

FENOLOGÍA DE ERICACEAE (*Cavendishia adenophora*, *Disterigma cryptocalyx* Y *Sphyrospermum cordifolium*) EN COLOMBIA

María Angélica Villa-Castaño

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico:maria.villa@correounivalle.edu.co

Philip A. Silverstone-Sopkin

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico:pasilverstone_sopkin@yahoo.com

Manuel Enrique Giraldo-Gensini

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico:manuel.giraldo@correounivalle.edu.co

RESUMEN

El comportamiento fenológico vegetativo y reproductivo de *Cavendishia adenophora*, *Disterigma cryptocalyx* y *Sphyrospermum cordifolium* (Ericaceae) fue observado entre febrero de 2012 y febrero de 2013 en un bosque nublado del costado oriental de la Cordillera Occidental colombiana. Se pretendía establecer los patrones fenológicos y sincronía en estas especies, así como la influencia de la precipitación. Las tres especies estudiadas tuvieron una actividad foliar continua y sus individuos son sincrónicos, pero no hubo presencia de un patrón ni estacionalidad. En cuanto a la fenología reproductiva, tanto *D. cryptocalyx* como *S. cordifolium* florecieron todo el año y no presentaron patrón fenológico. *D. cryptocalyx* no fructificó durante el periodo de estudio, mientras que la fructificación en *S. cordifolium* fue continua. *C. adenophora* presentó descansos de floración y fructificación y un máximo de inflorescencias en diciembre y de infrutescencias en febrero. De las tres especies, solamente *C. adenophora* presentó asincronía, lo que concuerda con lo encontrado por otros autores en estudios fenológicos en bosques tropicales. Que no se presente de un patrón fenológico quizá se deba al enmascaramiento que la neblina causa sobre la estacionalidad de la precipitación manteniendo una humedad constante que conllevaría a una continuidad de las características fenológicas. Se propone además que el cubrimiento del bosque por neblina podría repercutir en la Cantidad de radiación solar recibida por las plantas, por lo cual, estas podrían tener como estrategia la producción continua de hojas, aumentando la superficie foliar y así, captar la máxima radiación solar.

Palabras clave: Cavendishia adenophora, Disterigma cryptocalyx, Sphyrospermum cordifolium, fenología vegetativa, fenología reproductiva, ecología vegetal, Colombia, Ericaceae-Vaccinioideae.

ABSTRACT

The vegetative and reproductive phenology of *Cavendishia adenophora*, *Disterigma cryptocalyx* and *Sphyrospermum cordifolium* (Ericaceae) was observed between February 2012 and February 2013 in a cloud forest on the eastern side of the Cordillera Occidental of Colombia. The aim was to establish phenological patterns and synchrony in these species, and their relationship with precipitation. The three species had a continuous foliar activity and their individuals are synchronous, but there was no presence of a seasonal pattern. Regarding reproductive phenology, both *D. cryptocalyx* and *S. cordifolium* flowered throughout the year and showed no phenological pattern. *D. cryptocalyx* did not produce fruit during the study period, while fruiting in *S. cordifolium* was continuous. *C. adenophora* produced flowers and fruits intermittently, with peak flowering in December and peak fruiting in February. Of the three species, only *C. adenophora* presented asynchrony, consistent with results found by other authors in phenological studies in tropical forests. The lack of a phenological pattern may be due to masking of the seasonality of precipitation caused by constant mist. This constant humidity would result in continuity of phenological behavior. It is also proposed that cloud cover could affect the amount of solar radiation received by plants; thus these cloud forest plants may have a strategy of continuous production of leaves, leaf area increasing and the capture of maximum solar radiation.

Key words: *Cavendishia adenophora*, *Disterigma cryptocalyx*, *Sphyrospermum cordifolium*, vegetative phenology, reproductive phenology, plant ecology, Colombia, Ericaceae-Vaccinioideae.

INTRODUCCIÓN

Las plantas, como organismos vivos y dinámicos, presentan cambios morfológicos y fisiológicos como respuesta a factores bióticos y abióticos. La fenología estudia la alteración de fenómenos biológicos recurrentes presentados por las plantas (Newstrom *et al.* 1994; Parra 1985; Rathcke 1985; Williams-Linera y Meave 2002). Así, se describen cambios vegetativos y reproductivos en el tiempo, y se fija el momento en que estos cambios inician (Larcher 1977).

En el neotrópico existen gran diversidad de patrones fenológicos que son poco conocidos (Hudson & Keatley 2010). En la década de 1960, investigadores se ocuparon en resolver tanto, la falta de métodos de muestreo como de procedimientos analíticos (Hudson & Keatley *op. cit.*), siendo relevantes los trabajos de Fournier (1978), Fournier y Charpentier (1978) y

Newstrom *et al.* (1994). Investigaciones como las de Daubenmire (1972), Frankie *et al.* (1974), Gentry (1974) y Rozzi *et al.* (1989) sugieren que la precipitación es determinante para la floración y fructificación.

Varios estudios fenológicos en el trópico han sido realizados en bosques de tierras bajas (Hartshorn 2002; Hooghiemstra *et al.* 2002). Los primeros trabajos se hicieron en reservas naturales de Costa Rica y en Barro Colorado (Panamá). En 1966, Fournier y Salas realizaron la primera investigación (Williams-Linera y Meave 2002), observando la dinámica floral en 100 especies leñosas en el bosque tropical húmedo de Villa Colón (Costa Rica). Frankie *et al.* (1974) estudiaron patrones fenológicos en especies de árboles de dosel y plantas de sotobosque en la Estación Biológica La Selva. Croat (1975) estudió la floración y fructificación en una comunidad vegetal en Barro Colorado, correlacionando estas observaciones con la precipitación. En Colombia, Cuadros (1978) realizó observaciones dendrológicas y fenológicas en árboles del Bajo Calima (Valle del Cauca); Hilty (1980) estudió una comunidad de árboles en Bajo Anchicayá, enfocándose en la periodicidad de la floración y fructificación; Ruíz *et al.* (2000) estudiaron la floración y fructificación de cactáceas en el Desierto de la Tatacoa; y Gamba (2010) observó la floración y fructificación en cinco especies de la comunidad vegetal del bosque de la hacienda Alejandría (Risaralda).

Existen pocos estudios de fenología en bosques nublados. Así, Berlin *et al.* (2000) estudiaron la fenología vegetativa y reproductiva de árboles en un bosque nublado en la isla de Maui, Hawaii; Giraldo (1988) estudió la floración y fructificación en un bosque de niebla en la Cordillera Occidental de Colombia; y en el mismo bosque, Vargas-Vallejo (2007) estudió la fenología reproductiva de dos especies de gesneriáceas.

La familia Ericaceae presenta alto endemismo y diversidad en la Cordillera Occidental de Colombia entre 1.000 y 2.000 msnm (Luteyn 2002; Salinas y Betancur 2005); sin embargo, ha

sido poco estudiada. Entre los estudios fenológicos se destaca el realizado en la Cordillera Oriental de Colombia por Melampy (1987) en *Befaria resinosa*, estableciendo picos de floración, periodos de baja producción de flores y su efecto en el flujo de polen y en la producción de frutos.

