

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EL CICLO DE VIDA DE DOS ESPECIES ARBOREAS
TROPICALES DE DIFERENTES ESTADOS SUCESIONALES

Tesis que para obtener el título
de Biólogo presenta:

BLANCA AUREA GARCIA GUTIERREZ

México, D. F.

1 9 7 5 .

EL CICLO DE VIDA DE DOS ESPECIES
ARBOREAS TROPICALES DE DIFERENTES ESTADOS SUCESIONALES **

Por: Blanca Aurea García Gutiérrez*

CONTENIDO		Pág.
1. INTRODUCCION		1
2. ANTECEDENTES		3
3. METODOLOGIA		7
4. RESULTADOS		10
5. DISCUSION		62
6. AGRADECIMIENTOS		71
7. BIBLIOGRAFIA		72

* Del Instituto de Biología, Departamento de Botánica, UNAM.

** Este trabajo fué realizado gracias al apoyo económico proporcionado por el CONACyT, a través del Subsidio 029, y al Proyecto "Flora de Veracruz"; ambos del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM.

INTRODUCCION

Los ecosistemas tropicales se han visto ampliamente perturbados por las actividades del hombre, principalmente la agricultura y la ganadería, lo que ha traído consigo una gran reducción de las áreas que presentan vegetación primaria y un aumento considerable de las áreas cubiertas por vegetación secundaria. Las condiciones ambientales que prevalecen antes y después de que un área es perturbada son considerablemente diferentes, por lo que es de esperarse que las especies que se encuentran presentes antes y después de la perturbación muestren características distintas. ¿Cuáles son las características que permiten el establecimiento de las especies primarias y cuáles las que permiten el establecimiento de las secundarias?.

En el presente trabajo se estudian y comparan las características más importantes de los ciclos de vida de dos especies pertenecientes a la familia Bombacaceae que se encuentran en la selva alta perennifolia de la región de los Tuxtlas, Veracruz, con el objeto de establecer cuáles son las características que en cada caso permiten el establecimiento de estas especies; una de ellas es Bernoullia flammea, común en la vegetación primaria y la otra es Ochroma lagopus, típica de la vegetación secundaria.

Es importante señalar que el trabajo realizado se llevó a cabo siguiendo el modelo de estudio propuesto por Gómez-Pompa & Vázquez-Yanes (1974), o sea que se estudiaron por separado los diferentes estadios que involucran los ciclos de vida de las especies vegetales, tomando en cuenta que cada etapa está sujeta a diferentes presiones de selección, los autores han ejemplificado este modelo con la comparación de las características del ciclo de vida (Fig. 1) de especies vegetales primarias y secundarias, dicho modelo constituyó una herramienta de trabajo muy importante en el desarrollo del presente estudio.

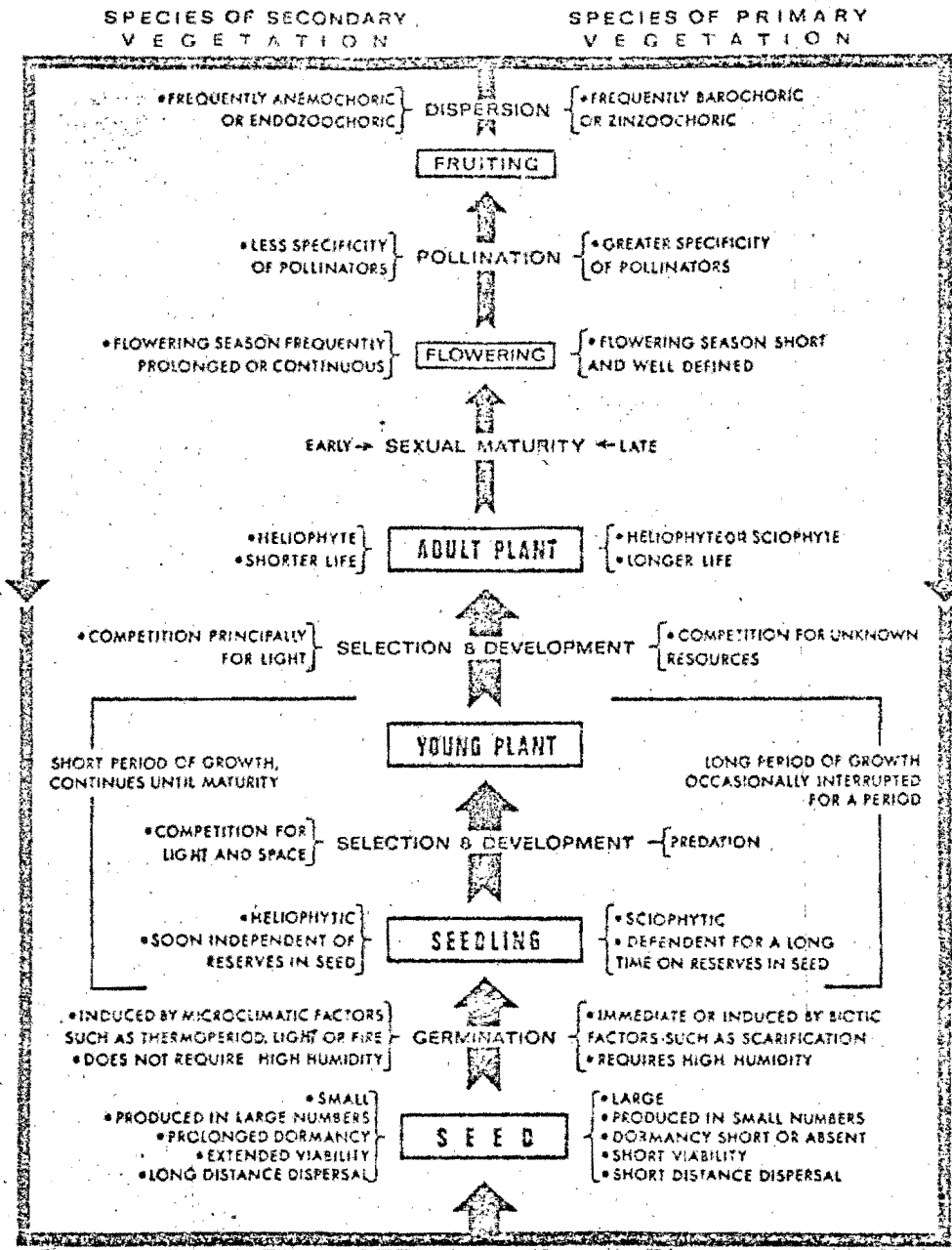


Figura 1. El ciclo de vida de las plantas. (Tomada de Gómez-Pompa & Vázquez-Yanes, 1974).

ANTECEDENTES

La sucesión ecológica puede definirse como un proceso ordenado del desarrollo de las comunidades que es razonablemente direccional y por lo tanto predecible. Cuando la sucesión parte de un contenido 0 de información se le denomina sucesión primaria (Margalef, 1968), pero cuando esta sucesión resulta de la modificación del medio ambiente físico por alguna perturbación, ya sea natural o humana, se denomina sucesión secundaria (Odum, 1969). Consideremos una vegetación "original" en una localidad dada, la cual se caracteriza por presentar ciertas especies, dicha vegetación representará un estado avanzado de la sucesión del ecosistema, si se modifica esta área la vegetación resultante se caracterizará por presentar ciertas especies y se puede considerar un estado joven de la sucesión, en base a esto se ha dado en llamar a ciertas especies primarias y a otras secundarias que se distinguen por las siguientes características: - Las especies primarias se caracterizan por estar adaptadas a vivir en forma relativamente estacionaria y por no ser desplazadas por otras especies en un lapso relativamente corto (o en ocasiones largo) de tiempo (50-100 años). Por el contrario las especies secundarias, conocidas también como nómadas, ruderales, etc., forman un grupo muy característico y bastante bien definido, generalmente son especies con ciclos de vida cortos de uno a unos cuantos años, aún cuando existen algunos que pueden vivir muchos años y alcanzar alturas considerables, sin embargo todas ellas en teoría, son substituidas con el tiempo, por las especies primarias (Gómez-Pompa, 1971).

Volvamos ahora a las características que acompañan cada etapa del desarrollo de los ecosistemas, ¿podemos predecir las características que desarrollarán las poblaciones o las comunidades en un ambiente dado durante las etapas de juventud y madurez del ecosistema?. Dado que la tendencia de todo organismo es asegurar su continuidad, todas las adaptaciones que contribuyan a este objetivo podrían considerarse una táctica. Una determinada táctica consistiría en una cierta combinación de caracteres presentes en una población dada. - Diferentes combinaciones pueden proporcionar a los individuos más o menos las mismas ventajas en un cierto ecosistema, en general no se encontrará una táctica óptima única, sino una serie de tácticas representadas por las diferentes poblaciones del ecosistema. La determinación de estas tácticas dependerá fundamentalmente de la información que posea el organismo, de los requerimientos para su desarrollo y del medio ambiente en que se encuentra, por lo que teóricamente podría esperarse que en determinadas situaciones ecológicas los organismos representen tácticas mas o menos equivalentes (Stearns, 1974).

Sobre los mecanismos involucrados en los procesos de evolución de los ecosistemas tropicales existen varios trabajos. Dobzhansky (1950) propone que la selección natural actúa en forma diferente en los trópicos que en las zonas templadas, argumentando que en las zonas templadas los factores limitantes son en su mayoría físicos, por lo cual serán los que afecten de manera importante la mortalidad, en tanto que en los ecosistemas tropicales las condiciones del medio am

biente son relativamente más estables, siendo esas determinantes - las interacciones bióticas, por lo cual la mortalidad estará más - directamente relacionada con las relaciones que se establecen entre los organismos, favoreciendo su habilidad competitiva. Estos conceptos han sido apoyados por los trabajos de McArthur (1962) y Lewontin (1965). (Trabajos citados en Stearns, 1974).

McArthur y Wilson (1967) tomando en cuenta los trabajos e ideas anteriores propusieron los términos selección r y selección K para los dos tipos de selección señalados anteriormente, que de hecho no se restringen a los trópicos y a las zonas templadas.

En vista de que el uso de estos términos ha sido muy discutido en los últimos años y ha dado lugar a interpretaciones erróneas, habría que señalar algunos puntos: Se debe visualizar siempre un continuo r-K de situaciones ecológicas en el que el extremo r representa un perfecto vacío ecológico, sin efectos de densidad y sin competencia, bajo esta situación la estrategia óptima es emplear toda la materia y la energía posibles en la reproducción, depositando una pequeña cantidad de energía en cada nuevo individuo y produciendo - de esta manera la mayor cantidad de prole posible, de aquí que la selección r conduzca a una alta productividad. El extremo K representa el extremo en el que los efectos de la densidad son máximos y la competencia fuerte, por lo que la estrategia óptima es emplear - toda la materia y energía disponibles en el mantenimiento y la producción de unos pocos individuos sumamente adaptados a sobrevivir - en el medio ambiente en que se encuentran. Ambos extremos son rara-

mente alcanzados, ya que en realidad ningún organismo es completamente K-seleccionado o r-seleccionado, por lo que la mayoría de -- las especies se encontrarán en una cierta posición, a lo largo de este continuo (Pianka, 1970). En realidad estos términos son rela -- tivos y su uso solo tiene sentido desde un punto de vista compara -- tivo (Gadgil y Solbrig, 1972), por lo que podemos hablar de un -- organismo mas r-seleccionado que otro pero no podemos hablar de -- referencia al medio ambiente, etc. un r-selec -- cionado por sí mismo.

Tomando como base las ideas antes expuestas, se han llevado a -- cabo ciertos intentos de establecer una serie de características -- atribuibles en las diferentes etapas del desarrollo de los ecosis -- temas, tanto en lo que se refiere al medio biótico como el físico -- (Budowsky, 1970; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; Odum, 1969; -- Stearns, 1974; Toledo, 1974).

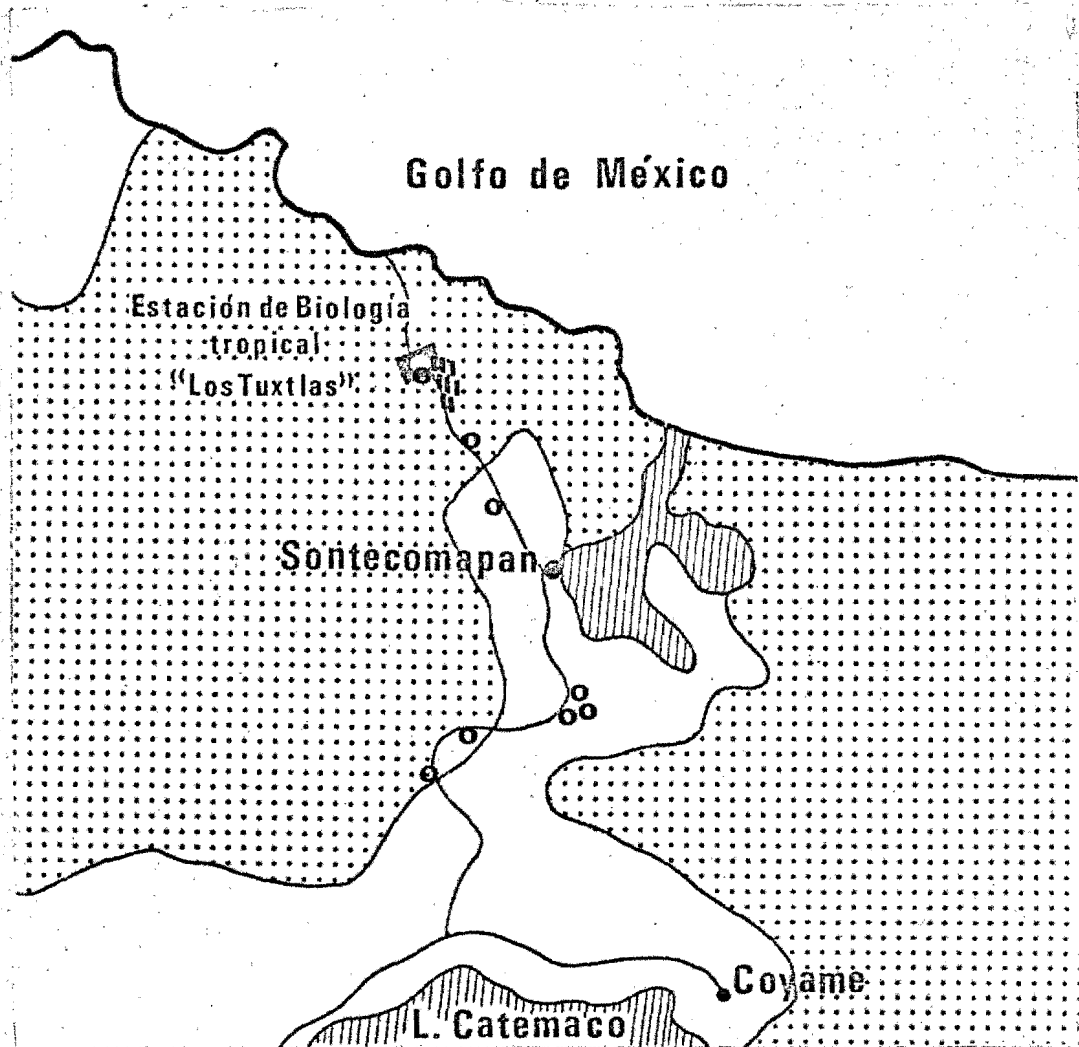
METODOLOGIA

Para llevar a cabo los objetivos propuestos en el presente trabajo, fué necesario obtener la mayor cantidad de información posible acerca de los ciclos biológicos de las dos especies estudiadas, por lo que el primer paso consistió en llevar a cabo una revisión bibliográfica extensiva que se realizó en su mayor parte en la biblioteca del Herbarium (Universidad de Harvard). con base en la información obtenida se diseñó el proyecto de trabajo a realizar en el campo, en el que se trató de obtener información sobre ciertos aspectos poco estudiados hasta ahora.

Las observaciones sobre floración y fructificación así como algunos experimentos sobre la polinización de ambas especies, se llevaron a cabo en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas de la Universidad Nacional Autónoma de México, localizada a 33 kilómetros al noreste de Catemáco en el estado de Veracruz, México (18° 32' N; 95° 04' W). La región de los Tuxtlas es un área cálida y lluviosa - que se encuentra cubierta en su mayor parte por selvas tropicales húmedas (selvas altas perennifolias, Miranda y Hernández X., 1963). De las dos estaciones meteorológicas más cercanas a la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Zapotitlán y Coyame aproximadamente a 36.5 y 17 kilómetros respectivamente, se han obtenido los siguientes datos (García, 1970):

	latitud	longitud	altitud	temperatura me- dia anual	precipitación anual
Coyame	18° 26'	95° 0'	340 mts.	23.4° C	4,419.8 mm
Zapotitlán	18° 33'	94° 46'	4 mts.	24.6° C	3,216.0 mm

La estación seca va de febrero a mayo, seguida de la estación de lluvias que se prolonga de junio a enero. Algunas otras observaciones sobre los aspectos antes mencionados se llevaron a cabo a lo largo del camino que va de Catemaco a la Estación de Biología. En el caso de Bernoullia flammea se seleccionaron 8 individuos tratando de cubrir varias posibilidades de ubicación (selva, áreas semi-abiertas y áreas abiertas), algunos de ellos se encontraban formando pequeñas poblaciones y otros se encontraban aislados. En el caso de Ochroma lagopus se seleccionaron también 8 individuos que se encontraban en dos poblaciones cercanas. La ubicación de los individuos de ambas especies se puede ver en la Figura No. 2. En la presentación de los resultados se amplían algunos detalles de los métodos empleados.



