

MORFOLOGIA, FENOLOGIA Y EXPOSICION A LA LUZ DE *Inga leonis* y *Pterocarpus hayesii*

Bettina Römich, Siegmund-W. Breckle

Departam. de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Bielefeld, Alemania, D-33619 Bielefeld

Rodolfo Ortiz

Sede de Occidente, U.C.R., San Ramón, Costa Rica

Keywords: Costa Rica, bosque húmedo premontano, *Pterocarpus hayesii*, *Inga leonis*, densiómetro de Lemmon, morfología, fenología, exposición a la luz.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de las regiones húmedas permanentes cubren en los cuatro continentes (América, Asia, África y Australia) una superficie de alrededor de 16 millones de kilómetros cuadrados. Su potencial de expansión se extiende en la línea ecuatorial hasta más o menos 10° de latitud norte hasta sur.

Las cuencas, en la cual todavía se encuentran bosques sin haber sido afectados por el hombre, se han reducido en los últimos decenios fuertemente. Cada año son utilizados más de 200.000 kilómetros cuadrados con otros fines (Myers, 1988). En Costa Rica se reducen las partes de cuencas boscosas desde un 80 % (1940) hasta un 20 % (1987) (Ellenberg, 1990).

Es característico para las zonas selváticas una gran variedad de especies. Se trata de un sistema ecológico que durante un período de tiempo muy prolongado se ha mantenido inalterado a pesar de la utilización técnica que el hombre ha ido desarrollando.

Cuanto más se acerca a las latitudes ecuatoriales, las condiciones climáticas serán más equilibradas, como por ejemplo la temperatura, y de esta forma tienen influencia sobre la vegetación. En tales regiones, donde los factores climáticos no son tan determinantes para el crecimiento de las plantas, se encuentran los ecosistemas más ricos del mundo. Aquí la competencia de las especies por luz y alimentos toma un valor muy importante y determina la vegetación. Es muy interesante la gran variedad de posibilidades que la naturaleza ha encontrado, para (en sentido global) que los mismos ecosistemas tengan la capacidad de utilizarlos.

RESULTADOS

Clima








Los datos meteorológicos fueron tomados en la Estación Biológica de la RFSR. Bajo la observación de las Estaciones vecinas, se elaboró un diagrama climático (Breckle, 1992 más actual en esta publicación Breckle & Ortiz), que indica una temperatura promedio anual de 21°C. Las temperaturas máximas y mínimas absolutas oscilan entre 35°C y 14°C. Las oscilaciones anuales son en las temperaturas habituales diarias un poco menores.

Las precipitaciones pluviales en Costa Rica están marcadas a través de la cadena central montañosa. Se diferencia la nubosidad del Pacífico y del Atlántico. La Cordillera de Tilarán está ubicada en la zona de transición de esta importante área climática.

Las precipitaciones en la estación son aproximadamente entre 4000 mm y 5000 mm en el año. La distribución de las precipitaciones anuales disminuye en los meses de febrero, marzo y abril con precipitaciones que llegan solamente hasta los 100 mm mensuales. El resto de los meses tienen un valor de más de 100 mm. Las precipitaciones mayores se producen entre agosto y noviembre con más de 800 mm.

Densidad de la copa de los árboles

El valor mayor alcanzó 97%. El valor menor alcanzó 72%. Se encuentra una acumulación en el área de las clases 4 y 5. Debajo de esto baja un 59,5% de la superficie. En las clases claras 1-3 se reducen a 15,5%. Las clases oscuras 6-7 están representadas por un 25% de la superficie (Fig. 1).

- | | | |
|---|---|----------------|
| 1 |  | 72 - 75 % Kdd |
| 2 |  | 76 - 79 % Kdd |
| 3 |  | 80 - 83 % Kdd |
| 4 |  | 84 - 87 % Kdd |
| 5 |  | 88 - 91 % Kdd |
| 6 |  | 92 - 95 % Kdd |
| 7 |  | 96 - 100 % Kdd |