Ericaceae es un grupo prioritario de estudio por su endemismo; un conocimiento amplio de ella permitirá tomar decisiones para su manejo y conservación. Este estudio establece la fenología vegetativa y reproductiva en las especies de ericáceas *Cavendishia adenophora* (Mansf.), *Disterigma cryptocalyx* (A. C. Sm.) y *Sphyrospermum cordifolium* (Benth.), respecto a la precipitación promedio mensual entre febrero de 2012 y febrero de 2013.

MÉTODOS

Especies estudiadas

Cavendishia adenophora

Se encuentra en bosques nublados primigenios y perturbados y en taludes de carreteras, en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental, y ha sido colectada en el sur del Chocó y en el Valle del Cauca entre 675 y 1990 msnm. Por su endemismo, podría estar en peligro (Luteyn 1983). Presenta hojas coriáceas grandes e inflorescencias rosadas con glándulas en los márgenes de las brácteas florales.

Disterigma cryptocalyx

Se encuentra en bosques nublados montanos y premontanos de vegetación primaria y secundaria en las tres cordilleras y está muy dispersa en los Andes ecuatorianos, entre 1000 y 2750 msnm.

Presenta hojas simples, espiraladas, coriáceas. Pecíolo corto. Yemas foliares con forma de roseta. Cáliz encriptado por brácteas apicales. Flor blanca, solitaria, típicamente axilar, subsésil. Florece todo el año y fructifica en abril, agosto y noviembre. Presenta raíces adventicias (Pedraza-Peñalosa 2010).

Sphyrospermum cordifolium

Se encuentra en la región andina y se distribuye ampliamente por el continente americano entre 150 y 3350 msnm. Presenta hojas membranosas a coriáceas, alternas, y flores muy pequeñas, blancas con lóbulos del limbo rosados. Pubescencia muy variable. Gran plasticidad morfológica (Salinas y Betancur 2005).

Área de estudio

La finca Zíngara se localiza en el costado oriental de la Cordillera Occidental, Corregimiento La Elvira, Municipio de Cali (Valle del Cauca, Colombia), entre los 1800 y 2100 msnm, aproximadamente a 3°30'N y 76°34'W (Giraldo 1988). Se registra en esta zona, épocas secas en los meses de diciembre a febrero y de julio a agosto, y épocas lluviosas en los meses de marzo a mayo y de septiembre a noviembre. La temperatura promedio anual es de 16 °C (fluctúa entre 20 °C y 12 °C) (Giraldo *op. cit*).

Fenología vegetativa y reproductiva

Referente al tamaño de muestra, se utilizó el método propuesto por Fournier y Charpantier (1978). Según fueron encontrándose, se determinaron como objetos de estudio, 4 individuos de *C. adenophora*, 12 de *D. cryptocalyx* y 12 de *S. cordifolium*, teniéndose como criterio de

escogencia que los individuos florecieran y fructificaran. Se escogieron cinco ramas en cada individuo para observar las características fenológicas. La observación de individuos situados aproximadamente a la altura del observador se realizó a simple vista, y para aquellos situados a una altura considerable se usaron binoculares (Nikon Action EX Series 8 x 40 CF).

Los datos fueron tomados siguiendo las características relevantes para Fournier (1978) en estudios fenológicos; ellas son: floración, floración en botón, frutos, frutos verdes, frutos maduros, caída de follaje y brotadura. Así, se observaron características vegetativas y reproductivas, que fueron llamadas: número de hojas nuevas, número de hojas caídas, número de botones y flores abiertas; y número de frutos verdes y maduros. Para *C. adenophora* y *S. cordifolium* se observaron las características reproductivas en el individuo, ya que muchas veces, algunas ramas escogidas no se encontraron en fase reproductiva, mientras que otras ramas en el mismo individuo sí. Las flores y frutos en *C. adenophora* aparecen en inflorescencia e infrutescencia dificultando el conteo de flores y frutos individuales, por lo que se contó el número de inflorescencias cerradas y abiertas, e infrutescencias por planta. Se realizaron conteos en las cinco ramas por individuo ya que estos pueden ser más prácticos en plantas pequeñas o de sotobosque (Bullock *et al.* 1983). Los datos de las características fenológicas fueron tomados durante un año, haciendo conteos quincenales; así, los datos en *D. cryptocalyx* y *S. cordifolium* se tomaron entre febrero de 2012 y enero de 2013, y en *C. adenophora* entre marzo de 2012 y febrero de 2013. Se usaron hojas de registro similares a las propuestas por Venegas (1978).

Se realizó la sumatoria de los datos de las características fenológicas para cada especie en cada fecha de muestreo. Seguidamente se obtuvo su promedio mensual. Se graficaron estos promedios contra el tiempo en meses. Los promedios mensuales de las características fenológicas fueron correlacionados, utilizando el coeficiente de Spearman (Zar 1999), con

los promedios mensuales de precipitación (febrero de 2012 a febrero de 2013) de la estación pluviométrica de San Pablo (datos entregados el 20 de marzo y 24 de julio de 2013 por el Grupo de Sistemas de Información Ambiental, CVC), ubicada a 10 km del área de estudio y a una altitud similar.

La sincronía fue evaluada mediante la relación de las características fenológicas de las especies con la precipitación promedio mensual durante el periodo de estudio; así, una especie es considerada sincrónica si una o varias características fenológicas se correlacionan con las épocas lluviosas o secas, y es asincrónica si no hay correlación. Además, se determinó la sincronía entre individuos planteada por Newstrom *et al.* (1994), definida como “la ocurrencia simultánea del mismo evento en la mayoría o todas las unidades que han sido consideradas”.

Visitantes florales y dispersores de semillas

Para observar los visitantes flores y dispersores de semillas se escogió un individuo de cada especie. Se hicieron observaciones del 12 al 17 de febrero, 21 y 22 de mayo, y 28 y 29 de junio de 2013 entre las 07:00 h y las 17:30 h. *D. cryptocalyx* se observó a simple vista para detectar y anotar la llegada de algún visitante. Los visitantes de las flores y consumidores de frutos en *C. adenophora* fueron observados utilizando binoculares, usándose la guía de Aves de Colombia (Hilty y Brown 2009) para la determinación del ave visitante. Como no se detectó ningún animal que visitase a *S. cordifolium*, se hicieron pruebas de autopolinización, encerrándose 39 botones para observarlos.

RESULTADOS

Características fenológicas vegetativas y reproductivas.

Características vegetativas.