Bernoullia flammea ○

Ochroma lagopus |

Figura 2. Ubicación de los individuos de Bernoullia flammea y Ochroma lagopus estudiados.

RESULTADOSa) Bernoullia flammeaAdulto

Descripción.- (Basada principalmente en Pennington y Sarukhan, 1968; información adicional de Mills, 1957 y Record, 1939; e información adicional obtenida en las observaciones de campo).

Es un árbol hasta de 40 mts., y d.a.p., hasta de 2 mts., tronco cónico con contrafuertes grandes y bien desarrolladas, ramas ascendentes, copa angosta e irregular. La corteza es lisa o irregularmente fisurada de color moreno negruzco, en la parte interna es de color crema-amarillento cambiando a pardo-rojizo obscuro, con expansiones de parenquima fibrosa. El grosor total de la corteza es de 15 a 20 mm. La madera es de color crema amarillento cambiando a crema parduzco o café, con vasos muy grandes y rayos gruesos y conspicuos, muy ligera de peso pero más bien fuerte cuando se seca, de acabado no suave y se pudre al contacto con la tierra.

Las hojas digitado compuestas se encuentran dispuestas en espiral u opuestas, aglomeradas en las puntas de las ramas, miden de 15 a 35 cms. de largo incluyendo el pecíolo; presenta de 5 a 7 folíolos que miden de 5 x 1.5 a 18 x 7.5 cms. son oblanceolados o estrechamente elípticos, con el margen entero, el ápice acuminado, la base aguda o atenuada a veces decurrente, son verde amarillentos en el haz y más pálidos en el envés y glabros; los peciolos miden de 6 a 22 cms; los peciólulos de 3 a 10 mm., el pecíolo está pulvinado en ambos extremos (Fig. 3a). Esta especie es caducifolia en época

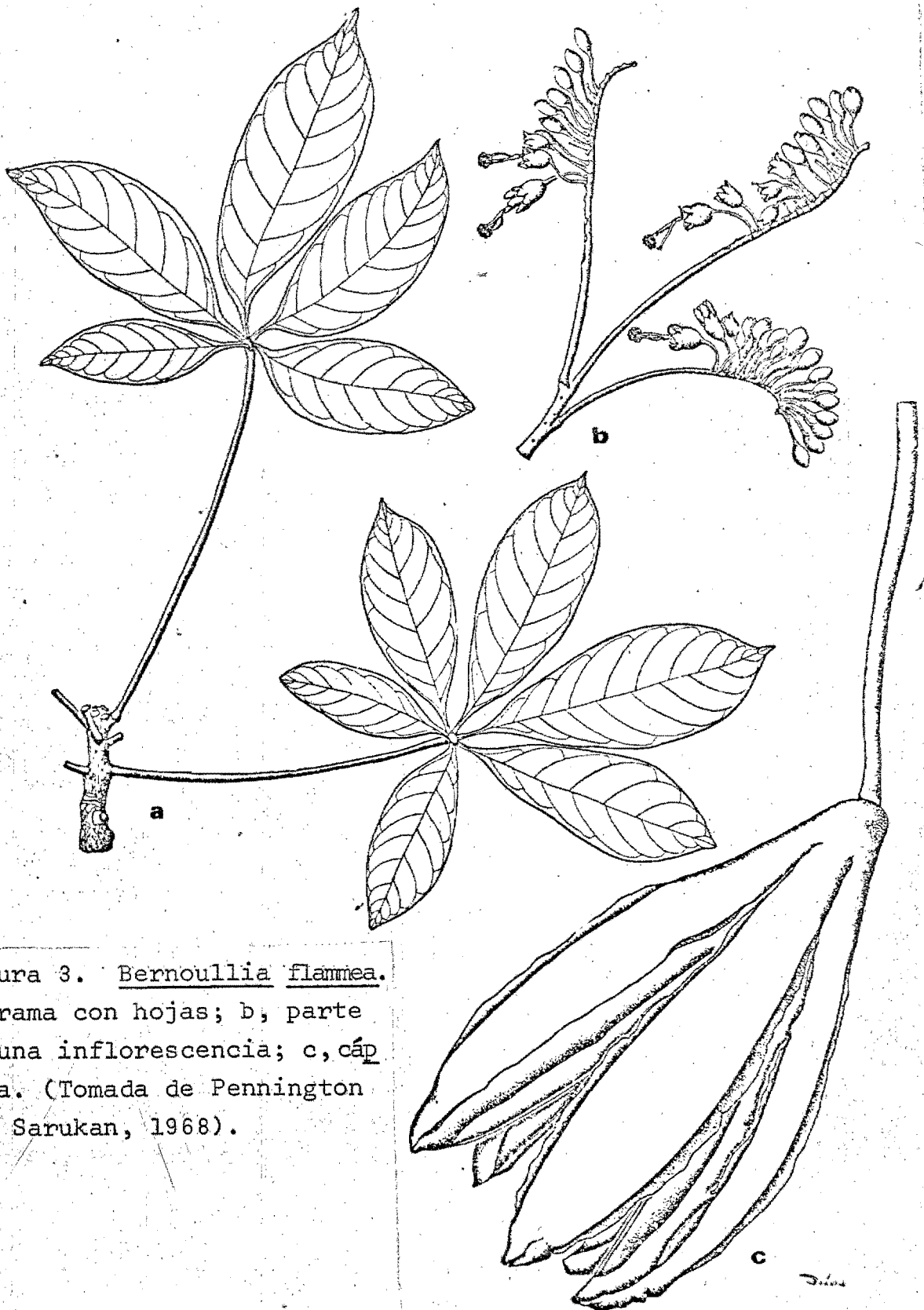


Figura 3. *Bernoullia flammea*.
 a, rama con hojas; b, parte
 de una inflorescencia; c, cáp
 sula. (Tomada de Pennington
 and Sarukan, 1968).

de sequía. Las flores son actinomorfas, con cáliz verde amarillento de 1 cm., de largo, cortamente tubular con 5 dientes triangulares, densamente puberulentos en la superficie interior, glabros en la exterior; posee 5 pétalos anaranjados de 1 cm., de largo, oblongos agudos, finamente pubescentes en la superficie interior; los estambres están unidos en un tubo estaminal estrecho hasta de 2 cms., de largo, unido en la base a los pétalos y dividido hacia un lado a la mitad, es pubescente en el exterior, portando en el ápice una masa de anteras sésiles; el ovario es semi-infero, con 5 lóculos multiovulares de forma ovoide y glabros. El estilo es grueso, glabro, un poco más corto que el tubo estaminal, terminando en 5 lóbulos estigmáticos delgados. Las flores se encuentran en panículas terminales con las ramas laterales en forma de cimas helicoidales, finamente pubescentes, hasta de 30 cms., de largo; pedicélos de 7 a 12 mm. de largo, producen un néctar color violáceo, inodoro (Fig. 3b). El fruto es una cápsula leñosa de 5 valvas, mide de 17 a 25 cms., de largo en pedúnculos que pueden medir hasta 30 cms., es de color pardo, brillante y glabro (Fig. 3c).

Distribución.— Se encuentra en México, Honduras Británicas, Guatemala, Honduras y Panamá (Mills, 1957; Record, 1939). En México: en la vertiente del Golfo de México se encuentra en la región de los Tuxtles, Ver., al norte de Chiapas y al sur de Tabasco; en la vertiente del Océano Pacífico se encuentra desde Jalisco hasta Chiapas (Fig.4); se presenta en suelos de origen volcánico y calizo. En la región de los Tuxtles es codominante de la selva alta perennifolia junto con -

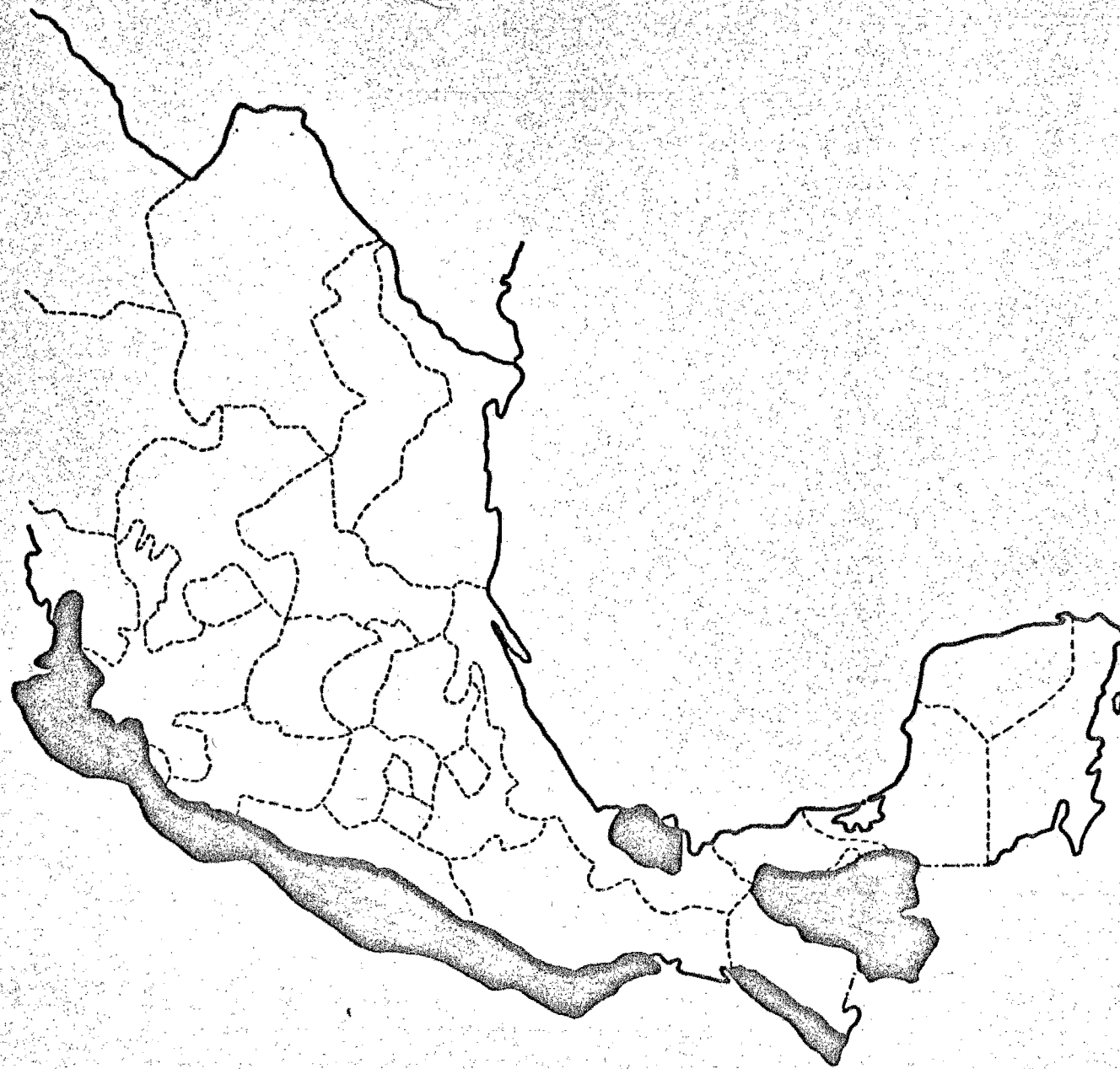


Figura 4. Distribución en México de la especie *Bernoullia flammea*,
(Tomada de Pennington & Sarukan, 1968).

varias especies de Ficus, en el norte de Chiapas y sur de Tabasco forma parte de la selva alta perennifolia de Terminalia amazonia, - Dialium guianense y Guatteria anomala (Pennington & Sarukhan, 1968).

Biología Floral

Período y duración de la floración.- En los Tuxtlas, Veracruz, el período de floración de esta especie es anual y coincide con la época seca, en su mayor parte dicho período comprende del mes de febrero a principios del mes de mayo. Durante este período los árboles son caducifolios. La estacionalidad que muestra la floración de esta especie es compartida por muchas otras especies de las comunidades de la misma región, en forma similar a lo que sucede en otros sitios de Centroamérica (Toledo, 1975a).

En la tabla No. 1, se presentan los resultados obtenidos en las observaciones detalladas que se llevaron a cabo, durante el período de floración de esta especie en 8 individuos, que coinciden ampliamente con los datos presentados por Pennington and Sarukhan (1968) y Toledo (1975a). De los 8 individuos, dos de ellos no florecieron; el cuadro nos muestra que el desarrollo de la floración es lento y continuo, con una duración de 13 a 18 semanas desde que aparecen los botones hasta que desaparecen las últimas flores, al mismo tiempo se pueden observar botones, flores y frutos en un mismo árbol; se observó también que de entre otros 30 individuos que se encontraban en un área de unos 40 kms² de la misma región, aproximadamente el 90% floreció durante esta época, dichos individuos se encontraban tanto en

zonas abiertas, como en áreas de vegetación bien conservada; es interesante notar que los dos individuos que no florecieron (1 y 7) se encontraban en zonas abiertas al igual que los individuos cuyas flores desaparecieron repentinamente debido muy probablemente a los nortes (2 y 3), los individuos 4, 5 y 6 se encontraban en zonas abiertas, pero no tan aislados como los anteriores (1, 7, 2 y 3). La Figura No. 5 muestra el número de inflorescencias en botón y en flor presentes durante el desarrollo de la floración, en 4 de los 8 individuos observados (4, 5, 6 y 8).

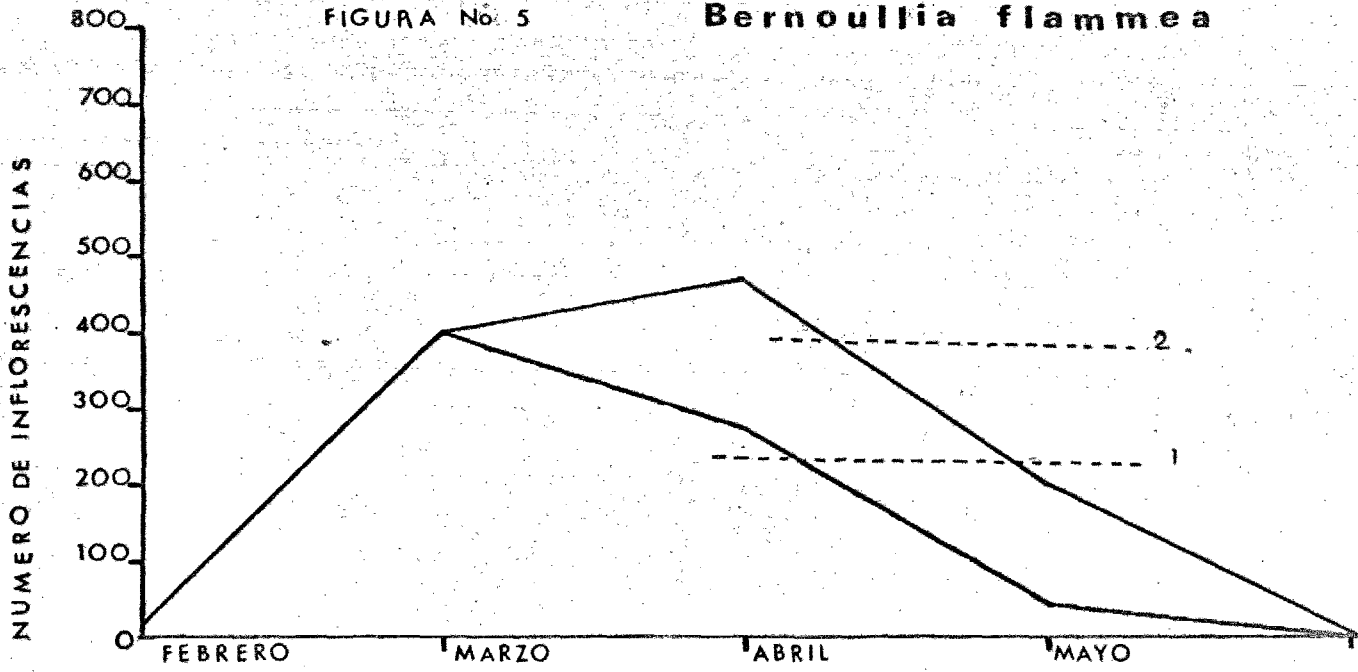
Mecanismo de la floración.- Al respecto no existe información bibliográfica y solo se presentan los datos obtenidos en este estudio. Las observaciones se llevaron a cabo diariamente por las mañanas durante 4 ó 5 días, en dos individuos, en dos ocasiones; los resultados no variaron de un individuo a otro ni de una a otra ocasión. Las flores que se encuentran en una cima helicoidal se desarrollan en dirección de la base al ápice, se pudieron distinguir varias etapas, cada una de las cuales se lleva a cabo, por lo general, en un par de flores contiguas, presentándose la siguiente secuencia: una vez que están maduros los dos primeros botones se abren las dos primeras flores (probablemente al amanecer), cuyo tubo estaminal mide aproximadamente la mitad de su longitud total (1 cm.) el pistilo se encuentra en una posición inclinada, las flores presentan abundante polen, pero durante este primer día que permanecen abiertas no producen nectar, al siguiente día las flores permanecen abiertas, el tubo estaminal alcanza su máxima longitud (2 cms.) y producen abundante nectar que incluso escurre hacia fuera de la corola y cuyo color iridiscente contrasta fuer-