clases de densidad
de copa de arboles

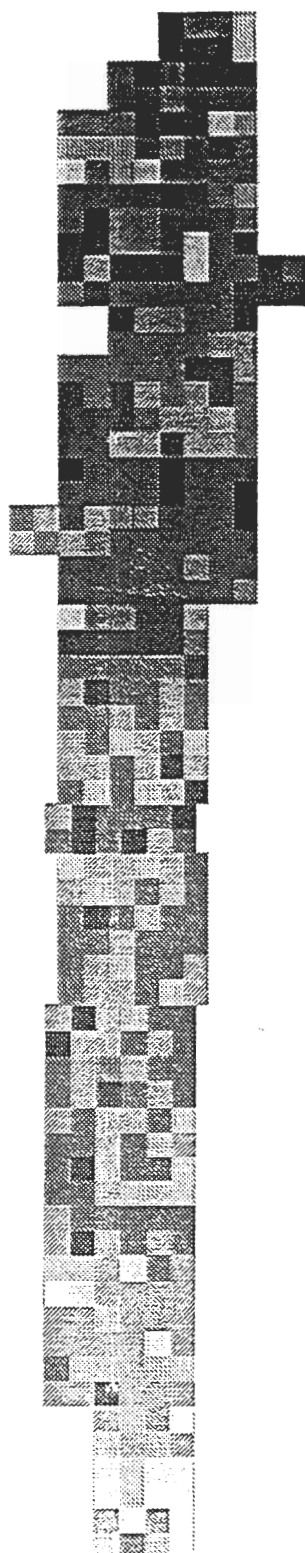


Fig. 1 Densidad de la copa sobre de los árboles en el área de investigación. Un cuadrado: 5 x 5 m, área total 1 ha. Kdd: densidad de la copa de árboles: clase 1 : 72-75%, clase 7: 96-100%

La división de los espacios de la densidad de las copas sobre las hectáreas de investigación no es muy homogénea. La parte inferior del área, que es muy apropiada, tiene una densidad menor que la parte superior, que presenta una planicie. En las partes oscuras se reconocen algunos claros, que desde el declive escarpado se eleva, introduciéndose en le área. En las partes inferiores predominan valores de 90 % de densidad de coronas.

Los árboles

El primer objeto de investigación, la especie *Inga leonis*, pertenece a la subfamilia de las Mimosoideae. Este grupo de las fabaceas se formará principalmente en árboles tropicales y subtropicales.

La segunda especie, *Pterocarpus hayesii*, pertenece dentro de las fabaceas al grupo de las Papilionidae. En el área de la Reserva Forestal fueron localizadas hasta ahora tres especies de *Pterocarpus* (Ortiz 1991).

Las observaciones morfológicas y fenológicas dieron luz a dos estrategias muy diferentes de sobrevivencia.

Observaciones fenológicas

La *Inga leonis* pertenece al grupo de árboles perennes. También, en las épocas de escasa lluvia, de enero a abril, mantiene sus hojas. A fines de abril, se puede observar un aumento de los brotes de hojas. Conjuntamente con los brotes de hojas, aumenta el brote de la yema floral. Cada individuo florece en diferentes épocas, divididas en un espacio de tiempo prolongado.

Durante el período de frutificación de *Inga* el suelo permanece debajo del árbol lleno de frutas. Durante el espacio de tiempo total (10 meses), se pudo reconocer frutos en distintos árboles. Sobre la caída de hojas no se pudo realizar ninguna observación adecuada.

Pterocarpus hayesii pierde su follaje en el tiempo entre octubre y diciembre. Los individuos crecidos se quedan hasta abril sin hojas. Los brotes tiran solamente en parte las hojas, y por un período corto.

A fines de setiembre fue recubierta toda la superficie con frutos de la *Pterocarpus*. A partir de mediados de abril, brotan nuevamente los individuos mayores. La población investigada, no

mostró durante el transcurso de la investigación ninguna floración.

La periodicidad de las apreciaciones fenológicas fue para todos los árboles en existencia similar. A través de las observaciones, dió la impresión de un ritmo dependiente de las sequías anuales.

Observaciones morfológicas.

Durante la brotación, *Inga leonis* tiene un brote pubescente. La parte inferior de la hoja al quedar envejecida afecta el nervio foliar de la misma introduciéndose irregularmente. La parte superior de la hoja nueva es lisa y con vellos.

Las hojas son muy estables. La distribución de los estomas en la parte inferior de la hoja es densa y regular. El tamaño de los estomas es menor a los de la *Pterocarpus hayesii*. La cantidad de estomas por mm² alcanza aproximadamente 400.

