*: M.E. Soulé, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. U.S.A.
- LOVELESS, M. D. y J. L. HAMRICK. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65-95.
- MABBERLEY, D. J. 1992. *Tropical Rain Forest*. 2nd. edition. Chapman y Hall, New York, U.S.A.
- MAC ARTHUR R. H. y E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.



- MARTIN, F. M. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 436-437.
- MENGES, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5 (2): 158-184.
- MILLER, R. B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774.
- MITTON, J. B. y M. C. GRANT. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 479-99.
- MORAN, G. F., O. MUONA y J. C. BELL. 1989. Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicarpa*. *Biotropica* 21: 250-256.
- MULCAHY, D. L. 1979. The rise of angiosperms: a genealogical factor. *Science* 206: 20-23.
- MULCAHY, D. L. y G. B. MULCAHY. 1975. The influence of gametophytic competition on sporophytic quality in *Dianthus chinensis*. *Theoretical and Applied Genetics* 46: 277-280.
- MURAWSKI, D. A. y J. L. HAMRICK. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- MURAWSKI, D. A. y J. L. HAMRICK. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24: 99-101.

- MURAWSKI, D. A., J. L. HAMRICK, S. P. HUBBEL y R. B. FOSTER. 1990. Mating systems of two bombacaceous trees of a Neotropical moist forest. *Oecologia* 82: 501-506.
- MURCIA, C. 1996. Forest Fragmentation and the Pollination of Neotropical Plants. *En: J. Schelhas y R. Greenberg, editores. Forest Patches in Tropical Landscapes. Island Press. Washington, U.S.A.*
- MYERS, N. 1980. Conversion of Tropical Moist Forests. National Academy of Sciences, Washington, DC. U.S.A.
- NASON, J. D. y J. L. HAMRICK. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264-276.
- NASON, J. D., P. R. ALDRICH y J. L. HAMRICK. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *En: W. F. Lawrence y O. Bierregaard, Jr., editores. Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press. Chicago. U.S.A.*
- O'MALLEY, D. M. y K. S. BAWA. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74: 1143-1149.
- POWELL, H. A. y G. POWELL. 1987. Population dynamics of male Euglossine bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 19 (2): 176-179.
- QUESADA, M., J. A. WINDSOR y A. G. STEPHENSON. 1993. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *The American Naturalist* 142 (4): 694-706.

- QUINN, J. F. y J. R. KARR. 1993. Habitat fragmentation and global change. *En*: Kareiva et al. (eds). Biotic interactions and global change. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts. U.S.A.
- RAIJMANN, L. E., N. C. VAN LEEUWEN, R. KERSTEN, J. G. B. OOSTERMEIJER, H. C. M. DEN NIJS y S. B. J. MENKEN. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8 (4): 1014-1026.
- RITLAND, K. 1996. Multilocus Mating System Program (MLTR). Version 1.1. Department of Botany, University of Toronto, Canada.
- SADER, S. A. y A. T. JOYCE. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotropica* 20: 11-19.
- SANCHEZ-AZOFEIFA, J. A. 1996. Assessing Land Use / Cover Change in Costa Rica. Ph. D. Dissertation. University of New Hampshire. U.S.A.
- SAS. 1990. SAS® User's Guide: Statistics. SAS Institute Inc. Cary, N.C. U.S.A.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SIH, A. y M. S. BALBUS. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68 (6): 1679-1690.
- SOLTIS, D. E. y P. S. SOLTIS. 1989. Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon. U.S.A.
- SOULE, M.E. 1990. Introduction. *En*: M. E. Soulé, editor. Viable Populations for Conservation. Cambridge University Press. Cambridge. U.K.

- SOULE, M.E. y SIMBERLOFF, D. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biological Conservation* 35: 19-40.
- SPEARS, E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- STACY, E. A., J. L. HAMRICK, J. D. NASON, S. P. HUBBELL, R. B. FOSTER y R. CONDIT. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *The American Naturalist* 148 (2): 275-298.
- STEPHENSON, A. G., J. A. WINSOR y L. E. DAVIS. 1986. Effects of pollen load size on fruit maturation and sporophyte quality in zucchini.. *En:* D. L. Mulcahy y E.M. Ottaviano, editores. *Biotechnology and Ecology of Pollen*. Springer - Berlin.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of Diversity in Tropical Forests. *Biotropica* 24 (2b): 283-292.
- UHL, C. y R. BUSBACHER. 1985. A disturbing synergism between cattle ranch burning practices and selective tree harvesting in the Eastern Amazon. *Biotropica* 17: 265-268.
- WHITMORE, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *En:* W. E. Laurance y R. O. Bierregaard, Jr., editores. *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago. U.S.A.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

- YOUNG, A. G. y H. G. MERRIAN. 1994. Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* 72: 201-208.
- YOUNG, A.G., H. G. MERRIAN y S. I. WARWICK. 1993. The effects of forest fragmentation on the genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* 71: 277-289.
- ZAMORA, N. 1991. Tratamiento de la familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. *Brenesia* 36: 63-149.
- ZAR, J. R. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. U.S.A.