FIGURA N° 5

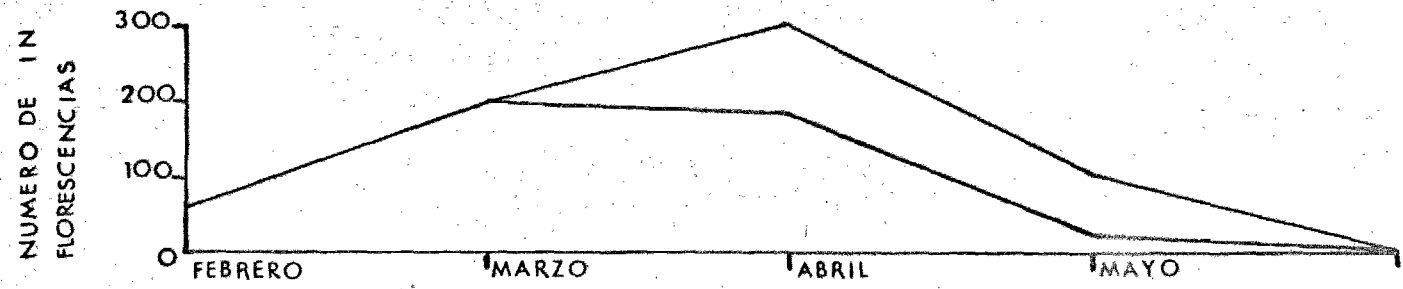
Bernoullia flammea

FLORES EN BOTON 1
 FLORES ABIERTAS 2

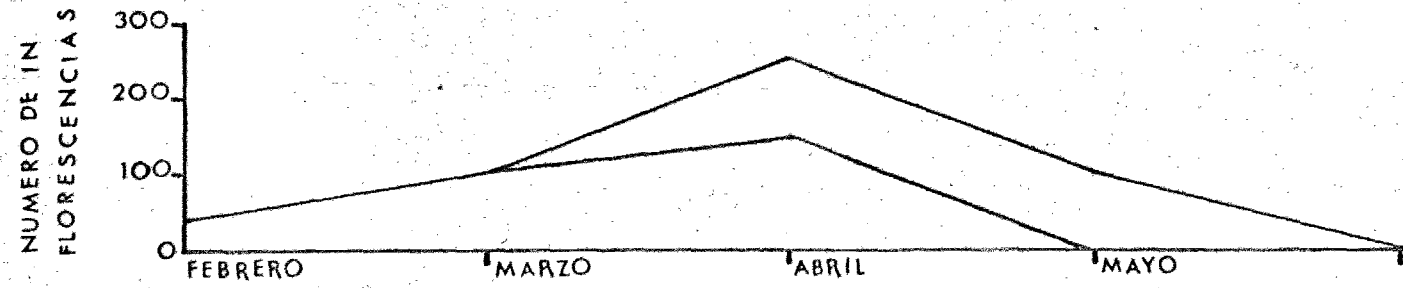
N 6



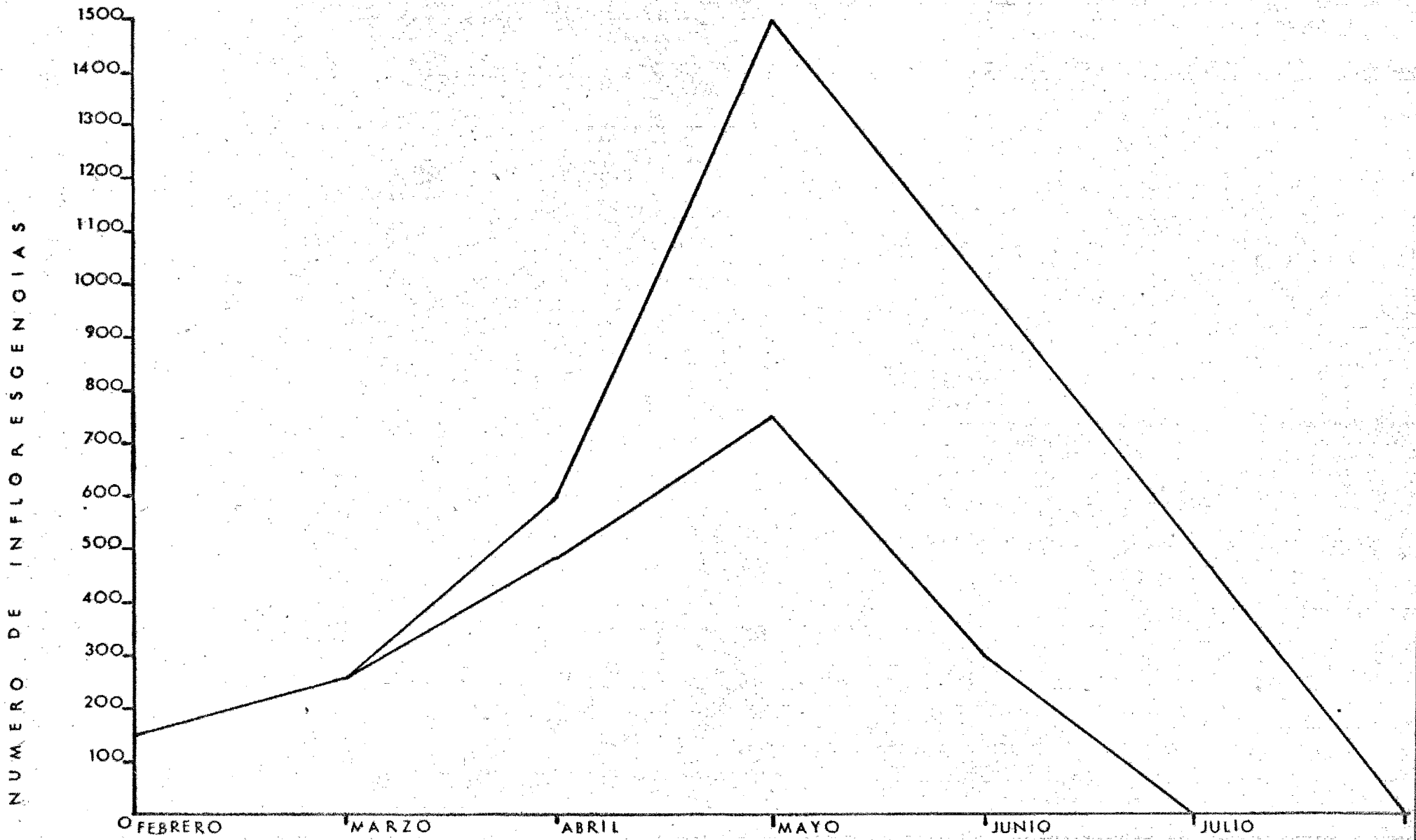
N 5



N 4



NUMERO 8



temente con el color naranja de las flores, el nectar es tomado por sus visitantes muy temprano (antes de las 9 a.m.) los cuales remueven el polen. Lo más probable es que la polinización se lleve a cabo durante la mañana de este día, porque hacia las 10 a.m., la mayoría de los estigmas observados (en esta etapa) presentan la punta cerrada y de color café oscuro, lo cual puede significar que la flor ha sido polinizada o que el pistilo ya no se encuentra fértil, al siguiente día las dos flores se encuentran prácticamente secas y al siguiente han caído el tubo estaminal el estigma y la corola, quedando los dos ovarios que por lo general caen uno o dos días después. Esta secuencia es seguida por el par de botones siguientes, es decir que cada día se abre el par contiguo, de tal manera que en una sola cima podemos encontrar al mismo tiempo todas las etapas que se han señalado (Fig. 6). Así, en dirección de adentro hacia fuera tendremos: a) las huellas de dos ovarios que han caído hace 4 ó 5 días, b) dos ovarios que se fecundaron hace tres o cuatro días aproximadamente, c) dos flores prácticamente secas que se abrieron hace 2 días, d) dos flores abiertas con abundante polen y abundante nectar que abrieron un día antes, e) dos flores que han abierto el día que se hace la observación, f) dos botones que abrirán al día siguiente de haber hecho la observación. En la figura No. 7 se observan las diferentes etapas de una flor.

Número máximo de flores producidas por cada árbol.- Este dato se obtuvo para 6 individuos de la siguiente manera: por medio de observaciones directas se contó el número máximo (aproximado) de las inflorescencias que produjo cada individuo, se obtuvo un promedio de las

temente con el color naranja de las flores, el nectar es tomado por sus visitantes muy temprano (antes de las 9 a.m.) los cuales remueven el polen. Lo más probable es que la polinización se lleve a cabo durante la mañana de este día, porque hacia las 10 a.m., la mayoría de los estigmas observados (en esta etapa) presentan la punta cerrada y de color café oscuro, lo cual puede significar que la flor ha sido polinizada o que el pistilo ya no se encuentra fértil, al siguiente día las dos flores se encuentran prácticamente secas y al siguiente han caído el tubo estaminal el estigma y la corola, quedando los dos ovarios que por lo general caen uno o dos días después. Esta secuencia es seguida por el par de botones siguientes, es decir que cada día se abre el par contiguo, de tal manera que en una sola cima podemos encontrar al mismo tiempo todas las etapas que se han señalado (Fig. 6). Así, en dirección de adentro hacia fuera tendremos: a) las huellas de dos ovarios que han caído hace 4 ó 5 días, b) dos ovarios que se fecundaron hace tres o cuatro días aproximadamente, c) dos flores prácticamente secas que se abrieron hace 2 días, d) dos flores abiertas con abundante polen y abundante nectar que -- abrieron un día antes, e) dos flores que han abierto el día que se hace la observación, f) dos botones que abrirán al día siguiente de haber hecho la observación. En la figura No. 7 se observan las diferentes etapas de una flor.

Número máximo de flores producidas por cada árbol.- Este dato se obtuvo para 6 individuos de la siguiente manera: por medio de observaciones directas se contó el número máximo (aproximado) de las inflorescencias que produjo cada individuo, se obtuvo un promedio de las

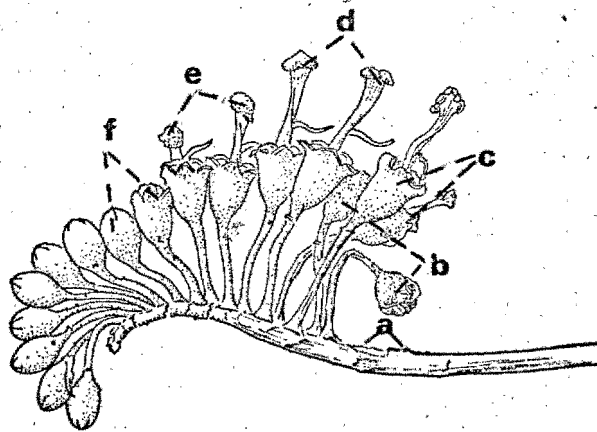


Figura 6. Desarrollo de las flores a lo largo de una panícula

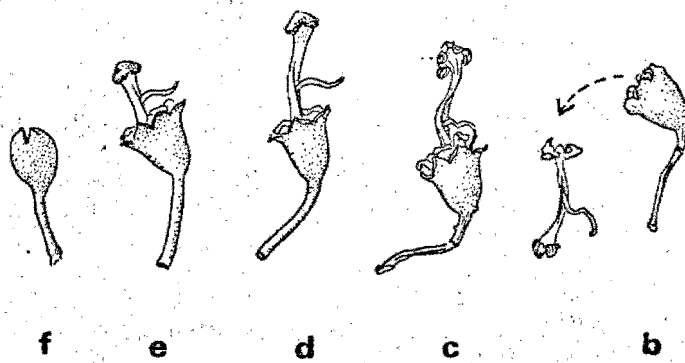


Figura 7. Diferentes etapas de la apertura de una flor.

flores que se encuentran en cada cima helicoidal ~~.....~~, este promedio se multiplicó por el promedio de panículas que presenta cada inflorescencia, lo que nos proporcionó el número promedio de las flores que produce cada inflorescencia que se multiplicó por el número de inflorescencias que produjo cada individuo, el individuo que floreció más profusamente (No. 8) se encontraba en un área de selva bien conservada.

Individuos	Número máximo de inflorescencias producidas		Número promedio de flores por inflorescencia	Número máximo de flores producidas por cada individuo
2	14	x	476	6,664
3	85	x	476	40,460
4	250	x	476	119,000
5	300	x	476	142,800
6	475	x	476	226,100
8	1,500	x	476	714,000

Flores polinizadas.- Se considera que una flor es polinizada con éxito cuando da lugar a un fruto que puede desarrollarse normalmente. De los seis individuos que florecieron solo cuatro formaron frutos.

Individuos	Número de flores producidas por cada individuo	% de flores polinizadas con éxito (frutos)
4	119,000	0.023 (28)
5	142,000	0.025 (36)
6	226,000	0.001 (3)
8	714,000	0.003 (25)

Tipo de reproducción.- Bernoullia flammea es una especie que presenta los dos sexos en la misma flor pero hasta la fecha no se sabe nada sobre su tipo de reproducción, es decir si es autocompatible o autoincompatible, si lleva a cabo autopolinización obligatoria o si presenta polinización cruzada y en este caso con que frecuencia y con que resultados. Con el objeto de obtener algunas informaciones al respecto se llevaron a cabo algunos experimentos de polinización artificial; se usó papel celofán para cubrir los botones y solo se retiró para efectuar la polinización artificial que se llevó a cabo durante la mañana (10.00 a.m.) del primero y segundo días que la flor permanece abierta, los experimentos se llevaron a cabo solamente en las ramas bajas de dos individuos que se encontraban semiaislados ya que dada la altura de estos árboles es difícil tener acceso a las inflorescencias. Se incluyeron las siguientes variantes:

- A) Control, solamente se marcaron algunas flores al azar para checar la polinización abierta.
- B) Autopolinización natural, en este caso las flores permanecieron tapadas todo el tiempo, sin efectuarse ningún tratamiento.
- C) Autopolinización artificial, las flores fueron polinizadas con polen de la misma flor.
- D) Polinización cruzada, las flores se polinizaron con polen de otro individuo, la contaminación con polen propio no pudo controlarse, dada la disposición del tubo polínico y del estigma, el tamaño y la fragilidad de la flor.

Para cada variante se tomaron en cuenta de 25 a 50 flores. En ningún caso se formaron frutos, sin embargo estos resultados no permiten llevar a cabo ninguna conclusión ya que la causa principal de esto pudo deberse principalmente al porcentaje tan bajo de polinización efectiva que se observó en esta especie, comparado con el número de flores que produce cada individuo (ver pág.19.), por lo que en experimentos futuros se debe tomar en cuenta un número mucho mayor de flores.

Polinización

Toledo (1975b) reporta que las flores de Bernoullia Flammea de la región de los Tuxtlas, Veracruz son visitadas por diversos insectos, 4 especies de colibríes y 18 especies de otras aves, las observaciones que llevó a cabo demuestran que tanto los insectos como los colibríes son irrelevantes para la polinización, no así las demás aves que van en busca del nectar de las flores, ciertas características como: las flores son de color naranja, inoloras y producen abundante nectar, se encuentran dispuestas hacia dentro de la inflorescencia cuyos pedúnculos son también de color naranja y fuertes, encontrándose siempre en posición horizontal por lo que pueden ser usadas como perchas, dada la disposición de las flores el tubo polínico impregna el cuello, el pecho y algunas veces la cola de abundante polen, todo esto hace de Bernoullia flammea un caso extraordinario de polinización por aves no colibríes en América tropical. A continuación se presenta una lista de las aves que visitan esta especie (Toledo, 1975b).

Aves Percheras

Aratinga astecCenturus aurifronsTityra semifasciataPsilorhinus mexicanusCampylorhynchus zonatusDendroica virensDendroica sp.Cassidix mexicanusDives divesGymnostinops montezumaeIcterus spuriusIcterus galbulaIcterus prothemelasCyanerpes cyaneusPiranga rubraThraupis abbasThraupis virensEuphonia sp.