Se observó en *C. adenophora* el valor máximo de rebrote de hojas en enero de 2013 (Fig. 1a). La caída de hojas presentó dos valores promedio máximos en mayo y octubre de 2012 (Tabla 1); estos valores no están tan alejados de los del resto de meses. *D. cryptocalyx* (Fig. 1b) presentó valores máximos de rebrote de hojas en febrero, julio y agosto de 2012, y dos valores máximos de caída de hojas en marzo y agosto de 2012 (Tabla 2). *S. cordifolium* (Fig. 1c) presentó valores máximos de rebrote de hojas en febrero, mayo y diciembre de 2012. Los máximos de caída de hojas en *S. cordifolium* se presentaron en febrero, julio y agosto de 2012 (Tabla 3). Las fenofases vegetativas en las tres especies observadas presentaron una frecuencia continua.

Características reproductivas.

En *C. adenophora* (Fig. 2a), la aparición o el aumento de inflorescencias cerradas en un mes puede ser seguida por la aparición o el aumento de inflorescencias abiertas y la disminución de inflorescencias cerradas en el mes siguiente. Esto sucede de mayo a junio, de julio a agosto, y entre septiembre, octubre y noviembre de 2012. En diciembre de 2012 se observó una cantidad considerable de floración donde inflorescencias cerradas y abiertas alcanzan su máximo (Tabla 1). Durante abril de 2012 y febrero de 2013 no se observaron inflorescencias. El máximo de infrutescencias (Fig. 3a y Tabla 1) se presentó en febrero de 2013, dos meses después de la observación del máximo de inflorescencias. No se observaron infrutescencias en abril, julio y noviembre de 2012.

La cantidad de botones en *D. cryptocalyx* tendió a aumentar entre agosto de 2012 y enero de 2013 (Fig. 2b). Sin embargo, la observación de botones fue continua. Los valores máximos de botones se presentaron en febrero, octubre y diciembre de 2012 (Tabla 2). Se observó además una disminución en la cantidad de flores abiertas con respecto a la cantidad de botones. La producción de flores abiertas fue continua durante el periodo de estudio, con máximos en noviembre de 2012 y enero de 2013 (Tabla 2). No se produjeron frutos durante el periodo de estudio.

Las características fenológicas reproductivas en *S. cordifolium* presentaron una frecuencia continua durante el periodo de estudio. Se observó un valor máximo de botones en noviembre de 2012 (Tabla 4), seguido por el aumento en la cantidad de flores abiertas en diciembre de 2012. Este comportamiento se repitió con menor intensidad en junio y julio de 2012 (Fig. 2c). Los frutos maduros son muy pocos comparados con la cantidad de frutos verdes (Fig. 3b). En enero de 2013 hubo mayor cantidad de frutos verdes, mientras que los frutos maduros se observaron en mayor cantidad en mayo y junio de 2012 (Tabla 4).

Relación entre fenología y precipitación promedio mensual.

No hubo correlación entre las características fenológicas de cada una de las especies con la precipitación promedio mensual, y por tanto, no se encontró una influencia significativa de la precipitación promedio mensual sobre las características fenológicas estudiadas. Por lo anterior, se puede decir que todas las fases fenológicas tanto vegetativas como reproductivas en *C. adenophora*, *D. cryptocalyx* y *S. cordifolium* se comportan asincrónicamente.

Sincronía entre individuos.

Se describe la sincronía de los individuos de una misma especie en tanto que todos o la mayoría de ellos (la mitad más uno) presenten una o varias características simultáneamente durante el periodo de estudio. Se considera que hay asincronía si la mitad de los individuos o menos presentan una o varias fases simultáneamente durante el periodo de estudio.

En las fases de rebrote y caída de hojas, se observó sincronía en los individuos de *C. adenophora* estudiados (Fig. 4a). El 100% de los individuos estuvieron en fase de rebrote de hojas durante nueve meses, menos en marzo y octubre de 2012 y enero de 2013 donde 75% de los individuos se encontraban en esta fase. Todos los individuos se encontraron en fase de caída de hojas durante 11 meses, menos en diciembre de 2012.

Los individuos de *D. cryptocalyx* presentaron también sincronía para las fases de rebrote y caída de hojas (Fig. 4b). Desde febrero de 2012 hasta enero de 2013 el 100% de los individuos estudiados se encontraban en fase de caída de hojas. La fase de rebrote de hojas fue más variable; se observó que la totalidad de individuos se encontraban en fase de rebrote de hojas durante ocho meses en el período de estudio. En junio, septiembre y noviembre el 91,7% de los individuos se encontraban en fase de rebrote de hojas y en febrero de 2012 y enero de 2013 el porcentaje de individuos sincronizados fue menor (83,4%).

El 100% de los individuos en *S. cordifolium* estuvieron en fase de caída de hojas desde febrero de 2012 a enero de 2013. El rebrote de hojas presentó un comportamiento variable siendo sólo cuatro los meses en los que el 100% de los individuos se encontraban en fase. Agosto fue el mes en el que menos individuos presentaron la fase de rebrote (58%) (Fig. 4c).

En la fenología reproductiva, tanto en las fases de inflorescencia cerrada y abierta como en infrutescencias en *C. adenophora* no se observó sincronía entre individuos (Fig. 5a y 6a).

Solamente en diciembre de 2012 se observa que el 100% de los individuos estudiados se encuentran en fase de inflorescencias cerradas y abiertas. En marzo y abril de 2012 y febrero de 2013 no hay ningún individuo en fase de inflorescencias cerradas, y en abril, mayo, julio, septiembre y octubre de 2012 y febrero de 2013 no hay individuos en fase de inflorescencias abiertas. El 100% de los individuos se encuentran en fase de infrutescencias en mayo de 2012 y febrero de 2013; en marzo, septiembre, octubre y diciembre de 2012 y enero de 2013 se observó solo un individuo en esta fase; y en abril, julio y noviembre de 2012 no hubo ningún individuo que presentara la fase de infrutescencia; por lo que se puede decir que en esta fase los individuos en general tampoco son sincrónicos.

D. cryptocalyx presentó sincronía en las fases de botones y flores abiertas, sin embargo se observa una disminución de individuos presentando la fase de flores abiertas en contraste con el número de individuos que presentan la fase de botones durante todo el periodo de estudio (Fig. 5b). El 100% de los individuos se encontraron en fase de botón durante 9 meses (abril y mayo de 2012 y el periodo de julio de 2012 a enero de 2013). El porcentaje mayor de individuos en fase de flor abierta fue de 100% (en febrero de 2012) y el porcentaje menor fue de 50% (en mayo de 2012).

También se observó sincronía para las fases reproductivas en *S. cordifolium* durante el periodo de estudio (Fig. 5c y 6b). El 100% de los individuos presentaron botones durante nueve meses del año menos en agosto de 2012 y enero de 2013. De junio a agosto de 2012 y de octubre a diciembre de 2012, el 100% de los individuos presentaron flores abiertas. El porcentaje mínimo de individuos que presentaron sincronía en la fase de flor abierta fue de 83,4%, en marzo y en septiembre de 2012 y enero de 2013. El 100% de los individuos presentaron frutos verdes durante todo el periodo de estudio. La sincronía fue más variable en la fase de frutos maduros, y solamente en abril y agosto de 2012 el 100% de los individuos se encontraban sincronizados

en esta fase. En diciembre de 2012 y enero de 2013, sólo el 58,4% de los individuos presentaron frutos maduros, siendo este el porcentaje mínimo de individuos en fase durante el tiempo de estudio.