Las hojas de *Pterocarpus hayesii* son cambiantes, pinnadas con dos o tres pares de pinnas. El tamaño de una hoja alcanza 20 cm de largo y 15 cm de ancho. En el momento de la brotación, las hojas son suaves y con una coloración verde claro. El número de los estomas por mm² da un valor de 80. La distribución de los estomas en la parte inferior de la hoja es irregular. Se encuentran muy pocos estomas grandes.

En los cortes transversales se reconoce un mesénquima compacto. La epidermis de la parte superior e inferior de *Inga leonis* está formada de distinta manera. La parte superior tiene una superficie alisada y una epidermis gruesa con una cutícula. La parte inferior posee pubescencia movediza y una estructura áspera, producidas a través de una marcada lignificación del nervio foliar de la hoja. En la nervadura se encuentran partes esclerénquimatosas muy grandes. La epidermis inferior posee paredes finas con cutícula.

La estructura del corte transversal de la hoja de *Pterocarpus hayesii* muestra una adaptación higromórfica. Se reconoce un mesénquima con grandes espacios intercelulares. En *Pterocarpus hayesii* la parte superior e inferior de las hojas no son claramente diferenciables. Ellas tienen una epidermis relativamente gruesa y una cutícula fina. Es notoria la inclusión de una gran cantidad de gotas de aceite en las hojas.

En brotes de diez días de *Pterocarpus hayesii* se encuentran en la superficie superior de la hoja, gotas que se hacen particularmente notorias, debido a su coloración lechosa. Se reconocen en las hojas puntas instiladas. Las primeras hojas cuelgan, después de la brotación, inclinadas rectamente a la planta. Totalmente diferente, actúa *Inga leonis*. Los brotes forman superficies lo más grandes posible con las primeras hojas.

Densidad de la copa y posición de las plantas

Para determinar las relaciones de luz sobre la superficie de investigación, fue medida la densidad de la copa de los árboles con un densiómetro (Spherical Densimeter, modelo A según Lemmon). Aquí fueron divididas las parcelas a investigar en cuatro subparcelas. En estas cuatro subparcelas se llevaron a cabo cuatro mediciones a una altura de 1,30 m, en los distintos puntos cardinales. La fig. 1 muestra los valores medios para estas relaciones de luminosidad.

Los brotes de *Inga leonis* se encuentran a menudo en las áreas oscuras (92-95 % densidad de copa). Las plantas de hasta 2 m se encuentran en áreas más claras (76-79 % densidad de copa), pero también a menudo en áreas oscuras (88-91 % densidad de copa). Para las plantas jóvenes de hasta 9 m, traslada el máximo en el área oscura (92-95 %). Los árboles mayores no muestran ninguna preferencia significativa por una determinada clase de luz (Fig. 2).

En comparación con la distribución de la densidad de la copa en todo el área el máximo de los brotes de *Pterocarpus hayesii* está movido hacia las áreas más claras (84-87 %). Las plantas > 0,10 m hasta 9 m se encuentran más frecuentemente en las áreas oscuras (92-95 %) (Figs 3 y 4).

DISCUSION

Clima

En la cuenca de investigación, las oscilaciones de temperaturas diarias son mayores durante la época seca que en el tiempo de lluvia. A través del faltante cubrimiento de nubes, las emanaciones solares son directas y la liberación de calor es mayor durante la noche. La capa de

vegetación tiene un efecto de equilibrio en las relaciones climáticas, la cual se nota en las temperaturas bajas medias en existencia con 19,2 °C en comparación con 21 °C en áreas de claros.

La distribución de las precipitaciones con dos meses de época seca se mueve a una transición de un verano seco a un clima húmedo. Los valores climáticos se colocan según la ordenación de Holdridge *et al.* (1971), en el área para selvas húmedas premontañas de los trópicos calientes. Según la división de Lauer (1989), se colocan los valores climáticos en transición de un área premontañosa hacia un área montañosa. La distribución de las precipitaciones anuales, sería según esta división en el límite de un clima constante húmedo hacia un clima semihúmedo.

A través de la fuerte influencia del relieve en el clima de la región de investigación (principalmente, pequeñas condiciones climáticas, Vargas, 1991), y en este respecto un doble carácter de transición dado (transición de un montañoso hacia un premontañoso, y de un semihúmedo hacia permanentemente húmedo), debieron tomarse los datos climáticos para ofrecer una información apropiada, esencialmente durante un período de tiempo mayor.