Colibries:

Amazilia candidaAmazilia tzacatlPhaethornis longuemareusAnthracothorax prevostii

Mecanismo de la polinización.- Tomando en cuanto el desarrollo de la abertura de las flores a lo largo de la panícula y el hecho de que sean polinizadas por aves, el mecanismo de la polinización muy probablemente puede ser el siguiente: las aves llegan y se posan en las inflorescencias en busca de néctar, solo el par de flores que se abrieron un día antes (Fig. 6d) son las que presentan néctar, al tomarlo el ave se impregna el cuello y el pecho con polen del par anterior de flores (Fig. 6c), si el ave busca néctar en el siguiente par de flores (Fig. 6e) no encontrará, pero habrá puesto en contacto el cuello y el pecho con el par de flores que contiene néctar y que representan el estadio más apropiado para que se lleve a cabo la polinización, por otra parte, la disposición del pistilo -

y del tubo polínico permite que por leves movimientos, - - provocados por el viento o por las aves al tomar el néctar, el polen caiga y se ponga en contacto con el estigma, en ambos casos las aves promoverían la autogamia, en caso de que la especie fuera autocompatible. Las aves visitan otros árboles y el polen queda adherido al plumaje, por lo que podrían promover la polinización cruzada en caso de que la especie fuera autoincompatible.

Fructificación

La tabla No. 2, muestra los datos obtenidos en las observaciones sobre el período de fructificación en 8 individuos (los mismos en los que se observó la floración), de los cuales solo 6 florecieron y solo 4 formaron frutos. Como se observa en la tabla el desarrollo de la fructificación, dura de 16 a 20 semanas.

Algunos frutos se abren a los 2 ó 3 meses de que la flor fue fecundada, otros frutos tardan más tiempo en abrir. Un dato importante es que la mayoría de los frutos (28) producidos el año anterior a las observaciones, por el individuo No. 8, habían caído cerrados, así como algunos frutos producidos también el año anterior por los individuos 2 y 3. El tamaño promedio de los frutos de 12 cms.

Número de frutos producidos por cada árbol.- Durante las observaciones hechas se encontró que no todos los frutos que se forman llegan a la madurez, los frutos que caen antes de estar maduros son todavía de color verde y miden menos de 10 cms., solo se consideraron los frutos que alcanzaron su tamaño máximo y tienen una buena proba

TABLA No. 2

INDIVIDUOS

E F M A M J J A S O N D

1

NO HUBO FLORACION

2

HUBO FLORACION, NO SE FORMARON FRUTOS

3

HUBO FLORACION, NO SE FORMARON FRUTOS

4

●●●●●●●●

5

●●●●●●●●●●

6

●●●●●

7

NO HUBO FLORACION

8

●●●●●●●●●●●●

FRUTOS JOVENES PRESENTES *

FRUTOS MADUROS PRESENTES ●

bilidad de llegar a la madurez.

Individuos	Número de frutos	Número de frutos que llegaron a la madurez	Número de frutos que llegaron a la madurez el -- año anterior.
1	0	0	50
2	0	0	68
3	0	0	9
4	40	28	-
5	42	36	-
6	12	3	-
7	0	0	-
8	32	25	41

Semillas

Descripción.- Las semillas son aladas (Fig. 8.), miden de 5 a 7 cms. incluyendo el ala y entre 1 x 1 y 1.5 y 1.5 cms. sin incluirla, la cubierta exterior es frágil y seca de color café, las semillas son de color moreno amarillentas, el endospermo es de color blanco. El peso promedio de una semilla es .2 grs.

Número de semillas producidas por fruto y por árbol.- Se calculó el número promedio de las semillas que contienen los frutos y se multiplicó por el número de frutos que produjo cada individuo, a continuación se presentan los datos obtenidos para los 4 individuos que formaron frutos la estación en la que se llevaron a cabo las observa

ciones y algunos datos del año anterior.

Número promedio de semillas que contiene cada fruto.- 48.

Individuos	Número de semillas producidas por cada individuo	Datos del año anterior
1	0	2,400
2	0	3,264
3	0	432
4	1,296	
5	1,584	
6	144	
7	0	
8	1,200	1,968

Dispersión

En las observaciones llevadas a cabo se encontró que algunos frutos se abren en el árbol, dejando salir las semillas aladas que son relativamente grandes (5 a 7 cms), el viento constituye su principal agente dispersor pero debido a su peso, a la manera en que se disponen las semillas en el fruto y la forma en que estos se abren es muy probable que no puedan dispersarse a grandes distancias.

Los frutos se van abriendo en un lapso de aproximadamente 3 meses o mas.

Germinación

En experimentos llevados a cabo con semillas de Bernoullia flamea

de la región de los Tuxtlas, Veracruz, en condiciones de laboratorio, Moreno (1973) encontró que a una temperatura de 17 a 22° C las semillas presentan una viabilidad inicial baja (28% de germinación), pero el porcentaje de germinación se mantiene más o menos constante durante un año después de colectadas las semillas: 36% a los 240 días y 36% a los 360 días. La duración de la viabilidad es desconocida, pero dada la fragilidad de la testa es de suponer que sea relativamente corta.

Plántula

Se obtuvieron algunas plántulas a partir de semillas colectadas en la región de los Tuxtlas, Veracruz, no se observó su desarrollo, solo se presentan los datos obtenidos después de 1 mes de la germinación, a esta edad los cotiledones alcanzan un diámetro de 5 cms., y la plántula una altura de 15 cms., (Fig. 9), las semillas se pusieron a germinar en vermiculita dentro de una cámara con una temperatura constante de 26°C \pm 2°C (Moreno, comunicación personal).

b) Ochroma logopus

Adulto

Descripción.— Basada principalmente en Pennington y Sarukhán, 1968; información adicional de Record, 1939 y Robyns, 1964; e información adicional obtenida en observaciones de campo).

Es un árbol de 10 a 30 mts. de alto y d.a.p. de .90 a 1.80 mts., tronco recto, con pocas ramas ascendentes y esparcidas formando una copa abierta e irregular, la corteza externa es lisa con algunas cicatrices lineares protuberantes de color pardo a pardo -- grisáceo, con lenticelas pequeñas, suberificadas y protu-

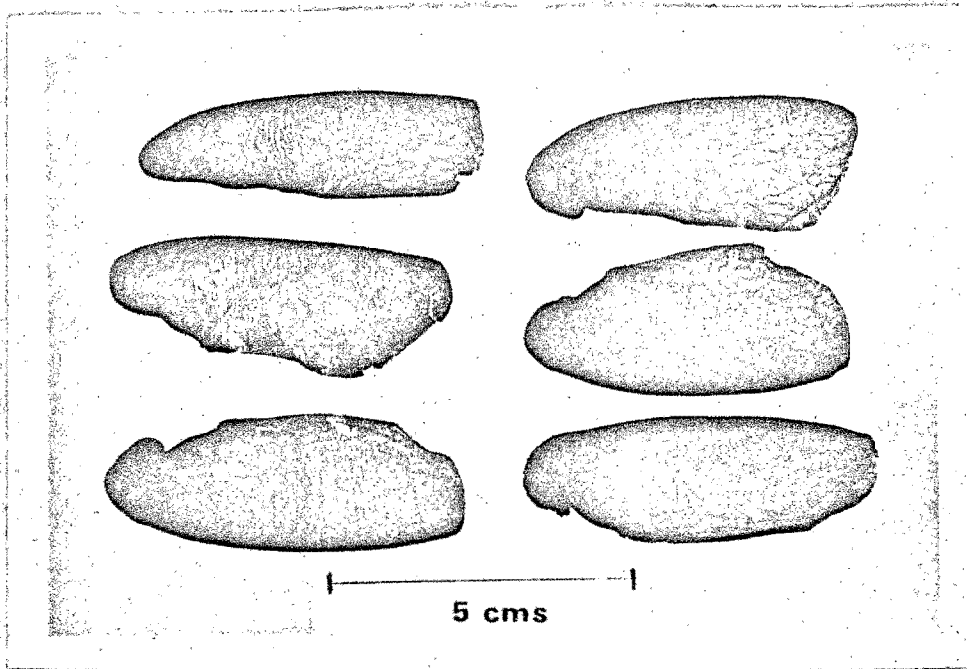


Figura 8. Bernoullia flammea, semillas.

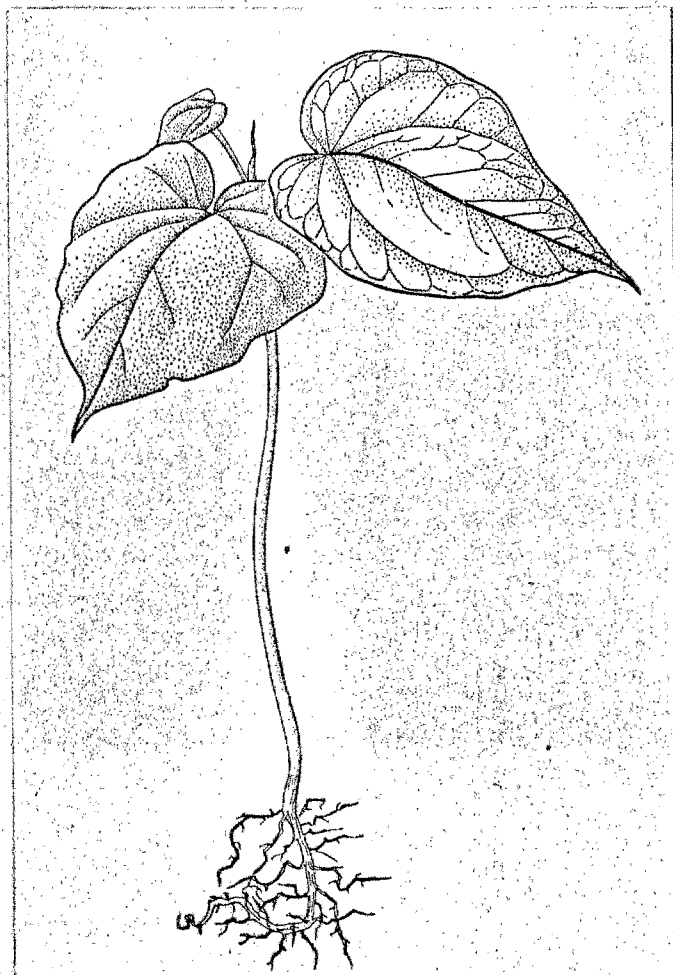


Figura 9. Bernoullia flammea, plántula.

berantes. La corteza interna es de color crema amarillento o rosado y fibrosa; el grosor total mide de 8 a 12 mm. La altura es de color blanco o crema amarillento con vasos grandes y rayos notables, el duramen es de color café o pardo, madera muy ligera y suave, las ramas jóvenes exudan una abundante goma pegajosa.

Las hojas (Fig. 10a) presentan yemas grandes cubiertas por grandes estípulas foliáceas de color pardo rojizas con abundantes pelos estrellados; las estípulas son dos y miden hasta 2 cms. de largo, foliáceas, ovadas, caedizas; las hojas se encuentran dispuestas en espiral, son simples, las láminas miden de 13 x 13 a 35 x 35 cms. anchamente ovadas a ligeramente trilobadas, con el margen entero o repando, ápice obtuso o agudo, base cordada. Las hojas son de color verde oscuro y brillante, casi glabras en el haz, de color verde grisáceo o gris amarillento con pubescencia estrellada densa en el envés; presentan de 5 a 7 nervaduras principales que se originan en la base de la hoja y son muy prominentes en el envés, los peciolo miden de 7 a 25 cms. de largo y están cubiertos de densos pelos estrellados. Los árboles de esta especie pierden entre el 50 y el 75% de las hojas en época de sequía.

Las flores (Fig. 10b) son solitarias, axilares, sobre pedúnculos pubescentes hasta de 20 cms., de largo; flores ligeramente perfumadas, actinomorfas, de 10 a 17 cms. de largo; cáliz de color rojo a guinda de 7 a 12 cms. de largo, infundibuliforme, con 5 lóbulos imbrincados, grandes, triangulares a orbiculares, con densos pelos estrellados en la superficie externa; pétalos blancos con los bor-

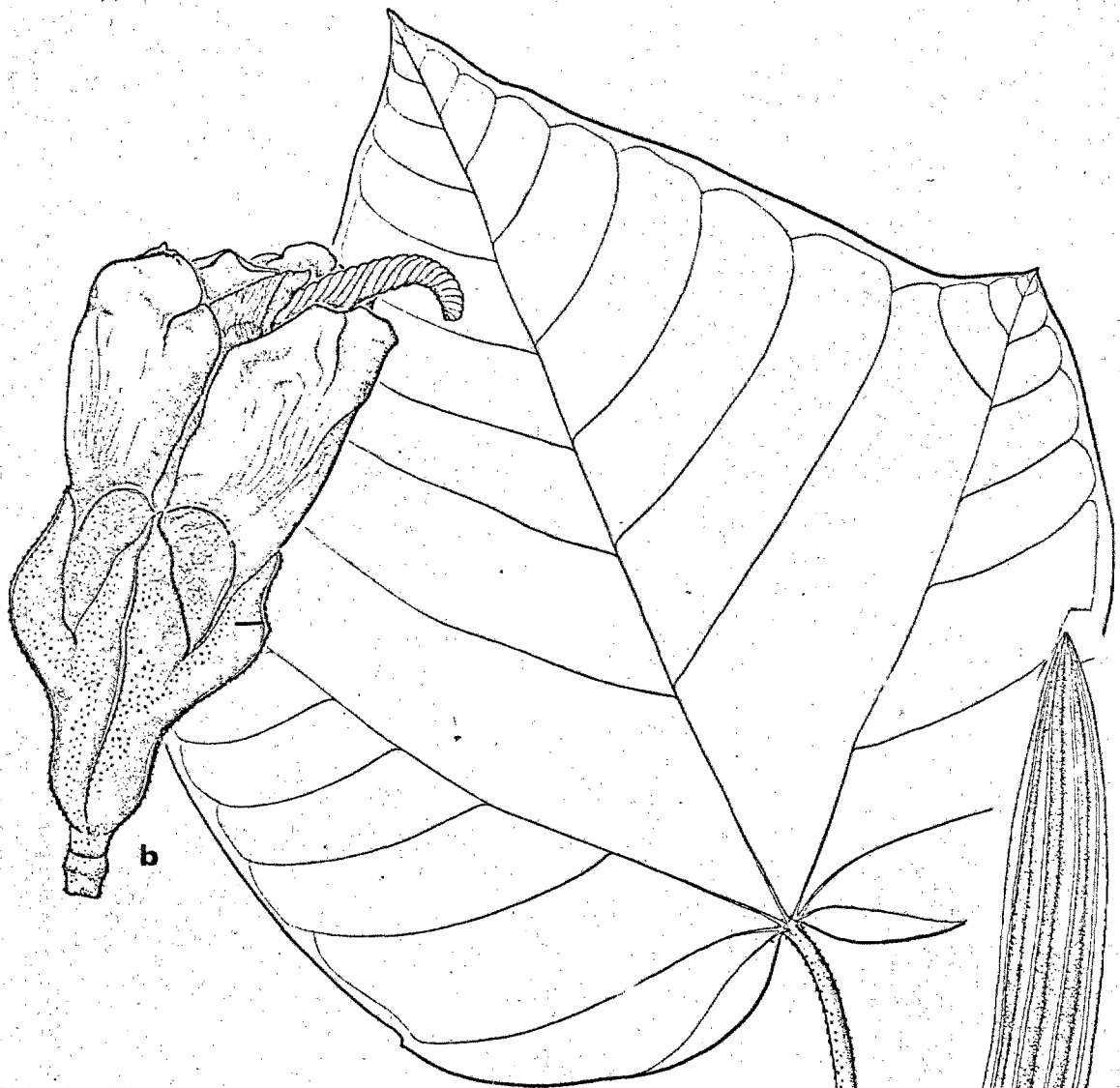
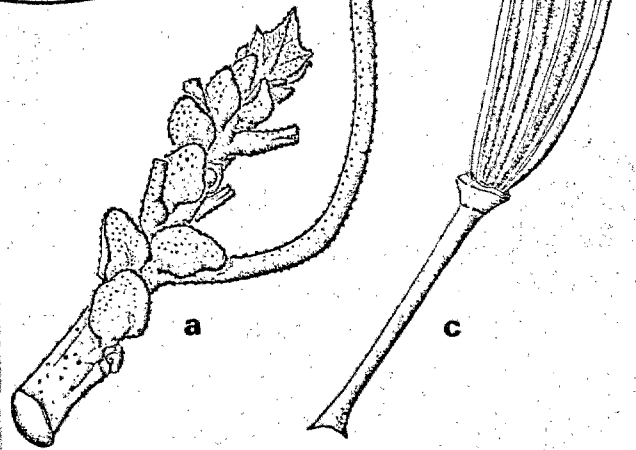


Figura 10, *Ochroma lagopus*.
a, rama con hojas; b, flor;
c, cápsula. (tomada de Penning-
ton and Sarukhan, 1968).



des rojizos, miden de 10 a 17 cms., de largo, gradualmente expandidos desde la base en un limbo redondeado, emarginado o bífido, reflejo, con pelos estrellados en la superficie externa; estambres numerosos de 10 a 15 cms. de largo, unidos en un tubo estrecho y carnoso de 7 a 10 cms., de largo y 8 a 9 mm. de ancho, es de color blanco y rodea íntimamente al estilo, las anteras son alargadas y retorcidas en espiral, de color blanco y rodea íntimamente al estilo, las anteras son alargadas y retorcidas en espiral, de color amarillo y glabras; el ovario es supero, cónico, con 5 lóculos multiovulares, el ovario se encuentra íntimamente rodeado por el tubo estaminal; el estilo es grueso igualando al tubo estaminal, terminando en un cuerpo alargado de 5 lóbulos estigmáticos espiralmente torcidos.