Visitantes florales y consumidores de frutos.

C. adenophora fue visitada solamente por colibríes (Trochilidae), ratificando la relación que hay entre colibríes y algunas ericáceas. Las especies visitantes de flores de *C. adenophora* son: *Adelomya melanogenys*, *Coeligena coeligena*, *Coeligena torquata* y *Florisuga mellivora*. La única especie de ave que consumió los frutos verdes de *C. adenophora* fue *Anisognathus somptuosus* (Thraupidae). No se observaron aves consumiendo frutos maduros.

No fueron observados visitantes florales en *D. cryptocalyx* aunque se evidencia la presencia de trips (Thysanoptera) en el interior de la corola.

De los 39 botones de *S. cordifolium* embolsados para evaluar autopolinización, el 89,74% llegaron a fruto, es decir que el mecanismo de autopolinización se presentó en la mayoría de las flores de *S. cordifolium* embolsadas.

No se observaron animales consumiendo frutos de *S. cordifolium*. Sin embargo, han sido reportadas *Euphonia xanthogaster* (Thraupidae) y *Pipreola riefferii* (Cotingidae) como consumidoras de frutos de *S. cordifolium* (Luteyn & Pedraza-Peñalosa 2007).

DISCUSIÓN

Patrones fenológicos vegetativos.

Los patrones fenológicos de las plantas han sido estudiados sobre todo en relación a parámetros macroclimáticos y más que todo con respecto a la precipitación. En los trópicos, la mayoría de estudios de patrones fenológicos se ha hecho en bosques de tierras bajas, encontrando para estos bosques una estacionalidad marcada y la influencia de las lluvias en esta estacionalidad vegetal.

La fenología en bosques nublados ha sido estudiada a nivel de comunidades vegetales (Berlin *et al.* 2000; Giraldo 1988; Koptur *et al.* 1988; Nevling 1971; Seres y Ramírez 1990; Williams-Linera 1997), gremios (Williams-Linera 2003) y especies (Melampy 1987). Debe tenerse en cuenta que los bosques nublados en los que se han estudiado comportamientos fenológicos vegetales son muy distintos entre sí en cuanto a parámetros como la altitud, estacionalidad de factores climáticos, microclima, distribución geográfica, estratificación vegetal, diversidad y complejidad (Ataroff 2001). Así, las condiciones para cada bosque son diferentes, y distintos factores pueden estar influyendo sobre las características fenológicas vegetales en cada bosque nublado en particular, por lo que se hace difícil una generalización en cuanto a los patrones fenológicos de las plantas encontradas en estos bosques. Sin embargo hay algunas semejanzas. Es para resaltar en este trabajo que el comportamiento fenológico vegetativo de rebrote y caída de hojas fue continuo, no estacional y no periódico en las tres ericáceas estudiadas, por lo que no se puede decir que se haya presentado un patrón. Comportamientos vegetativos continuos son observados en especies herbáceas y arbustivas de otros bosques nublados de Centro y Suramérica, así como en bosques nublados en Hawaii (Berlin *et al.* 2000; Koptur *et al.* 1988; Seres y Ramírez 1990; Williams-Linera 1997, 2003).

En el estudio fenológico reproductivo en la comunidad vegetal del bosque nublado de Zíngara y sus alrededores, Giraldo (1988) propuso que además de la precipitación, la neblina podría influenciar en la no periodicidad de los eventos de floración y fructificación en las plantas estudiadas, ya que ésta mantiene una constante humedad relativa a lo largo de todo el año. La propuesta de la neblina como influyente en la fenología reproductiva podría aplicarse también para el comportamiento fenológico de rebrote y caída de hojas en las tres especies de ericáceas estudiadas.

Consecuencias de la alta nubosidad y neblina en los bosques nublados son los menores promedios de radiación e insolación en estos sistemas tropicales (Ataroff & Schwarzkopf 1992; Letts & Mulligan 2005; Williams-Linera 2003). Dado que las plantas requieren de la energía solar para sus procesos metabólicos (Azcon-Bieto y Talon 1993), una disminución en la radiación que llega a las plantas podría tener repercusiones en sus actividades fisiológicas y comportamiento. Teniendo como precedente la disminución de la radiación solar que llega a las plantas debido al cubrimiento total o parcial por neblina, se podría entonces suponer que el rebrote de hojas continuo en algunas plantas del bosque nublado podría corresponder a un aumento en el área foliar para captar la máxima radiación solar posible.

En cuanto a la continuidad de la caída de hojas, Seres y Ramírez (1990) perciben, en bosques nublados, que este evento “es paralelo a la formación de hojas nuevas e implica un proceso simultáneo con una tasa de renovación lenta y constante durante todo el año, de forma tal que las hojas viejas y secas son reemplazadas progresivamente por hojas nuevas”. Esta simultaneidad, sincronía y reemplazo en los eventos fenológicos de rebrote y caída de hojas también es percibido en las tres especies de ericácea estudiadas.

Patrones fenológicos reproductivos.

El comportamiento floral y frutal de algunas ericáceas ha sido observado en estudios fenológicos de comunidades vegetales en bosques nublados y enanos tropicales (Giraldo 1988; Nevling 1971).

C. adenophora florece varias veces al año, lo que concuerda con lo encontrado por Giraldo (1988) y por Nevling (1971) en *Psammisia debilis* y *Hornemannia racemosa* respectivamente, y con la floración de algunas ericáceas en el bosque de Zíngara (*Cavendishia quereme*, *Cavendishia nitens*, *Disterigma humboldtii*, *Macleania bullata*, *Psammisia* sp. nov. y *Thibaudia andrei*) que florecen esporádicamente (Luteyn 1983; Pedraza-Peñalosa 2010; obs. pers.). Sin embargo, no puede decirse que haya un patrón de floración; éste podría observarse si se tomaran datos fenológicos durante varios años.

El comportamiento floral en *D. cryptocalyx* y *S. cordifolium* fue continuo, no estacional y no periódico; por lo cual, no puede decirse que se haya presentado algún patrón fenológico floral en estas dos especies. Un ejemplo de floración continua en ericáceas ha sido reportado por Nevling (1971) en *Gonocalyx portoricensis*. Existen además otras plantas diferentes a ericáceas cuya floración es continua; tal es el caso de *Hedyosmum mexicanum* (Chloranthaceae) observada en un bosque nublado de México (Williams-Linera 1997).

En *D. cryptocalyx*, el número de flores abiertas es mucho menor que el número de botones, esto puede deberse a que muchas flores dejaron de ser contadas porque estaban marchitas. Por esta razón es importante agregar como dato fenológico el número de flores marchitas; así, la sumatoria de flores abiertas y flores marchitas podría ser más consistente con el número de botones por mes.