Comparación de las estrategias de sobrevivencia de *Inga leonis* y *Pterocarpus hayesii*

Morfología funcional y fenología

En investigaciones de muchos autores (Richards 1952, Vareschi 1980, Vickery, 1984) sobre selvas tropicales, se enfatizó que la forma de las hojas son muy similares. Ellos le otorgan a la selva una apariencia similar, aunque el bosque está formada por diferentes especies. Las dos formas de hojas que Vareschi (1980) definió como hojas típicas en diferentes formaciones de selvas tropicales, son:

- 1) hojas de vida corta e higromorfas en selvas semisecas
- 2) hoja xeromorfas en selvas alisias y monosónicas con un período breve de sequía.

En Walter & Breckle (1991) se notará que: "... las especies de árboles de la vegetación zonal poseen siempre un tipo de hoja, que bajo las respectivas condiciones climáticas, garantiza una amplia posibilidad de producción".

Fig. 2 Comparación de la luz (clases de densidad de la copa de árboles y porcentaje en el área de investigación) con la posición de las plantas de *Inga leonis*

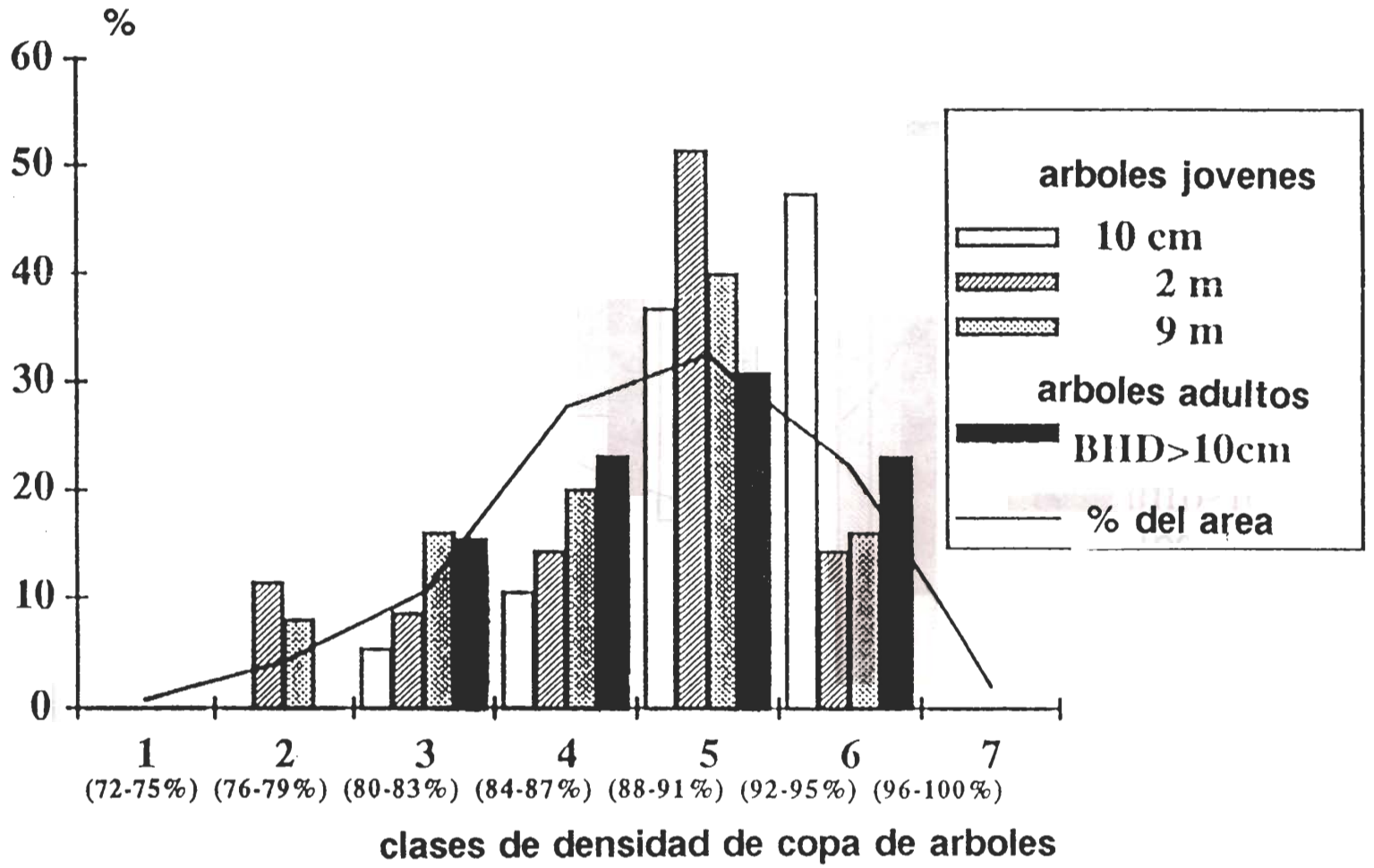


Fig. 3 Comparación de la luz (clases de densidad de la copa de árboles y porcentaje en el área de investigación) con la posición de las plantas de *Pterocarpus hayesii*

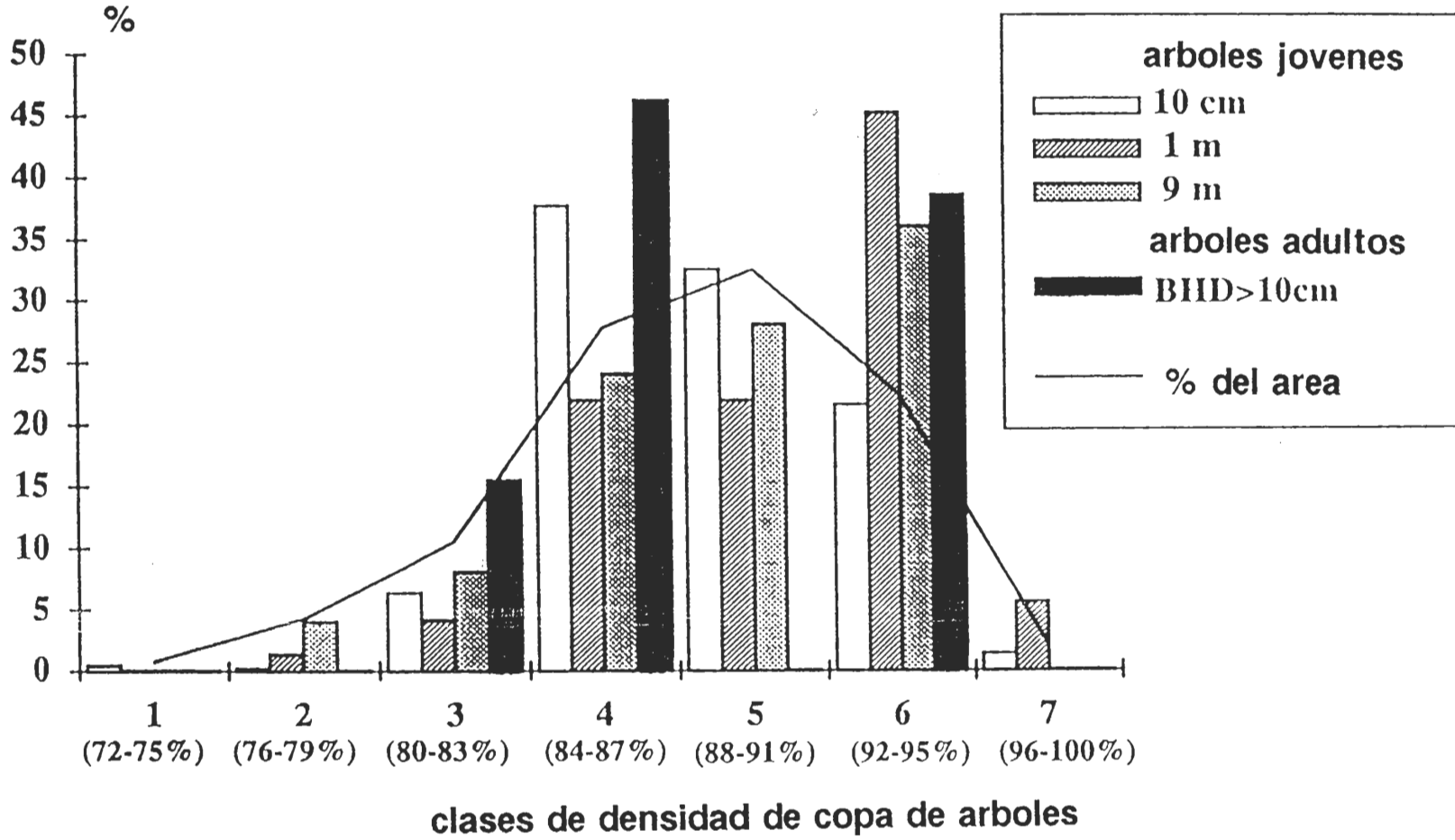


Fig. 3 Comparación de la luz (clases de densidad de la copa de árboles y porcentaje en el área de investigación) con la posición de las plantas de *Pterocarpus hayesii*