Los frutos (Fig.10c) son cápsulas alargadas de 15 a 18 cms., de largo, con 10 costillas longitudinales prominentes, durante su desarrollo van del verde al café, hasta que se cubren totalmente de un abundante bello sedoso de color blanco amarillento llamado kapok.

Taxonomía.- La especie Ochroma lagopus ha sido descrita bajo los siguientes nombres (Pierce, 1942a):

- O. tomentosa Willd. Enum. Hort. Berol. 695.1809.
- O. concolor Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:161.1919.
- O. limonensis Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:163.1919.
- O. grandiflora Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:163.1919.
- O. velutina Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:164.1919.

- O. bicolor Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:165.1919.
- O. boliviana Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:166.1919.
- O. obtusa Rowlee Jour. Wash. Acad. Sci. 9:166.1919.
- O. pyramidale (Cav.) Urban Fed. Rep. Beih. 5:125.1920.
- O. peruviana Johnston Contr. Gray Herb. 81:95.1928.

En 1942b Pierce llevó a cabo un examen del material tipo de las especies propuestas por Rowlee y Johnston, el cual muestra que todos los caracteres sobre los que se han segregado de Ochroma lagopus las especies propuestas, son variaciones ontogenéticas y adaptaciones ecológicas y puesto que no existen diferencias morfológicas significativas y constantes en el material tipo examinado, Pierce propone que las especies sugeridas sean reducidas a sinonimia de O. lagopus.

Número cromosómico.- Bawa (1973) reporta $n=45$ para Ochroma pyramidale (cav.) Urban, de material colectado en Costa Rica, que difiere de $n=36, 39$ y 44 reportado para esta especie bajo el nombre de Ochroma lagopus por Baker y Baker (1968).

Distribución.- Se encuentra en América Tropical desde el sureste de México y a través de Centroamérica, llegando a Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. En México se encuentra en: el norte de Oaxaca, norte de Chiapas y sur de Tabasco, en la zona de Sontecomapan y Montepío en los Tuxtles, Veracruz y en Tapachula, Chiapas (Fig.11).

Es una especie indicadora de climas Af o Am muy húmedo, encontrándose restringida en las áreas que presentan estos climas; es una especie secundaria de selvas altas y medianas perennifolias,



Figura 11. Distribución en México de la especie *Ochroma lagopus*, (Tomada de Pennington y Sarukhan, 1968).

presentándose igualmente en suelos derivados de materiales calizos, metamórficos o de origen ígneo; su amplitud altitudinal varía de - 150 a 400 m.s.n.m.; crece principalmente a lo largo de las riveras de los ríos, en lugares abiertos y en bosques secundarios que se desarrollan sobre áreas clareadas o quemadas. (Aikman, 1955; Pennington y Sarukhan, 1968; Robyns, 1964).

Biología floral

Período y duración de la floración.- El período de floración de esta especie es anual; Pennington y Sarukhan (1968) reportan que en México la floración de los árboles es de diciembre a marzo. En la región de los Tuxtlas, Veracruz, coincide con una parte de la estación seca y el período comprende desde finales de febrero a finales de marzo.

En la tabla No.3, se presentan los resultados obtenidos en las observaciones detalladas que se llevaron a cabo, durante el período de floración de esta especie, en 8 individuos; el cuadro nos muestra que el desarrollo de la floración es relativamente rápido, con una duración de 4 a 8 semanas desde que aparecen los botones hasta que desaparecen las últimas flores, al mismo tiempo se pueden observar botones, flores y frutos en un mismo árbol; todos los individuos se encontraban muy cercanos, entre 1 y 40 mts. de distancia, a la orilla de una brecha, a lo largo de unos 200 mts.; los individuos 1,2, 3,5 y 7 eran del mismo tamaño y muy probablemente de la misma edad, los individuos 4 y 8 eran más pequeños y aparentemente más jóvenes que los anteriores.

TABLA No. 3

INDIVIDUOS

E F M A M J J A S O N D

1			0000									

2			0000									

3			0000									

4			000									

5			000									

6			0000									

7			00000									

8			0000									

BOTONES *

FLORES ABIERTAS °

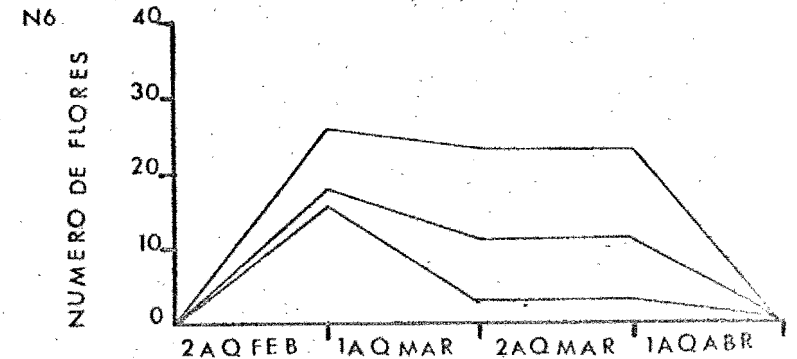
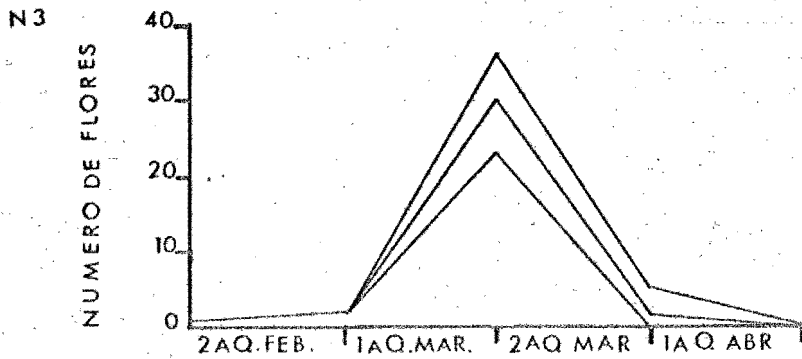
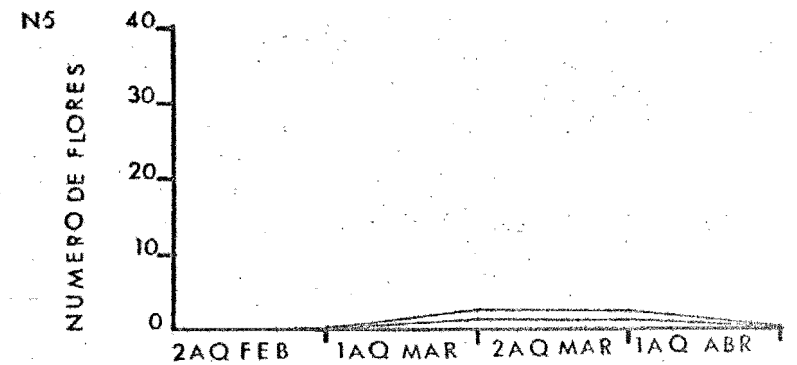
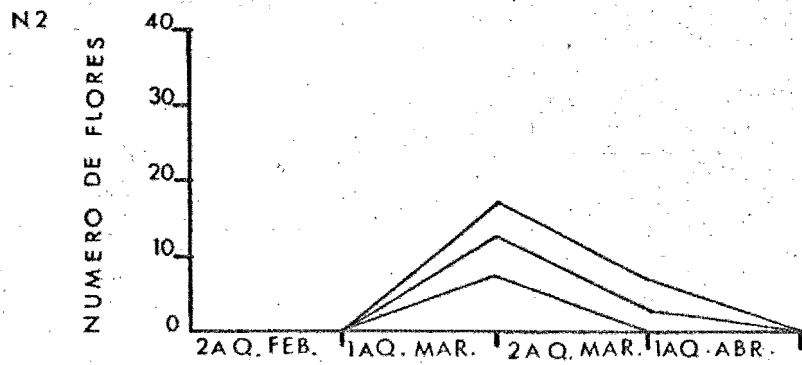
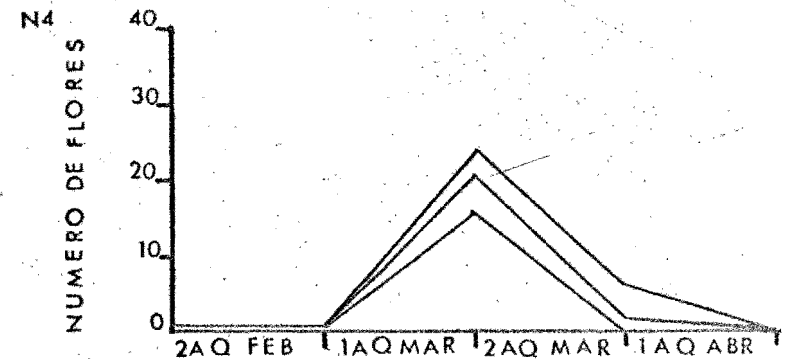
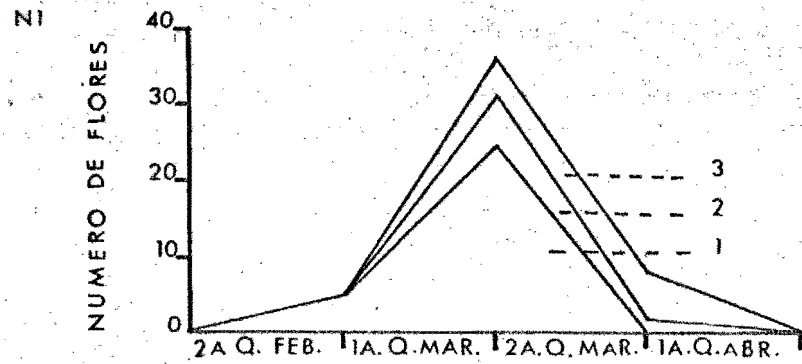
La Figura No.12, muestra el número de botones, flores abiertas y flores marchitas presentes durante el desarrollo de la floración en los mismos 8 individuos.

Mecanismo de la floración.- En observaciones llevadas a cabo en un jardín de *Adiopodumé* en Costa de Marfil, Africa, Jaeger (1961) reporta los siguientes datos:

Se observó un sincronismo perfecto entre la abertura de las flores de un mismo árbol así como de árboles diferentes a mas de 100 mts., de distancia. Un día antes de la abertura completa el botón se distingue por presentar una pequeña abertura, a la mañana siguiente los pétalos de la flor se encuentran cerrados, al final de la mañana la separación de los pétalos, aunque pequeña, permite que la parte terminal del estigma sobresalga aproximadamente 1 cm., la abertura completa de la flor se lleva toda la tarde, hacia el final de ésta los pétalos vienen a ocupar su posición definitiva. Según L. van der Pijl en observaciones llevadas a cabo en Buitenzorg, Java, durante el curso de la tarde, antes de que tenga lugar la abertura completa de la corola, la flor entra en plena actividad funcional, empieza a exalar un olor desagradable y secreta un néctar acuoso de color claro y sabor dulce en abundantes cantidades (10-15 ml.), poco antes de que comience la producción de néctar, los sacos polínicos entran en dehiscencia. Al día siguiente la flor muestra los primeros signos de marchitamiento, los pétalos se tornan opacos, se suspende la producción de néctar, el estigma se torna café y tres días después de la eclosión, la flor se desarticula y cae.

FIGURA N° 12

Ochroma lagopus



FLORES EN BOTON 1
FLORES ABIERTAS 2

Durante el desarrollo del presente trabajo se llevaron a cabo observaciones al respecto en 8 individuos encontrándose lo siguiente: la sincronía en la abertura de las flores se observó entre las de un mismo individuo y entre aquellas de árboles diferentes, de igual manera que lo observado por Jaeger; la distancia entre estos árboles no era mayor de 35 ó 40 mts. Un día antes de la abertura de la flor el botón (Fig. 13a) presenta un pequeño abultamiento en la parte superior y los lóbulos del cáliz comienzan a abrirse a la mañana siguiente los pétalos se hacen completamente visibles pero la flor se encuentra cerrada (Fig. 13b), hacia las 11:00 a.m., la parte final del estigma se hace visible (Fig. 13c), la abertura completa de la flor (Fig. d) se lleva a cabo muy lentamente durante la tarde y puede percibirse un olor ácido muy suave, muchas de las flores observadas empiezan a mostrar los primeros signos de marchitamiento hacia las 5:30 o 6:00 de la tarde, algunas permanecen frescas hasta que empieza a oscurecer (6:30 ó 7:00 p.m.), la flor completamente marchita (Fig. 13e) cae después del primero o segundo día de la abertura. Las observaciones llevadas a cabo concuerdan ampliamente con las realizadas por Jaeger a excepción de la hora en que las flores empiezan a marchitarse, este aspecto se discutirá en la parte destinada a polinización.

Número máximo de flores producidas por árbol.- Los 8 individuos observados produjeron flores en las siguientes cantidades:

Individuos

Número máximo de flores producidas

1

36

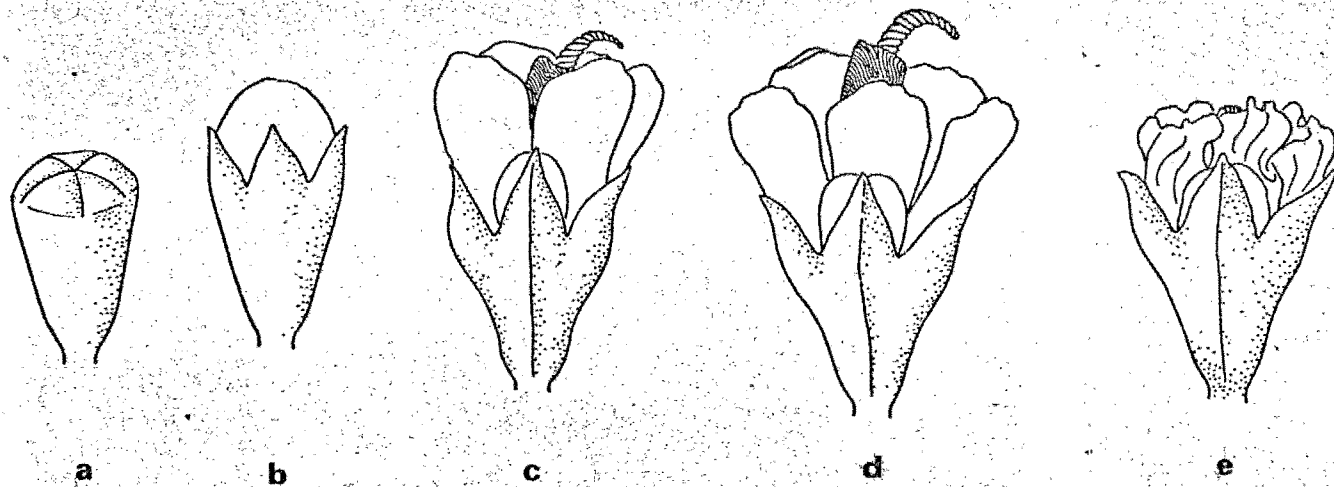


Figura 13. Ochroma lagopus, diferentes etapas de la abertura de una flor.

2	25
3	35
4	27
5	3
6	44
7	52
8	6

Los individuos 1, 2, 3, 4, 6 y 7 produjeron un número muy semejante de flores, en tanto que los individuos 5 y 8 produjeron muy pocas, esto se debe muy probablemente a que, como mencionamos anteriormente los primeros parecen ser mayores que los últimos.

Número de flores polinizadas.- Como ya mencionamos se considera que una flor es polinizada con éxito cuando dá lugar a un fruto que puede desarrollarse exitosamente, los 8 individuos formaron frutos.

Individuos	Número de flores producidas por cada individuo	% de flores polinizadas con éxito (frutos)
1	36	75.0 (27)
2	25	80.0 (20)
3	35	82.8 (29)
4	27	88.8 (24)
5	3	66.6 (2)
6	44	90.9 (40)
7	52	92.3 (48)
8	6	83.3 (5)

Tipo de reproducción.- Ochroma lagopus es una especie ~~que~~ que presenta los dos sexos en la misma flor. Acerca de su sistema de reproducción Bawa (1974) llevó a cabo experimentos en O. pyramidale (Cav.), Urban, sinónimo de O. lagopus, el estudio lo llevó a cabo en una selva tropical semi-decídua de Costa Rica, su principal objetivo fué determinar el sistema reproductivo de esta especie (además de otras 33) es decir si es autocompatible o no, todos los individuos en los que se llevaron a cabo los experimentos pertenecían a la misma población, el único criterio para seleccionar los árboles fué la accesibilidad de las ramas, que aunado al aislamiento parcial de los árboles introdujo un cierto margen de error en los experimentos, la polinización controlada consistió en llevar a cabo artificialmente autopolinización y polinización cruzada, además se -- marcaron flores que funcionaron como controles (polinización abierta), los resultados que obtuvo fueron los siguientes:

Número de Individuos	Número de flores polinizadas			Proporción de flores que dejaron frutos		
	polinización abierta	autopolinización	polinización cruzada	abierta	autopolinización	cruzada
5	34	33	18	.97	.15	.94

De lo anterior Bawa deduce que la naturaleza del sistema de reproducción de esta especie es autoincompatible.