La relación entre la precipitación y el comportamiento floral de *C. adenophora*, *D. cryptocalyx*

y *S. cordifolium* no está bien definida, así como tampoco está bien definida su estacionalidad y periodicidad. Como se propuso en el caso de la fenología vegetativa, la presencia de neblina y la constante humedad en el bosque nublado de la finca Zíngara podría estar influyendo en el comportamiento floral de las tres especies.

Dado que la fructificación en *S. cordifolium* también fue continua y no se presentó un patrón definido, y ya que no hubo relación entre la precipitación y el comportamiento frutal, se podría tener en cuenta la propuesta anterior para referirse y explicar el comportamiento frutal en esta especie. En particular, la observación de un gran número de frutos verdes en contraste con un número pequeño de frutos maduros en *S. cordifolium*, se podría deber al consumo de frutos verdes por insectos fitófagos, hipótesis planteada por Herrera (1984), que sugiere que los insectos prefieren consumir frutos verdes, ya que así evitarían ser ingeridos por aves consumidoras de frutos maduros. Además los frutos de *S. cordifolium* se demoran en madurar aproximadamente cuatro meses (obs. pers.); así, la fruta verde podría experimentar mas daño al estar expuesta varios meses a los insectos fitófagos y a patógenos, lo que podría explicar la escasez de fruta madura (Koptur *et al.* 1988). Por otro lado, la frugivoría por aves también podría considerarse como otra causa probable del número bajo de frutos maduros; esta frugivoría podría haber ocurrido entre los conteos quincenales.

A diferencia de *S. cordifolium*, *D. cryptocalyx* no fructificó durante el periodo de estudio. Esta no fructificación y por lo tanto la no polinización de las flores pudiera ser un efecto por pérdida del polinizador (Kearns & Inouye 1997), o podría deberse a problemas en la polinización por daños en las flores realizados por robadores de néctar y consumidores de polen, a la pérdida de la atracción del polinizador debida a la disminución de néctar causada por los robadores de néctar (Murcia 2002), o a la gran frecuencia de la lluvia y a la alta humedad que diluye la concentración de néctar y disminuye el atractivo (Nevling 1971). Sin

embargo, estas propuestas deben ser evaluadas y confirmadas.

La neblina podría estar influyendo en el comportamiento fenológico frutal de *C. adenophora*, ya que en esta especie no hay una correlación entre la fructificación y la precipitación promedio mensual. Además, no puede determinarse la presencia de un patrón definido para la fructificación en esta especie; el patrón podría establecerse si, al igual que en la floración, los datos de fructificación fueran tomados durante más años.

Sincronía entre individuos de *C. adenophora*, *D. cryptocalyx* y *S. cordifolium*.

La sincronía aumenta en la medida en que los ciclos de floración y fructificación sean espaciados (Augspurger 1983); es más alta en bosques secos que en los bosques húmedos (Augspurger *op. cit.*; Frankie *et al.* 1974; Koptur *et al.* 1988), y es mayor en árboles que en arbolitos y arbustos (Opler *et al.* 1980). En este trabajo se encontraron porcentajes altos de sincronía floral entre individuos de *S. cordifolium* y *D. cryptocalyx*. Koptur *et al.* (*op. cit.*) observaron en un bosque nublado que varias especies de plantas de la familia Rubiaceae presentaban sincronía individual; así, durante la época de floración, más del 50 % de los individuos se encontraban florecidos. Sin embargo, y como se mencionó anteriormente, la sincronía no es común en bosques húmedos. La sincronía de floración puede ser ventajosa para la atracción del polinizador y el incremento del número de parejas potenciales dentro de una especie. Sin embargo, esto no aplicaría para ninguna de las dos especies tenidas en cuenta, ya que en *S. cordifolium* hubo un porcentaje alto de autopolinización y *D. cryptocalyx* no fue polinizada durante el periodo de estudio. En contraste, el comportamiento individual de floración y fructificación en *C. adenophora* fue asincrónico, lo que concuerda con la afirmación de que las

plantas en los bosques tropicales húmedos son altamente asincrónicas.

Visitantes florales, polinización y dispersión.

En general, las especies vegetales en bosques de gran altitud presentan alta autocompatibilidad, lo que podría ser explicado dadas las condiciones de tiempo impredecibles que se presentan en bosques húmedos montanos (Bawa 1990) que condicionan la polinización en algunas plantas, y por escasez de insectos polinizadores a causa de las temperaturas más bajas que en bosques de menores altitudes. También presentan alta autocompatibilidad las plantas pioneras (Bawa 1974). Las ericáceas en su mayoría son pioneras que colonizan fácilmente ambientes en restauración o áreas que han sido perturbadas y generalmente crecen en ambientes húmedos y fríos (Luteyn 2002). Así, algunas ericáceas, como es el ejemplo de *S. cordifolium* podrían reproducirse por autogamia. Otros ejemplos de autogamia en ericáceas son los de *Kalmia latifolia* y *Befaria resinosa*; sin embargo estas especies también pueden reproducirse mediante polinización cruzada, siempre y cuando el ambiente y la disponibilidad de polinizadores sean aptos para este tipo de reproducción (Melampy 1987, Rathcke & Real 1993). El tamaño pequeño de las flores y la ausencia de olor (Luteyn *op. cit.*) en *S. cordifolium* también pudieran preadaptar a esta planta para ésta reproducción.

A diferencia de *S. cordifolium*, *C. adenophora* es visitada y probablemente polinizada por colibríes. Aunque la polinización en ericáceas puede darse mediante distintos síndromes, la polinización por colibríes es la más común, y esto se debe específicamente a la coloración de las flores y su morfología tubular y a que las flores no tienen olor (Luteyn 1983, 2002). La polinización de ericáceas ha coevolucionado con los colibríes (Luteyn 2002). El pico de los colibríes es lo suficientemente largo para alcanzar el néctar que se encuentra en la base

de la flor, pasando por las anteras y alcanzando el polen. Han sido reportadas las visitas de *Coeligena coeligena* a especies del género *Cavendishia*, pero no han sido reportadas visitas de este colibrí a *C. adenophora*. Las otras tres especies de colibríes (*Adelomya melanogenys*, *Coeligena torquata* y *Florisuga mellivora*) observadas como visitantes en este estudio no han sido reportadas como visitantes a flores de plantas del género *Cavendishia*. Las ericáceas con frutos carnosos presumiblemente son consumidos por aves y por mamíferos pequeños (Salinas y Betancur 2005, Snow 1981). Así, los frutos verdes de *C. adenophora* fueron consumidos entre febrero y marzo por *Anisognathus somptuosus*.