Con el objeto de saber que tanto se acerca o se aleja el comportamiento de lo que en México se ha identificado como O. lagopus, se llevaron a cabo experimentos en algunos individuos, dada la dificultad de tener acceso a las flores, solamente se llevaron a ca-

bo las siguientes pruebas: con bolsas confeccionadas en manta de tejido abierto se cubrieron 9 botones de un solo individuo con el objeto de determinar el porcentaje de autocompatibilidad, además, se determinó el porcentaje de flores que dejaron fruto en ese mismo individuo con el objeto de obtener una estimación de la polinización abierta, además, se obtuvo el porcentaje de polinización abierta para otros 5 individuos. Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

Individuos	Número de flores controladas polinización abierta	flores controladas autopoliniza- ción	Flores que dejaron fruto			
			polinización abierta		autopolini- zación	
			No.	%	No.	%
1	26	9	23	88.46	8	88.8
5	183	-	161	87.97	-	--

Todas las bolsas sufrieron perforaciones muy pequeñas hechas por los insectos que visitan esta especie, encontrándose muchos de ellos dentro de las bolsas. Es importante señalar que tres de los frutos originados por autopolinización o sea el 33% no llegaron a la madurez, aproximadamente a los 25 días de haberse llevado a cabo la polinización, cuando medían 10 cms., cayeron.

La discusión de estos datos se presenta después de la parte destinada a polinización.

Polinización

Polinizadores.- Jaeger (1961) reporta de sus observaciones llevadas a cabo en Costa de Marfil, Africa en lo que él identificó como

O. pyramidale (sinonimia de O. lagopus), que una vez que se inició la producción de néctar y que los sacos polínicos entran en dehiscencia, alrededor de las 4:00 p.m., las flores de esta especie son visitadas por numerosas abejas que colectan néctar y polen, mostrando gran actividad hasta las 18:30 hrs., en que empiezan a hacerse raras hasta que desaparecen, a pesar de su gran actividad Jaeger señala que es muy raro que un insecto cargado de polen entre en contacto con las papilas estigmáticas. De acuerdo a sus observaciones al llegar la noche las flores son visitadas por Sphingidés y entre las 20:00 y las 22:00 hrs., por murciélagos, Jaeger establece que por su posición en el árbol, por su tamaño y arquitectura, por su perfume y color, por la abundancia de polen y néctar y por su actividad esencialmente nocturna, la flor de esta especie está marcadamente adaptada a la polinización por murciélagos.

Mecanismo de la polinización.- Se mencionó anteriormente (pág. 39) que en las observaciones llevadas a cabo se encontró que algunas flores de esta especie se marchitaron durante la tarde (17:30 a 18:00 hrs.), y que otras permanecieron frescas hasta entrada la noche lo que implica que en el caso de las primeras, la polinización se lleva a cabo antes de la posible visita de los murciélagos (que aparecen entre las 20:00 y las 22:00 hrs.), y que por lo tanto debió ocurrir por contacto del polen con el estigma, promovido por el movimiento que efectúan los insectos al visitar las flores, o pueden ser ellos mismos (contrariamente a lo que señala Jaeger) los que efectúen la polinización, en ambos casos se llevaría a cabo au-

togamia, pero si los insectos cargados con polen visitaran las flores de otro individuo se promovería la polinización cruzada; la visita de los murciélagos no pudo comprobarse, pero es muy factible que las huellas que se encontraron en algunas flores hubieran sido hechas por ellos. Parece ser que la polinización por contacto natural y por insectos se lleva a cabo más frecuentemente en las flores de los árboles observados que en las estudiadas por Jaeger (1961), uno de los puntos que nos servirían para apoyar esta idea es que en los experimentos que se llevaron a cabo sobre autopolinización, las perforaciones que sufrieron las bolsas con que se cubrieron las flores fueron muy pequeñas (no mayores de 2 cms.), por lo que solo fué posible la entrada de insectos, obteniéndose en este caso un 88% de polinización efectiva, aunque el 33% de los frutos producidos no llegaron a la madurez, si tomamos en cuenta que Bawa (1974) obtuvo un 15% de polinización efectiva en sus experimentos sobre autogamia, y un 94% en sus experimentos sobre polinización cruzada y si la naturaleza del sistema reproductivo de las flores observadas fuera el mismo (autoincompatible) se podría pensar que los insectos han promovido la polinización cruzada, pero el número de flores en las que se llevaron a cabo los experimentos (Pág.No.43) no puede ser concluyente y solo experimentos y observaciones futuras mas amplias, podrán decirnos si la naturaleza del sistema reproductivo en los individuos de la región estudiada es también autoincompatible, por lo que los insectos jugarían un papel importante en la polinización cruzada.

Fructificación

Epoca y tiempo de maduración de los frutos.- La Tabla No. 4 nos muestra los resultados obtenidos en las observaciones durante el período de fructificación en 8 individuos (los mismos en los que se observó floración). La tabla nos muestra que el desarrollo de la fructificación es rápido, dura de 7 a 12 semanas a partir de que se forman los frutos hasta que están completamente maduros, cada fruto tarda de 4 a 6 semanas desde que se forma hasta llegar a la madurez; la figura No. 14 muestra las diferentes etapas del desarrollo de un fruto; los frutos comienzan a formarse en marzo y a finales de este mes ya están presentes todos los frutos. Desde principios de marzo y finales de abril, los frutos maduros comienzan a abrirse, dejando salir las semillas, unos días después caen del árbol, a principios de junio ya no quedan frutos en los árboles; estos datos coinciden con los de Pennington y Sarukhán (1968) que reportan que la maduración de los frutos de esta especie, en México, va de marzo a junio. El tamaño promedio de los frutos es de 21 cms.

Número de frutos producidos por árbol.- En los datos siguientes solamente se consideran los frutos que alcanzaron su tamaño máximo y llegaron a la madurez.

INDIVIDUOS	NUMERO DE FRUTOS PRODUCIDOS
1	27
2	20
3	29
4	24

TABLA No. 4

INDIVIDUOS

E F M A M J J A S O N D

1																●●●●	*****
2																●●●●	*****
3																●●●●	*****
4																●●●	*****
5																●●	*****
6																●●●●●	*****
7																●●●●●	*****
8																●●	*****

FRUTOS JOVENES PRESENTES *

FRUTOS ADULTOS PRESENTES ●

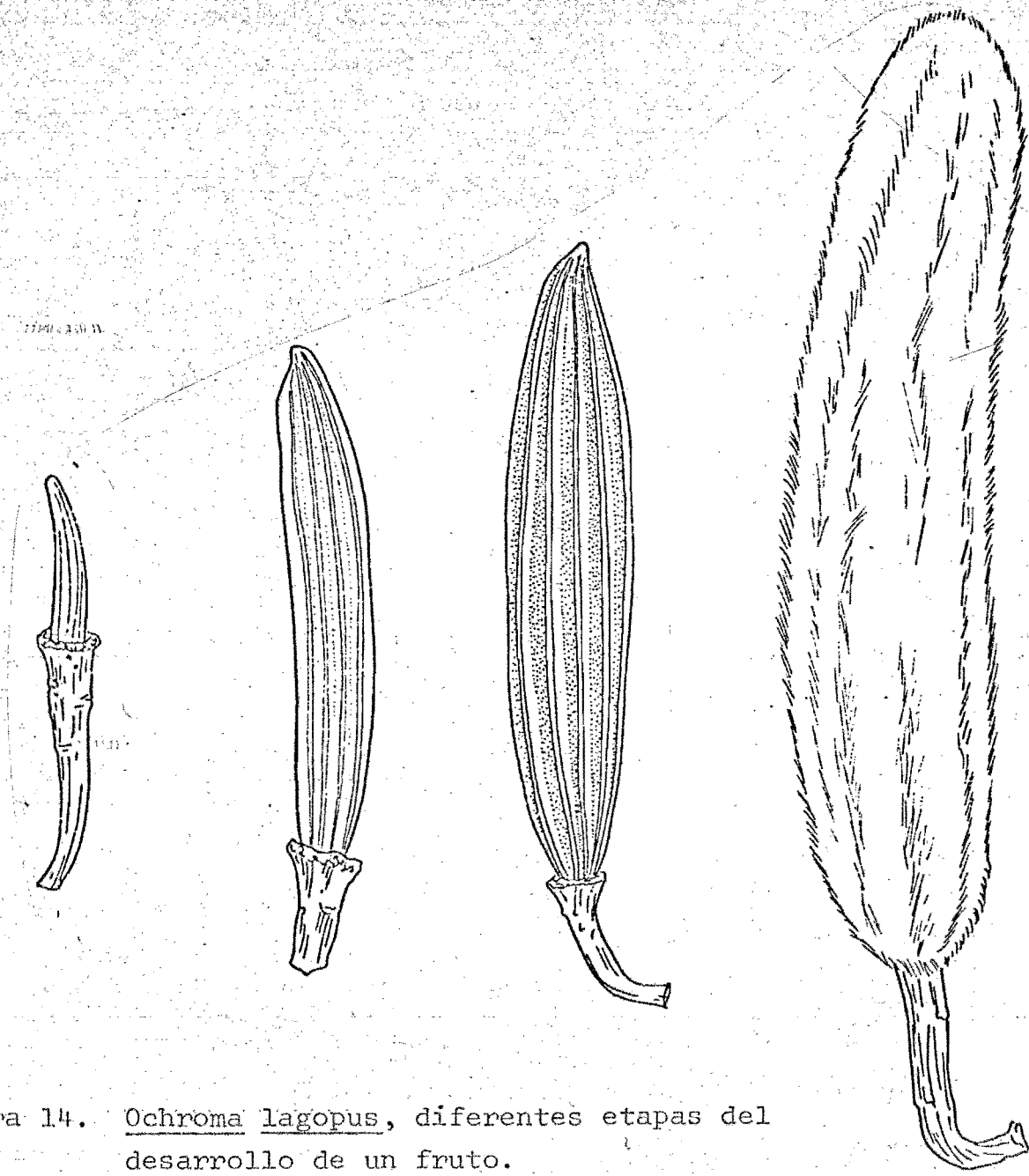


Figura 14. Ochroma lagopus, diferentes etapas del desarrollo de un fruto.

5	2
6	40
7	48
8	5

Semillas

Descripción.- Los frutos de O. lagopus, contienen numerosas semillas elongadas muy pequeñas, de 3 a 4 mm., de largo, por 1 a 1.5 de ancho, que presentan un extremo acuminado (Fig.15), son muy ligeras, de color café claro, envueltas por una abundante lana formada por pelos muy finos de color café amarillento. El peso promedio de una semilla es de .008 grs.

Número de semillas producidas por fruto y por árbol.- Se calculó el número promedio de las semillas que contiene cada fruto y se multiplicó por el número de frutos producidos por cada individuo.

Número promedio de semillas que contiene cada fruto - 828.

Individuos	Número de semillas producidas por cada individuo
1	22 356
2	16 560
3	24,012
4	19 872
5	1 656
6	33 120

7	39 744
8	4 140

Dispersión

En las observaciones llevadas a cabo se encontró que los frutos se abren en el árbol y dejan salir las semillas, la lana en la que se encuentran envueltas constituye un excelente medio para llevar a cabo el transporte aéreo, ya que como dicho material es muy ligero, permite que las semillas puedan ser transportadas a largas distancias, por lo que el viento constituye el principal agente dispersor de esta semilla, aunque también pueden ser transportados los frutos que caen al agua debido a su ligero peso (Holdrige, 1940; Hueck y Lamprecht, 1959). *

El material que envuelve a las semillas dispersadas es también muy inflamable, por lo que éstas pueden ser liberadas fácilmente de aquél por el fuego, que además incrementa el porcentaje de germinación (Holdrige, 1940), éstos hechos son los primeros de una larga cadena de circunstancias que contribuyen a que Ochroma lagopus constituya una especie pionera de la vegetación secundaria de las selvas húmedas (Aikman 1955).

Germinación

Es bastante conocido que el porcentaje de germinación de las semillas de esta especie es bajo en semillas sin tratar (10% según

* Todos los frutos de un árbol liberan las semillas en aproximadamente 1 mes.

Hueck y Lamprecht 1959), debido a la resistencia mecánica del pericarpio, pero puede aumentar considerablemente (19-24% Hueck and Lamprecht, 1959; 27-39.3%, Holdrige, 1940) quemando la lana en que se encuentran envueltas las semillas (con ellas dentro) y puede aumentar mucho más poniendo a hervir en agua las semillas de 1 a 3 minutos (62-74%, Hueck y Lamprecht, 1959).

En experimentos llevados a cabo por Vázquez-Yanes (1974) en semillas colectadas en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas en condiciones de laboratorio, se obtuvieron los siguientes resultados:

La germinación de las semillas viables, se produjo dentro de los 10 primeros días después de la siembra (de 7 a 9 días después de la siembra según Hueck y Lamprecht). Los resultados hacen suponer que las semillas no son fotoblásticas, como muchas de las semillas de las especies pioneras de la vegetación secundaria. Las semillas hervidas en agua presentan un incremento en el % de germinación, sin embargo el incremento del tiempo de ebullición, reduce gradualmente el porcentaje de germinación, el tiempo óptimo de ebullición fué de 60 segundos, obteniéndose un porcentaje de 85%. El calor seco también produce un incremento en la germinación, el cual empieza a decrecer cuando las semillas se exponen a muy altas temperaturas o a largos períodos de exposición, obteniéndose un máximo porcentaje de germinación (85%) a una temperatura de 95°C. En muestras de semillas colocadas en suelos calentados o rociados con agua hirviendo, el por

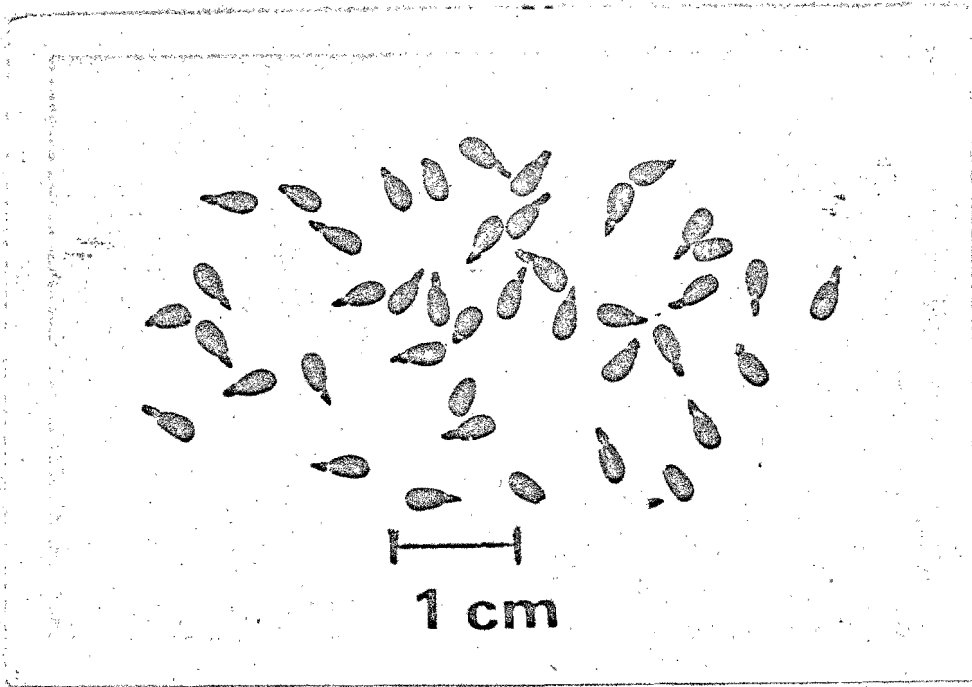
centaje de germinación también aumentó. Los resultados obtenidos sugieren que las características de la semilla y la fisiología de su germinación pueden ser consideradas como una preadaptación al fuego, que no solo dispara el gatillo de la germinación sino que reduce considerablemente el número de semillas viables de otras especies presentes.

En experimentos llevados a cabo con semillas obtenidas de ejemplares de herbario en condiciones de laboratorio, y practicándoles escarificación, Moreno (1973), reporta los siguientes resultados:

En semillas de 8 años de edad se obtuvo un 76.6% de germinación, y en semillas de 49 años de edad se obtuvo un 35.5% de germinación. De lo que se deduce que las semillas de esta especie han conservado su viabilidad por varios años, y han logrado sobrevivir a los diferentes tratamientos que se han dado a los ejemplares de herbario por largo tiempo, incluyendo probablemente las altas temperaturas empleadas para el secado de los ejemplares.

Plántula

Según Hueck y Lamprecht (1959), en experimentos llevados a cabo en Venezuela, entre los 17 y 25 días (Fig.16a), después de la germinación de las semillas, los cotiledones alcanzan un diámetro de 10 a 12 mm., aproximadamente, adquiriendo un contorno algo acorazado y son glabros; entre los 30 a 35 días (Fig.16b), se desarrolla el primer par de hojas primarias, éstas y las siguientes son opuestas, en cada par, una hoja es marcadamente más grande que la otra, las hojas primarias son aserradas irregularmente, y pubescen



Firugra 15. Ochroma lagopus, semillas.

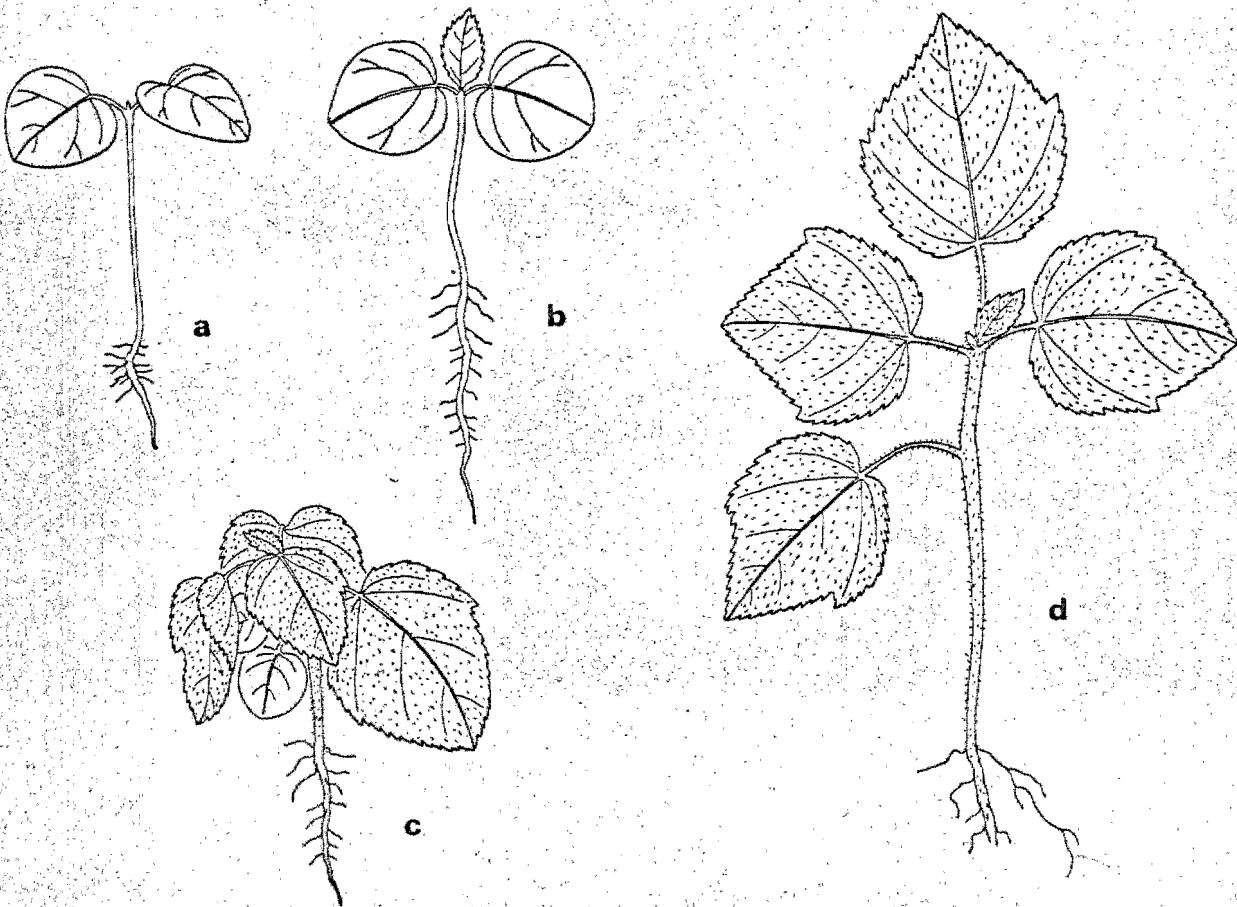


Figura 16. Ochroma lagopus, plántula.

te por el haz y el envés; entre los 36 a 38 días (Fig. 16c), nace el segundo par de hojas; entre los 97 y 98 días (Fig. 16d), la planta joven comienza a estirarse y ya alcanzado una altura de 12 a 15 cms., para esta fecha los cotiledones y las hojas primarias han caído, los autores señalan que el desarrollo de las plántulas, bajo las condiciones climáticas de Mérida, Venezuela, resultó muy lento en comparación con el crecimiento en otras zonas más calientes.

Según Greenhouse (1935) las plántulas alcanzaron una altura de 3 pies (91.4 cms.), en un mes, cuando las semillas fueron sembradas en un vivero en Ecuador y señala que durante los primeros 3 ó 4 meses el crecimiento es relativamente más lento que después (no proporciona más datos); el autor observó que la densidad natural de las plántulas es muy alta y que éstas así como las plantas jóvenes son muy frágiles y no soportaron el trasplante ni cuando alcanzaron 6 pies (1.82 m.), de altura.

En el Forest Research Institute de Kepong, Malaya se sembraron semillas provenientes de las Islas Fiji, las plántulas que produjeron dichas semillas fueron plantadas en tubos veener, después de 26 días de la siembra (aproximadamente 17 ó 19 días después de la germinación); y 5 meses después se plantaron en el campo, para esta fecha alcanzaban una altura promedio de 28 pulgadas (71.12 cms.), (Wycherley y Mitchell, 1962)

Las diferencias en el rango de crecimiento que se observaron en los trabajos presentados puede deberse a lo siguiente: el primer trabajo (Hueck y Lamprecht, 1959) como sus autores señalan, se lle

vó a cabo en condiciones climáticas que no pueden considerarse favorables para el crecimiento de esta especie, obteniéndose un crecimiento muy lento; el segundo trabajo (Greenhouse, 1935) se llevó a cabo bajo condiciones favorables para su crecimiento y no se efectuó ningún trasplante o tratamiento a las plántulas, obteniéndose un crecimiento muy rápido; en el tercer trabajo (Wycherley y Mitchel, 1962) el crecimiento lento que se obtuvo pudo deberse a los dos trasplantes que se llevaron a cabo, cabe señalar que estas plántulas si resistieron los tratamientos, no así las plántulas con las que trabajo Greenhouse (1935).

Planta joven

El crecimiento de los árboles de O. lagopus es sumamente rápido y son de vida corta (Aikman 1955); después que una planta joven alcanza los 6 meses de edad, crece más aprisa que cualquiera de sus vecinos y compite ventajosamente con los demás en busca de luz, la planta joven al igual que la plántula sigue siendo muy frágil, ya que cualquier pequeña cortada en el cambium puede causar la muerte de la planta, e incluso en un árbol maduro, una herida provoca que la madera se vuelva dura y fibrosa (densa) y de poco valor comercial (Greenhouse, 1935).

La principal característica para clasificar a esta especie como pionera en el restablecimiento de áreas clareadas o quemadas es su excesiva intolerancia a la sombra, sin embargo, su rápido crecimiento asegura su dominancia bajo condiciones favorables para su crecimiento (Aikman 1955).

Las hojas de los árboles jóvenes son más largas y delgadas que las de los árboles maduros y la madera de los estados juveniles es notablemente más ligera que la de los estados seniles, en los trópicos los árboles florecen y fructifican a la edad de dos o tres años, (Rowlee, 1921).

Diversos autores han obtenido datos sobre su rango de crecimiento:

- a) En estado natural los árboles alcanzan 60 pies de altura y 8 pies de diámetro en 5 a 8 años (Wycherley y Mitchell, 1962).
- b) Bajo condiciones favorables para su crecimiento puede alcanzar las siguientes medidas: A los 5 ó 6 años de edad el tronco puede alcanzar un diámetro de 60 a 70 cms., con un incremento en el grosor de 12 ó 13 cms., por año, y 16 a 20 mts., de altura (Rowlee citado en Wycherley y Mitchell, 1962).
- c) Los árboles pueden alcanzar un crecimiento de 50 a 60 pies (de 15 a 18 mts.), y un diámetro de 24 a 30 pulgadas (de 60 a 76 cms.,) en 5 ó 6 años (Record, 1939). En claros de suficiente tamaño los árboles pueden alcanzar de 42 a 48 pulgadas (de 1.06 a 1.21 m.), D.B.A. y 120 pies o más de altura (Aikman, 1955).
- d) En la plantación que se estableció en el Rubber Research Institute Experiment Station de Malaya (Wycherley y Mitchell, 1962) bajo condiciones favorables para su crecimiento, los árboles alcanzaron las siguientes medidas:

Meses a partir de que las plántulas fueron colocadas en el campo*	Diámetro en pulgadas, tomado a 40 pulgadas del suelo	Altura en pies
13	12.2 (30.98 cms.)	23.1 (7.03 m.)
24	18.3 (46.48 cms.)	36.6 (11.14 m.)
30	20.5 (52.97 cms.)	41.7 (12.70 m.)
36	23.2 (58.92 cms.)	47.8 (14.55 m.)
42	24.4 (61.97 cms.)	51.9 (15.8 m.)
67	27.4 (69.59 cms.)	no se obtuvo
80	27.9 (70.86 cms.)	no se obtuvo

e) La curva del rango de crecimiento de la balsa en áreas donde domina esta especie en Ecuador, se muestra en la (Fig. No.17)

El rango del crecimiento de la madera puede afectar marcadamente su estructura, propiedades y usos; para asegurar un producto uniforme los árboles deben cultivarse en plantaciones (Record, 1939). Las diferentes metodologías que han sido empleadas en el establecimiento de plantaciones de balsa, así como sus resultados se encuentran detalladamente explicados en los siguientes trabajos: Wycherley, 1962; Greenhouse, 1935; Aikman, 1955.

* Las plántulas fueron sembradas en el campo aproximadamente 5 meses después de la siembra de las semillas, a pesar de que el crecimiento de las plántulas -- fué muy lento (véase Plántula) el crecimiento de los árboles fué muy semejante al obtenido en los otros trabajos.

Los autores señalan que a pesar de que se encontraban bajo condiciones favorables, no se consiguió un crecimiento suficientemente rápido.

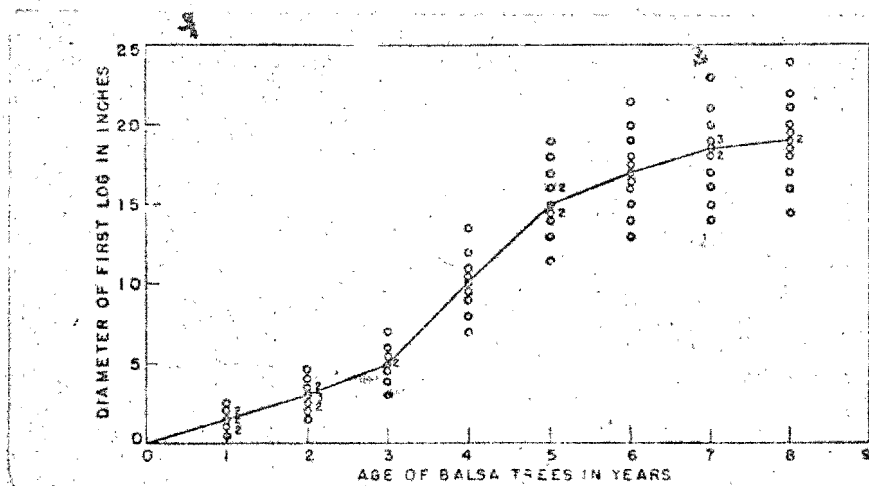


Figura 17. Curva del rango de crecimiento de Ochroma lagopus, en áreas de Ecuador donde domina esta especie. (Tomada de Aikman, 1955).

Con el objeto de llevar a cabo una apreciación más clara, se presentan los resultados obtenidos en forma comparativa:

	<u>Ochroma lagopus</u>	<u>Bernoullia flammea</u>
Ciclo de vida	Corto, 7 años -- (Aikman, 1955).	
Madurez sexual	Temprana, a los 2 ó 3 años (Row- lee, 1921)	
Floración	Período predecible, de 4 a 8 se- manas. (Observa- ciones de campo)	Período de 13 a 18 ^{predecible} semanas. (Observa- ciones de campo).
Producción de flores	de 25 a 52 por - individuo adulto (Observaciones - de campo).	De 6,000 a 750,000 por individuo (Ob- servaciones de cam- po).
Polinizadores	Murciélagos (Jae- ger, 1961); proba- blemente insectos. (Observaciones de campo).	Varias especies de aves. (Toledo, 1974).
Porcentaje de polini- zación abierta efecti- va, en comparación -- con el número de flo- res producidas por in- dividuo adulto.	Alto, de 75 a - 92.3 (Observa- ciones de campo) Alto 97%, en Cos- ta Rica (Bawa, -- 1974).	Bajo, de .001 a - .025% (Observacio- nes de campo).
Tipo de reproducción sexual	Probablemente - compatible. (Ob- servaciones de - campo). Por lo - general. Autoincom- patible, en Costa Rica, (Bawa, 1974).	

	<u>Ochroma lagopus</u>	<u>Bernoullia flammea.</u>
Número de períodos de reproducción por ciclo estacional	Uno (Observaciones de campo)	Uno (Observaciones de campo)
Fructificación	Período bien definido, de 7 a 12 semanas. Observaciones de campo.	Período poco definido, de 16 a 20 - semanas hasta más de un año. Observaciones de campo.
Producción de frutos	de 20 a 48 frutos por individuo adulto. Observaciones de campo	De 25 a 36 frutos por individuo adulto. Observaciones de campo.
Tamaño de los frutos	21 cms., de largo	17 cms., de largo
Dispersión	Se lleva a cabo en un período corto - de tiempo aproximadamente 1 mes. Anemócora. A larga - distancia. Observaciones de campo.	Se lleva a cabo en un período largo, 3 meses o más. Fundamentalmente a corta distancia. (Observaciones de campo).
Semillas	Peso promedio: 008 grs., Pequeñas, de 3 x 1 a 4 x 1.5 mm. No alada. Observaciones de campo. - Latencia prolongada, hasta 49 años. y posiblemente más. Viabilidad extensa. Moreno, 1973.	Peso promedio .2 gr. Grandes, de 1 x 1 a 1.5 x 1.5 cms. Alada. Observaciones de campo. Latencia corta. Viabilidad corta. Moreno, 1973.
Producción de semillas	Número de semillas por individuo de - 6,000 a 39,000. Número de semillas - por fruto, aprox. 800. Observaciones de campo.	Número de semillas por individuo de - 1,200 a 3,264. Número de semillas - por fruto aprox. - 48 semillas. Observaciones de campo.

Ochroma lagopusBernoullia flammea.

Germinación

Latencia prolongada. Germinación no necesariamente inmediata (requiere escarificación). - Aumenta el porcentaje de germinación por el fuego. Vázquez-Yanez, 1974.

Larga duración de la viabilidad (Moreno, 1973).

Sin latencia en condiciones favorables, después de un año de la fecundación. Germinación casi inmediata. - Moreno, 1973.

Duración de la viabilidad desconocida pero dadas las características de la semilla probablemente corta.

Plántula

Heliofita, Aikman, 1955. Rápido crecimiento en condiciones favorables, Greenhouse, 1935; Wycherley y Mitchel, 1962; Hueck y Lamprecht, 1959.

Planta joven

Heliofita, Aikman, 1955. rápido crecimiento en condiciones favorables, Greenhouse, 1935; Wycherley y Mitchel, 1962; Hueck y Lamprecht, 1959.

DISCUSION

Las características que presentan las especies son el resultado de la influencia de la dinámica del ecosistema sobre la variabilidad de los organismos y de esta variabilidad sobre la dinámica de los ecosistemas, de aquí que resulte difícil en la mayoría de los casos diferenciar una característica adaptativa de una que no lo es, ya que la presencia de ciertos caracteres en una especie pueden ser relevantes o no para su existencia dentro de un ecosistema dado, o bien la ausencia de una característica puede ser compensada por la presencia de otra u otras. El hecho de encontrar especies en las cuales la mayor parte de sus características sean adaptativas, dependería entonces de la historia del ecosistema en que se encuentran y de la historia de las especies mismas.

Para analizar las características de las especies estudiadas es necesario establecer y definir primeramente las semejanzas y diferencias de cada uno de los contornos* en que se encuentran, ya que aunque pueden existir diferencias en las adaptaciones de ambas especies, dado que pertenecen a diferentes etapas sucesionales, los contornos en los que se encuentran, poseen una ubicación espacial concreta. Los contornos de las especies estudiadas se localizan en sitios contiguos, es más, uno de ellos se ha originado a partir de la modificación del otro.