Es probable que la reproducción en *D. cryptocalyx* sea asexual en el sitio de estudio. Esta especie florece todo el año; sin embargo, no hubo evidencia de polinización, ya que no se observaron visitas de animales ni hubo producción de frutos. Algunas especies de ericáceas se reproducen asexualmente mediante raíces adventicias, formando clones (Luteyn 2002). Nevling (1971) reporta alta reproducción asexual y floración prolongada en plantas, lo que podría indicar una adaptación que permita la reproducción sexual cada vez que se producen las condiciones adecuadas. La no polinización en esta especie también podría explicarse por la presencia de trips (Thysanoptera) que causan un daño evidente a las corolas de las flores (obs. pers.). Los trips se alimentan de polen, y en éste proceso pueden dañar los órganos reproductivos y corolas de las flores, haciéndolas poco atractivas al polinizador.

AGRADECIMIENTOS

A Philip Silverstone-Sopkin y a Manuel Giraldo-Gensini por la dirección y codirección de este trabajo; a quienes me acompañaron en campo; a mi madre, mi padre y mi hermana por su apoyo; a Wilmar Bolívar, Alan Giraldo y a la Fundación Samanea por sus aportes; y a la

CVC, especialmente a Saúl Ramírez y Marisol Alzate por facilitar los datos de precipitación de la estación pluviométrica de San Pablo.

LITERATURA CITADA

- Ataroff, M. and T. Schwarzkopf 1992. 'Leaf Production, Reproductive Patterns, Field Germination and Seedling Survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a Dioecious Understory Palm'. *Oecologia*, 92(2): 250-256.
- Ataroff, M. 2001. 'Venezuela'. Pags. 397-442 en: Kapelle, M. y A. Brown. *Bosques Nublados del Neotrópico*. Editorial IMBIO. Costa Rica. 704p.
- Augspurger, C.K. 1983. 'Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs'. *Biotropica*, 15(4): 257-267.
- Azcon-Bieto, J. y M. Talon 1993. *Fisiología y bioquímica vegetal*. Primera edición. McGraw Hill Interamericana de España. España. 581p.
- Bawa, K.S. 1974. 'Breeding Systems of Tree Species of a Lowland Tropical Community'. *Evolution*, 28(1): 85-92.
- Bawa, K.S. 1990. 'Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests'. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- Berlin, K.E., T.K. Pratt, J.C. Simon, and J.R. Kowalsky 2000. 'Plant phenology in a cloud forest on the island of Maui, Hawaii'. *Biotropica*, 32(1): 90-99.
- Bullock, S.H., J.H. Beach and K.S. Bawa 1983. 'Episodic Flowering and Sexual Dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rica Rain Forest'. *Ecology*, 64(2): 851-861.
- Croat, T.B. 1975. 'Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado island (Panamá Canal zone)'. *Biotropica*, 7(4): 270-277.
- Cuadros, H.V. 1978. 'Observaciones dendrológicas y fenológicas en algunos árboles del Bajo Calima, Departamento del Valle del Cauca, Colombia'. *Cespedesia*, 7(25-26): 61-71.
- Daubenmire, R. 1972. 'Phenology and Other Characteristics of Tropical Semi-Deciduous Forest in North-Western Costa Rica'. *Journal of Ecology*, 60(1): 147-170.
- Fournier, L.A. y S.D. Salas 1966. 'Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón'. *Revista de Biología Tropical*, 14: 75-85.
- Fournier, L.A. 1978. 'Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles'. *Cespedesia*, 7(25-26): 21-23.
- Fournier, L.A. y C. Charpantier 1978. 'El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de árboles tropicales'. *Cespedesia*, 7(25-26): 13-20.
- Frankie, G.W., H.G. Baker and P.A. Opler 1974. 'Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica'. *Journal of Ecology*, 62(3): 881-919.

- Gamba, D.L. 2010. 'Floración y fructificación de cinco especies de la comunidad vegetal del bosque de Alejandría (Risaralda, Colombia)'. Trabajo de grado. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Cali-Valle. 156p.
- Gentry, A.H. 1974. 'Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae'. *Biotropica*, 6(1): 64-68.
- Giraldo, J.E. 1988. 'Estudio fenológico de una comunidad vegetal en un bosque montano húmedo en la cordillera occidental'. Tesis de grado. Departamento de Biología. Universidad del Valle. Cali. Colombia.
- Hartshorn, G.S. 2002. 'Biogeografía de los bosques neotropicales'. Capítulo 3, pp. 59-81. en: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR Costa Rica. 692p.
- Herrera, C.M. 1984. 'Avian Interference of Insect Frugivory: An Exploration into the Plant-Bird-Fruit Pest Evolutionary Triad'. *Oikos*, 42(2): 203-210.
- Hilty, S.L. 1980. 'Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia'. *Biotropica*, 12(4): 292-306.
- Hilty, S.L. y W.L. Brown 2009. *Guía de las Aves de Colombia*. Segunda reimpresión. Asociación Colombiana de Ornitología (ACO). Colombia. 1030p.
- Hooghiemstra, H., T. Van Der Hammen y A. Cleef 2002. 'Paleoecología de la flora boscosa'. Capítulo 2. pp. 43-58. en: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica. 692p.
- Hudson, I.L. and M.R. Keatley 2010. *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*. Springer: Dordrecht. 521p.
- Kearns, C.A. and D.W. Inouye 1997. 'Pollinators, Flowering Plant, and Conservation Biology'. *BioScience*, 47(5): 297-307.
- Koptur, S., W.A. Haber, G.W. Frankie and H.G. Baker 1988. 'Studies of Shrub and Treelet Species in a Tropical Cloud Forest of Costa Rica'. *Journal of Tropical Ecology*, 4(4): 323-346.
- Larcher, W. 1977. *Ecofisiología vegetal*. Ediciones Omega. Barcelona. 305p.
- Letts, M.G. and M. Mulligan 2005. 'The Impact of Light Quality and Leaf Wetness on Photosynthesis in North-West Andean Tropical Montane Cloud Forest'. *Journal of Tropical Ecology*, 21(5): 549-557.
- Luteyn, J.L. 1983. 'Ericaceae: Part I. *Cavendishia*'. *Flora Neotropica*, 35: 1-289.
- Luteyn, J.L. 2002. 'Diversity, Adaptation, and Endemism in Neotropical Ericaceae: Biogeographical Patterns in Vaccinieae'. *The Botanical Review*, 68(1): 55-87.
- Luteyn, J.L. and P. Pedraza-Peñalosa 2007 onward. *Neotropical Blueberries* [Página web]. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. consultado: 01 de mayo de 2011. <http://www.nybg.org/bsci/res/lut2/>.
- Melampy, M.N. 1987. 'Flowering Phenology, Pollen Flow and Fruit Production in the Andean Shrub *Befaria resinosa*'. *Oecologia*, 73(2): 293-300.
- Murcia, C. 2002. 'Ecología de la polinización'. Capítulo 20. pp. 493-530. en: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica. 692p.