* Este término se usará como el medio ambiente de una determinada especie que se estudia desde un punto de vista autoecológico, es decir el ecosistema en el que se encuentra la especie menos la especie.

Por lo anterior resulta obvio que las condiciones ambientales (clima) son las mismas para ambas especies, es decir, ambos contornos comparten la influencia de factores tales como la marcha anual de la temperatura y la precipitación. Por otro lado, es obvio también que cada uno de los contornos posee características microambientales diferentes tales como temperatura del suelo y el aire, luz, algunas propiedades del suelo, etc., (Guevara y Gómez-Pompa, - 1972).

En cuanto al aspecto biótico parecería que ambos contornos difieren substancialmente en la diversidad (aparentemente menor en la zona de sucesión secundaria) y en el tipo de especies que lo componen, esto probablemente es así tratándose de las plantas superiores y de otros organismos vegetales y animales que no toleran una determinada inestabilidad Térmica. Sin embargo dada la vecindad espacial, algunas especies, fundamentalmente animales homeotermos y con capacidad de desplazamiento (algunas aves, murciélagos y otros mamíferos) pueden encontrarse en ambos contornos, aunque su papel ecológico sea distinto. En cuanto a estabilidad del contorno también encontramos diferencias, el contorno de Bernoullia flammea es, por una parte, más estable que el de Ochroma lagopus en cuanto a temperatura del aire y del suelo y por otra parte mas predecible, ya que la vegetación secundaria, en la que los cambios son muy rápidos, ofrece condiciones menos estables. En cuanto al clima, puede decirse que para ambas especies se presenta una variabilidad anual predecible representada por la estación lluviosa y la estación seca, ade

más de una época (entre septiembre y marzo) de eventos azarosos y catastróficos que son los fuertes vientos del norte (denominados comúnmente "nortes"). Por lo anterior, un aspecto muy importante sería el de determinar cómo los factores del ambiente hallan su expresión particular en cada uno de los contornos. Sin embargo, este tipo de investigación ha sido abordado muy someramente en la zona de estudio.

Tomando en cuenta las consideraciones anteriores, se puede proceder el análisis comparativo de las características más notables de ambas especies.

El período de floración de ambas especies coincide con la época seca del año, que resulta ser la época más favorable; las razones de esto han sido discutidas por varios autores entre ellos Janzen(1967).

En Ochroma lagopus el período de floración es corto (4 a 8 semanas) probablemente por las siguientes razones: dada la naturaleza particular de las estructuras de las semillas éstas presentan dificultad para dispersarse en presencia de un exceso de humedad ambiental, por lo que para asegurar la dispersión, ésta solo tiene lugar una vez al año, durante la época seca. De esta manera, la especie no alarga el período de floración más allá de cierta fecha ya que la dispersión, que se lleva a cabo por viento, se completa antes de que el período de lluvias comience. Aunque el período de floración sea corto, se observa un alto porcentaje de polinización (75 a 92.3%) y una producción muy alta de semillas (6,000 a 39,000 por individuo). En cuanto al comienzo del período de floración de O. lagopus, este se inicia -

en abril, lo cual evita que este fenómeno quede sujeto tanto a los "nortes" como a las bajas temperaturas invernales que podrían afectar las poblaciones de posibles insectos polinizadores. En este sentido, Bernoullia flammea difiere en que presenta un período de floración más largo, se debe hacer notar que las primeras fases de la floración se ven afectadas drásticamente por los "nortes" (durante el presente estudio se observó la desaparición completa de las flores de ciertos individuos, lo cual ocurrió después de un norte), además, se observa un bajo porcentaje de polinización (0.001 a 0.025%) y una menor producción de semillas comparada con la de O. lagopus. En cuanto al número de flores se presenta una diferencia muy marcada entre O. lagopus (25 a 52 por individuo) y B. flammea (6,000 a 75,000 por individuo) sin embargo, esta relación se invierte ya que el número de semillas por flor fecundada es mucho mayor en O. lagopus (800) que en B. flammea (48) y no solo por el número de flores sino por el porcentaje de polinización.

En cuanto a la dispersión, ambas especies son anemócoras, pero las causas que la determinan probablemente son diferentes en cada una de ellas. En O. lagopus, la anemofilia de las semillas se encuentra seguramente condicionada a su situación de especie colonizadora de áreas abiertas, mientras que en B. flammea la dispersión a través del viento está dada por su ubicación en la estructura de la selva, (el dosel). Aún más, esta situación podría explicar las diferencias en peso de las semillas y los períodos de dispersión. Si tomamos en cuenta el tamaño de los individuos de ambas especies, observaremos -

que O. lagopus necesitará semillas más livianas y vientos más intensos para remontar y dispersar eficientemente sus semillas a larga distancia, mientras que B. flammea con alturas de 30 y 40 mts., dependerá menos de la velocidad del viento y un mayor peso de sus semillas no constituirá un obstáculo para su dispersión. Por otra parte, el período de dispersión de O. lagopus que es altamente dependiente de los vientos intensos, distribuye un alto número de propágulos en un corto tiempo mientras que B. flammea distribuye esporádicamente algunos propágulos durante un largo período de tiempo.

Respecto a la germinación encontramos que ambas especies difieren notablemente, en el caso O. lagopus las semillas poseen latencia tegumentaria y una alta viabilidad lo que le permite germinar exitosamente en el momento que se presenten las condiciones favorables para la germinación de la planta, y aún más, si la germinación se ve favorecida por el fuego este puede dispararla cuando se presenta la abertura de un claro, en el caso de B. flammea se observa que posee viabilidad inicial baja (28%) que la conserva a través de por lo menos un año (Moreno, 1973), la ausencia de datos más precisos no permite intentar alguna explicación de este hecho.

Respecto a la plántula de O. lagopus probablemente el peso determine que la plántula sea de rápido crecimiento, ya que lo más conveniente es que se haga independiente de las reservas de la semilla lo más rápidamente posible. Además, esto resulta comprensible si tomamos en cuenta el hecho de que O. lagopus es una especie colonizadora y que en los hábitats que ocupará la competencia por luz es decisiva. Esto se aplica por igual para explicarse el crecimiento de -

la planta joven que es también muy rápido y finalmente explica el que esta especie produzca flores a los 2 ó 3 años y su ciclo de vida dure 7 años. Esto también puede constituir una adaptación a la naturaleza efímera del habitat que ocupa. En cuanto a B. flammea, aunque no existen datos precisos, se sabe que en condiciones naturales un individuo de esta especie alcanza no más de 5 mts., en 14 años, edad a la que permanece estéril (Datos de individuos de B. flammea cultivados en un invernadero del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México). Por otro lado, debemos tener presente que B. flammea es un árbol del estrato más alto de la selva y que en el área de estudio se localizaron individuos jóvenes - (de aproximadamente 10 a 15 m., de altura) con una producción muy baja de flores, además de que según Toledo (1975b) las aves que la polinizan son más frecuentes en el dosel que en los estratos bajos de la selva. De lo anterior se puede concluir que los individuos de B. flammea son de crecimiento lento y que probablemente no son fértiles hasta que alcanzan una altura considerable.

La revisión anterior nos permite visualizar algunos puntos:

1. Se hace evidente la importancia de los estudios sobre el ciclo de vida de las especies, ya que proporcionan información ecológica básica sobre las características del ecosistema en que se encuentran, pero al mismo tiempo se plantea la necesidad de cierto conocimiento básico sobre el ecosistema mismo con el objeto de ubicar el estudio autoecológico. Lo anterior pone de manifiesto la complementariedad

de ambos tipos de estudio,

2. Metodológicamente resulta adecuado abordar por partes (cada estadio) el ciclo de vida de las especies, siempre y cuando no se pierda la visión del conjunto, ya que cada ciclo de vida constituye una combinación muy compleja de características, en donde las de cada estadio tendrán una influencia recíproca en las de los otros estadios.
3. Cada contorno debe examinarse como un caso particular en el cual las especies se ven afectadas por factores también particulares.

A partir de esta última observación se podrían examinar las principales teorías que se han propuesto al respecto. Desde el punto de vista de la teoría de la selección r y K se podría considerar que las especies primarias de la selva tropical húmeda que se encuentran en un medio ambiente más estable que en el que se encuentran las especies secundarias, tenderían a la selección K , en tanto que estas últimas tenderían a la selección r .

En el caso de las dos especies que hemos examinado, la afirmación anterior no resulta ser tan definitiva por la naturaleza particular de los ecosistemas (colindancia espacial, el hecho compartir el clima y algunas especies, etc.) por ejemplo, en el caso del período de floración de O. lagopus según la teoría de la selección r y K se esperaría un período continuo y bastante largo, sin embargo como ya se vió, el período de floración se ve restringido, es decir, se ajusta a las necesidades de los otros estadios dada la particular variación

anual del ambiente. De cualquier forma, la ausencia de competencia en el área de sucesión secundaria convierte a esta zona en una unidad espacial en la que las especies tienden a presentar una selección tipo r, mientras que las especies de la selva (área de sucesión primaria) se ven influenciadas por selección de tipo K. A pesar de las características particulares de las especies estudiadas y de sus contornos, en términos generales, el concepto de las estrategias r y K es aplicable en este caso.

Ciertas críticas importantes que se han hecho a la teoría r y K son las propuestas por Stearns (1974). La primera consiste en señalar su naturaleza cualitativa ya que "if you test an evolutionary hypothesis that predicts only a ranking, and fail to reject that hypothesis, then you have fairly weak information. There are too many other things that are going on that could influence the rankings - predicted, and no way to tell how great a difference constitutes a different rank order. A productive refinement of the theory would produce quantitative predictions; test of such a theory would allow us to pinpoint much more readily the sensitive assumptions that -- cause the predictions to fail". Su segunda crítica consiste en que "by attaching weeping labels to what is in fact a complex of adaptive traits, some people working with the ideas of r- and K-selection oversimplify the situation and lose most of the interesting detail". Stearns considera que la selección r y K no proporciona una explicación de la variabilidad de los ciclos de vida y señala que no solo existen otras explicaciones razonables para los mismos

fenómenos que intenta explicar la teoría de la selección r y K, sino que estas otras explicaciones ponen atención en aspectos más detallados tanto de los organismos como del medio ambiente.

Una de sus proposiciones consiste en tomar en cuenta cómo se desarrollan los ciclos de vida de los organismos bajo diferentes tipos de variación ambiental, enfatizando en el problema "of optimizing - the pattern in time of reproduction and diapause in the face of various temporal patterns of environmental fluctuation". Sin embargo, aún en sistemas de clasificación más precisos como el propuesto por Stearns (1974) y que se basan en el carácter cíclico de la variabilidad ambiental y en el grado de predictibilidad de las características de esta variación, casos tan particulares como los del presente estudio difícilmente pueden ser ubicados. Por el contrario, lo que se ha mostrado es que en cualquier análisis debe precisarse la manera como los factores ambientales se expresan primero en el contorno de la especie estudiada y después en cada uno de los estadios que forman parte del ciclo de vida de esa especie, esto por sí mismo implica una cierta restricción.

Por último, es importante señalar que las investigaciones que se lleven a cabo sobre el aspecto de predictibilidad de caracteres de los organismos en un determinado medio ambiente deben efectuarse más bien con el objeto de establecer qué tanto podemos entender ciertos caracteres por una u otra explicación, en lugar de establecer un patrón y deshechar lo que no se ajuste. Lo anterior implica madurar sobre estas ideas con el objeto de llegar a determinar ciertas clasificaciones que incluyan la amplia variedad de los fenómenos naturales, y al mismo tiempo puedan usarse como herramientas de trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Vázquez-Yanes, por su acertada dirección y constante interés. Al Dr. Arturo Gómez-Pompa por el apoyo - brindado como director del Proyecto "Regeneración de Selvas" del que forma parte el presente trabajo. Al M. en C. Sergio Guevara por sus sugerencias en la estructura del trabajo y el esclarecimiento de algunas ideas. Al Biól. Víctor Manuel Toledo por su constante colaboración en el desarrollo del trabajo y por sus aportaciones en la discusión del mismo. Al M. - en C. Antonio Lot, Jefe de la Estación de Biología Tropical - de "Los Tuxtles, Veracruz por la ayuda prestada en el desarrollo del trabajo de campo, así como por la revisión del texto. Al personal de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtles" y en especial a los señores Juan Ismael Calzada, Alberto Herrera y Gabino García por su ayuda en el trabajo de campo. Al señor Armando Butanda por la revisión de la parte bibliográfica.

BIBLIOGRAFIA

- AIKMAN, J. M. 1955. The ecology of balsa (Ochroma lagopus Swartz) Iowa Acad. Sci. 62: 245-252.
- BAKER, H. G. y I. BAKER. 1968. Chromosome numbers in the Bombacaceae. Bot. Gaz. 129: 294-296.
- BAWA, K. S. 1973. Chromosome numbers of tree species of a lowland tropical community. J. Arnold Arb. 54 (4) : 422-434.
- _____ 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28 (1) : 85-92.
- BUDOWSKI, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forests. Tropical Ecology 11 (1) : 44-48.
- DOBZHANSKY, TH. 1950. Evolution in the tropics. Am. Scient. 38 : 209-221.
- GADGIL, M. y O. T. SOLBRIG. 1972. The concept of "r" and "K" selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat. 106 : 14-31.
- GARCIA, E. 1970. Los climas del Estado de Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México. 41, Ser. Botánica (1) : 3-42.
- GOMEZ-POMPA, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotropica 3 : 125-135.

- y C. VAZQUEZ-YANES, 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary species. In : proceedings of the First International Congress of Ecology, The Hague, The Netherlands, - sept. 8-14, 1974.
- GREENHOUSE, S. 1935. The culture of balsa tree in Ecuador. Jour. For. 33 : 870-876.
- GUEVARA-SADA, S. y A. GOMEZ-POMPA. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. J. Arnold Arbor. 53 : 312-355.
- HOLRIDGE, L. R. 1940. A rapid method of extracting balsa seed. - Carib. For 1 (2) : 25.
- HORN, E. F. 194 . Growing balsa in western Ecuador. Carib. For. 7 : 285-289.
- HUECK, K. y H. LAMPRECHT. 1959. Estudios morfológicos y ecológicos sobre la germinación y el desarrollo en la primera juventud de unas especies forestales en Venezuela. Biol. - Inst. For. Latino Amer. Mérida. No. 3 : 1-21.
- JAEGER, P. 1961. Floral morphology and biology of Ochroma lagopus. C. R. Acad. Sci., París 253 (25) : 3041-3043.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21(3) : 620-637.

- LEWONTIN, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. En: The Genetics of Colonizing Species, H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). Academic Press, New York.
- MAC. ARTHUR, R. H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. Proc. Nat. Acad. Sci.
- _____ y E. O. Wilson, 1967. Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton. Harcourt, - Brace, and World. New York. 354 p.
- MILLS, T. H. Timber trees of Northern Chiapas, México. 230 p.
- MIRANDA, F. y E. HERNANDEZ. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación, Bol. Soc. Bot. México. 28 ; 29-179.
- MORENO-C., P. 1973. Estudios sobre viabilidad y latencia de semillas tropicales. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, - UNAM. México, D. F. 85 p.
- ODUM, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164 : 262-270.
- PENNINGTON, T. D. y J. SARUKHAN K. 1968. Arboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, SAG, México. 413 p.
- PIANKA, E. R. 1970. On rand k-selection. Amer; Nat. 104 : 592-597.
- PIERCE, J. H. 1942a. the nomenclature of balsa wood (Ochroma). - Trop. Woods 69 : 1-2.

- PIERCE, J. H. 1942^b. An evaluation of the tipe material of Ochroma, the source of balsa wood. Trop. Woods 70 : 20-23.
- RECORD, S. J. 1939. American woods of the family Bombacaceae. Trop. Woods 59 : 1-20.
- ROBYNS, S. 1964. Family 116. Bombacaceae. En Flora of Panamá. Ann. Missouri. Bot. Gard. 51 : 39-68.
- ROWLEE, W. W. 1921. Tropical trees with light-weight wood. N. Y. Bot. Garden 22 : 75-78.
- STEARNS, S. C. 1974. Life history tactics : a review of the ideas. Tesis Doctoral. Institute of Animal Resource Ecology. University of British Columbia. Vancouver, Canadá. 64p.
- TOLEDO, V. M. 1974. Estrategias adaptativas de las plantas de selvas tropicales : Una revisión. Miniografiado 18 p.
- _____ 1975a. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. Biotropica 7 : (en prensa).
- _____ 1975 b. Pollination of some tropical rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz, México. (enviado a Biotropica).
- VAZQUEZ-YANES, C. 1974. Studies on the germination of seeds of - Ochroma lagopus Swartz. Turrialba 24 (2) : 176-179.
- WYCHERLEY, P. R. y B. A. MITCHELL. 1962. Growth of balsa trees, - Ochroma lagopus Swartz at the Rubber Research Institute Experiment Station. Malay. Forester 25(2) : 140-149.