- Nevling, Jr. L.I. 1971. 'The Ecology of an Elfin Forest in Puerto Rico, 16. The Flowering Cycle and an Interpretation of its Seasonality'. *Journal of the Arnold Arboretum*, 52: 586-613.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie and H.G. Baker 1994. 'A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica'. *Biotropica*, 26(2): 141-159.
- Opler, P.A., H.G. Baker and G.W. Frankie 1980. 'Plant Reproductive Characteristics during Secondary Succession in Neotropical Lowland Forest Ecosystems'. *Biotropica*, Supplement: Tropical Succession, 12(2): 40-46.
- Parra, G. 1985. *Fenología de once especies arbóreas de la estación biológica del Vínculo (Buga-Valle)*. Proyecto de Investigación Colciencias e Inciva. 109p.
- Pedraza-Peñalosa, P. 2010. '*Disterigma* (Ericaceae: Vaccinieae)'. *Flora Neotropica*, 109: 1-125.
- Rathcke, B. and E. Lacey 1985. 'Phenological Patterns of Terrestrial Plants'. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179-214.
- Rathcke, B. and L. Real 1993. 'Autogamy and Inbreeding Depression in Mountain Laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae)'. *American Journal of Botany*, 80(2): 143-146.
- Rozzi, R., J.D. Molina y P. Miranda 1989. 'Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central'. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62: 75-84.
- Ruíz, A., M. Santos, J. Cavelier y P.J. Soriano 2000. 'Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia'. *Biotropica*, 32(3): 397-407.
- Salinas, N.R. y J. Betancur 2005. *Las ericáceas de la vertiente pacífica de Nariño, Colombia*. Primera edición. Instituto de Ciencias Naturales e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C. Colombia. 212p.
- Seres, A. y N. Ramírez 1990. 'Fenología Vegetativa de Monocotiledoneas del Bosque Nublado de Rancho Grande (Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela)'. *Ecotropicos*, 3(1): 1-11.
- Snow, D.W. 1981. 'Tropical Frugivorous Birds and Their Food Plants: A World Survey'. *Biotropica*, 13(1): 1-14.
- Vargas-Vallejo, P.M. 2007. 'Fenología reproductiva de *Drymonia teuseheri* y *Glossoloma schultzei* (Magnoliophyta: Gesneriaceae) en un bosque montano húmedo de la Cordillera Occidental'. Trabajo de grado. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Cali-Valle. 42p.
- Venegas, L.T. 1978. 'Metodología para observaciones fenológicas'. *Cespedesia*, 7(25-26): 25-32.
- Williams-Linera, G. 1997. 'Phenology of Deciduous and Broadleaved-Evergreen Tree Species in a Mexican Tropical Lower Montane Forest'. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(2): 115-127.
- Williams-Linera, G. y J. Meave 2002. 'Patrones fenológicos'. Capítulo 17. pp. 407-431. en: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica. 692p.
- Williams-Linera, G. 2003. 'Temporal and Spatial Phenological Variation of Understory Shrubs in a Tropical Montane Cloud Forest'. *Biotropica*, 35(1): 28-36.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4a ed. Prentice Hall. USA. 663p.

Tabla 1. Valores máximos de las características fenológicas vegetativas y reproductivas de *C. adenophora*.

Meses de observación	Hojas nuevas	Hojas caídas	Inflorescencias cerradas	Inflorescencias abiertas	Infrutescencias
Mar 2012					
Abr					
May		34,50±9,19			
Jun					
Jul					
Ago					
Sep					
Oct		32,50±0,71			
Nov					
Dic			16,33±19,76	21,67±27,06	
Ene 2013	53,50±34,65				
Feb					29,00±22,63

Tabla 2. Valores máximos de las características fenológicas vegetativas y reproductivas de *D. cryptocalyx*.

Meses de observación	Hojas nuevas	Hojas caídas	Botones	Flores abiertas
Feb 2012	174,50±37,48		249,50±84,15	
Mar		129,67±41,18		
Abr				
May				
Jun				
Jul	206,50±13,44			
Ago	193,00±26,87	128,00±42,42		
Sep				
Oct			314,00±41,00	
Nov				17,00±1,41
Dic			309,00±9,64	
Ene 2013				17,50±3,54

Tabla 3. Valores máximos de las características fenológicas vegetativas de *S. cordifolium*.

Meses de observación	Hojas nuevas	Hojas caídas
Feb 2012	142,00±104,65	141,00±24,04
Mar		
Abr		
May	142,00±38,18	
Jun		
Jul		149,50±86,97
Ago		162,00±72,12
Sep		
Oct		
Nov		
Dic	162,67±18.82	
Ene 2013		

Tabla 4. Valores máximos de las características fenológicas reproductivas de *S. cordifolium*.

Meses de observación	Botones	Flores abiertas	Frutos verdes	Frutos maduros
Feb 2012				
Mar				
Abr				
May				113,00±42,43
Jun				117,00±43,84
Jul				
Ago				
Sep				
Oct				
Nov	503,00±51,03			
Dic		148,00±10,44		
Ene 2013			755,50±40,31	

Figura 1. Relación entre precipitación promedio mensual y las características fenológicas vegetativas presentadas por las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *D. cryptocalyx* (b); *S. cordifolium*.(c).

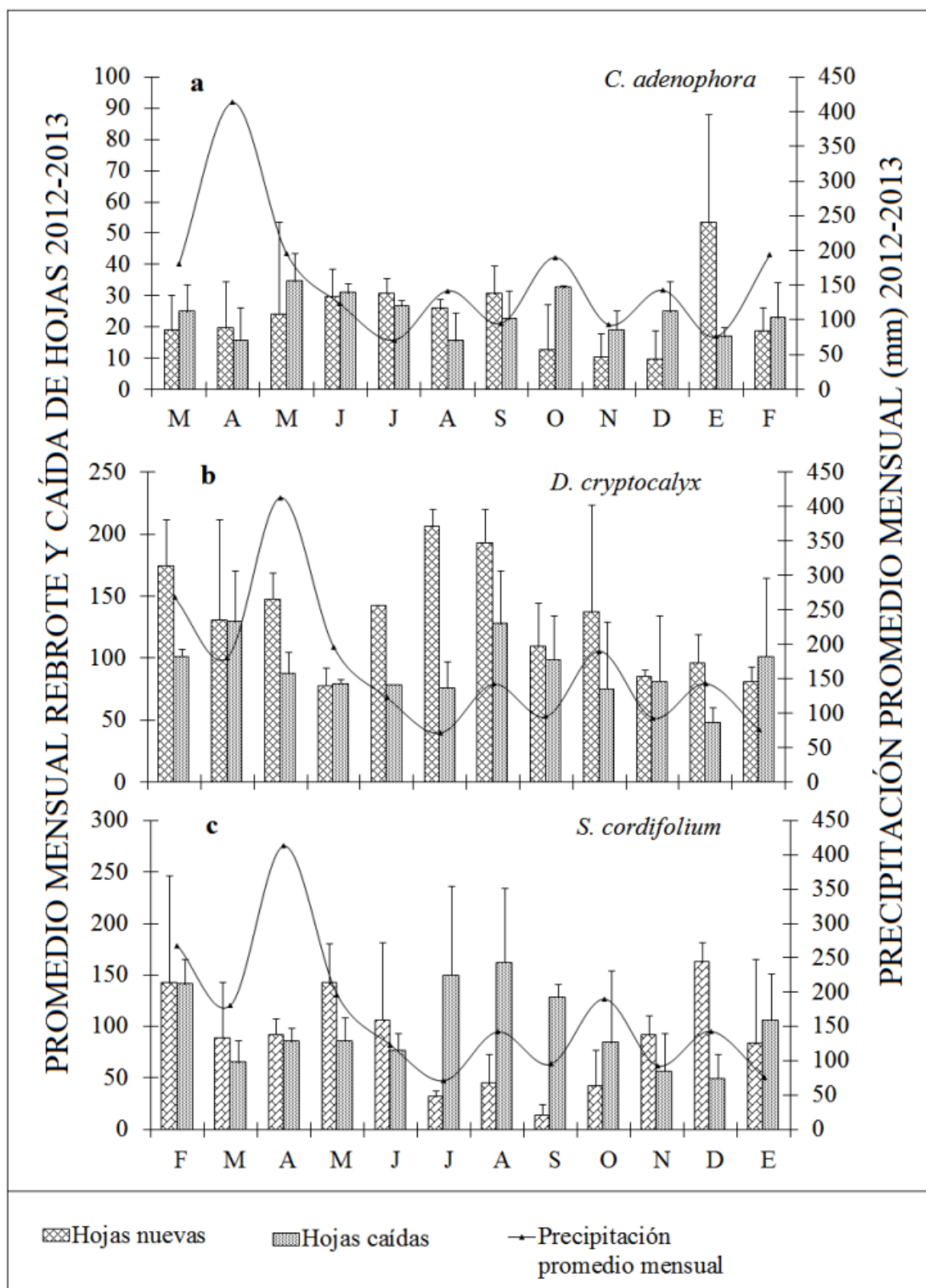
Figura 2. Relación entre precipitación promedio mensual y las características fenológicas reproductivas florales presentadas por las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *D. cryptocalyx* (b); *S. cordifolium*.(c).

Figura 3. Relación entre precipitación promedio mensual y las características fenológicas reproductivas frutales presentadas por las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *S. cordifolium*.(b).

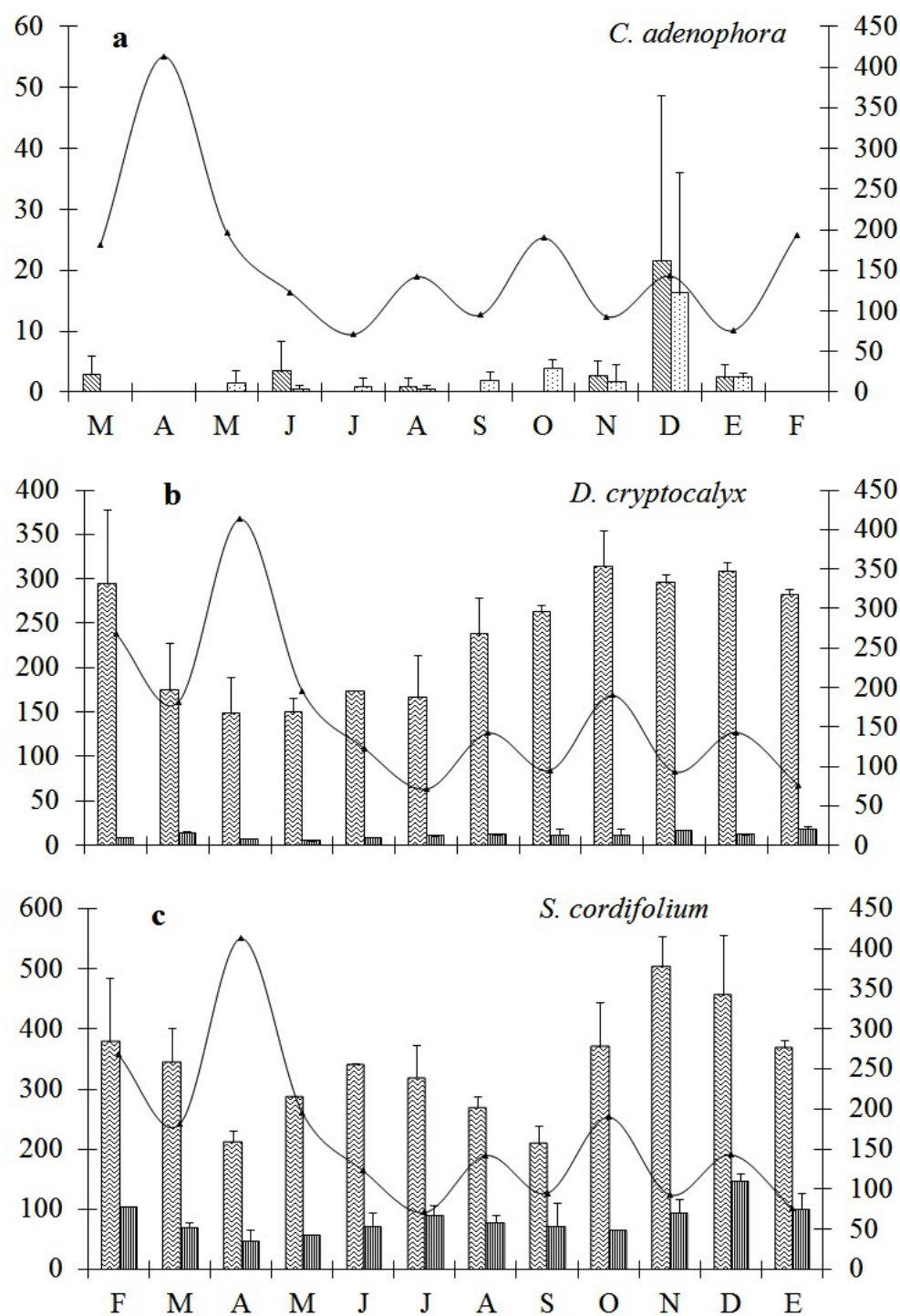
Figura 4. Sincronía de características fenológicas vegetativas entre los individuos observados en cada una de las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *D. cryptocalyx* (b); *S. cordifolium*.(c).

Figura 5. Sincronía de características fenológicas reproductivas florales entre los individuos observados en cada una de las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *D. cryptocalyx* (b); *S. cordifolium*.(c).

Figura 6. Sincronía de características fenológicas reproductivas frutales entre los individuos observados en cada una de las especies de ericáceas estudiadas: *C. adenophora* (a); *S. cordifolium*.(b).



PROMEDIOS MENSUALES NÚMERO DE INFLORESCENCIAS CERRADAS Y ABIERTAS, BOTONES Y FLORES ABIERTAS 2012-2013



PRECIPITACIÓN PROMEDIO MENSUAL (mm) 2012-2013

▨ Inflorescencia abierta ▩ Botones → Precipitación promedio mensual
 ▤ Inflorescencia cerrada ▦ Flores abiertas