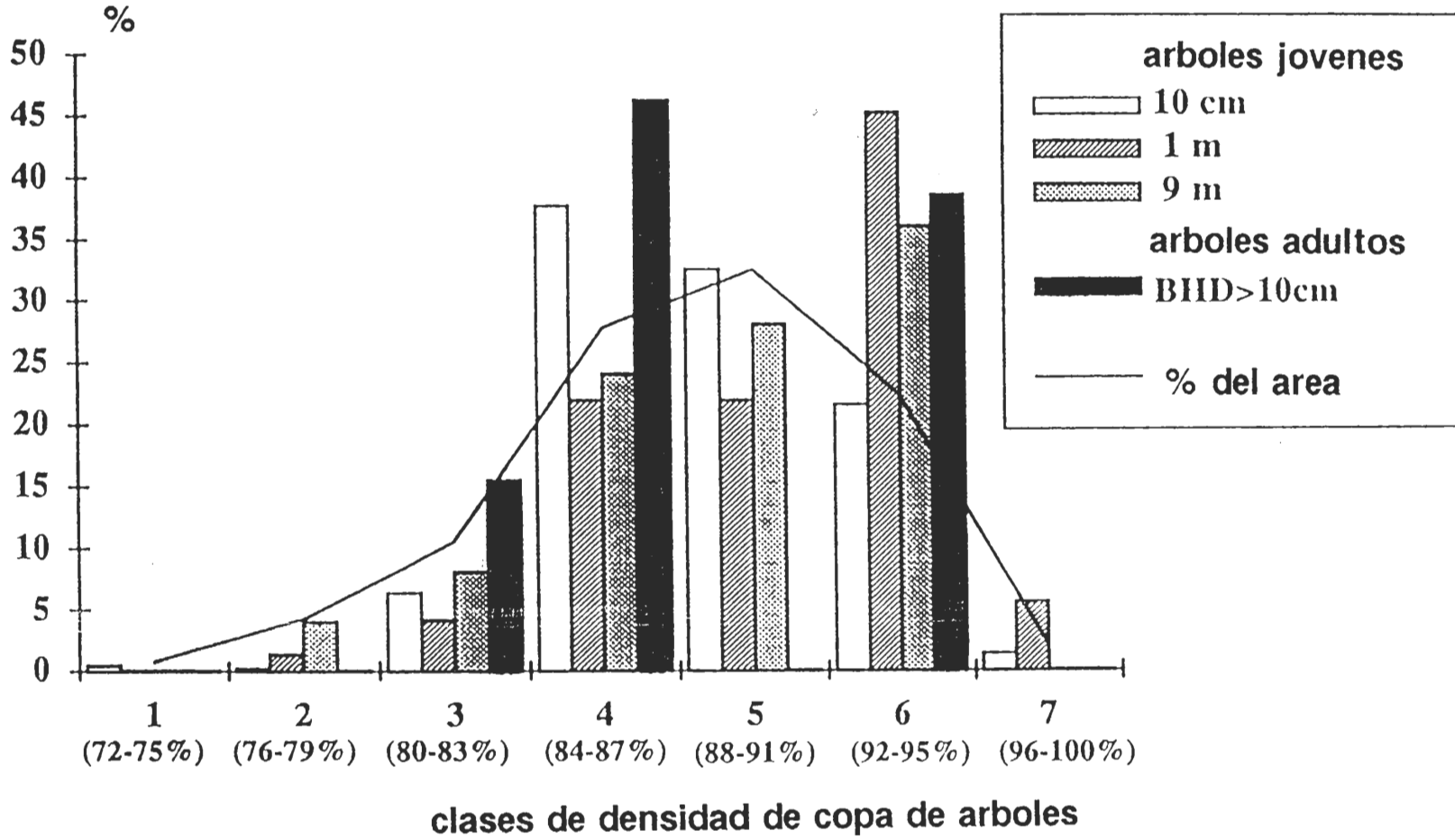
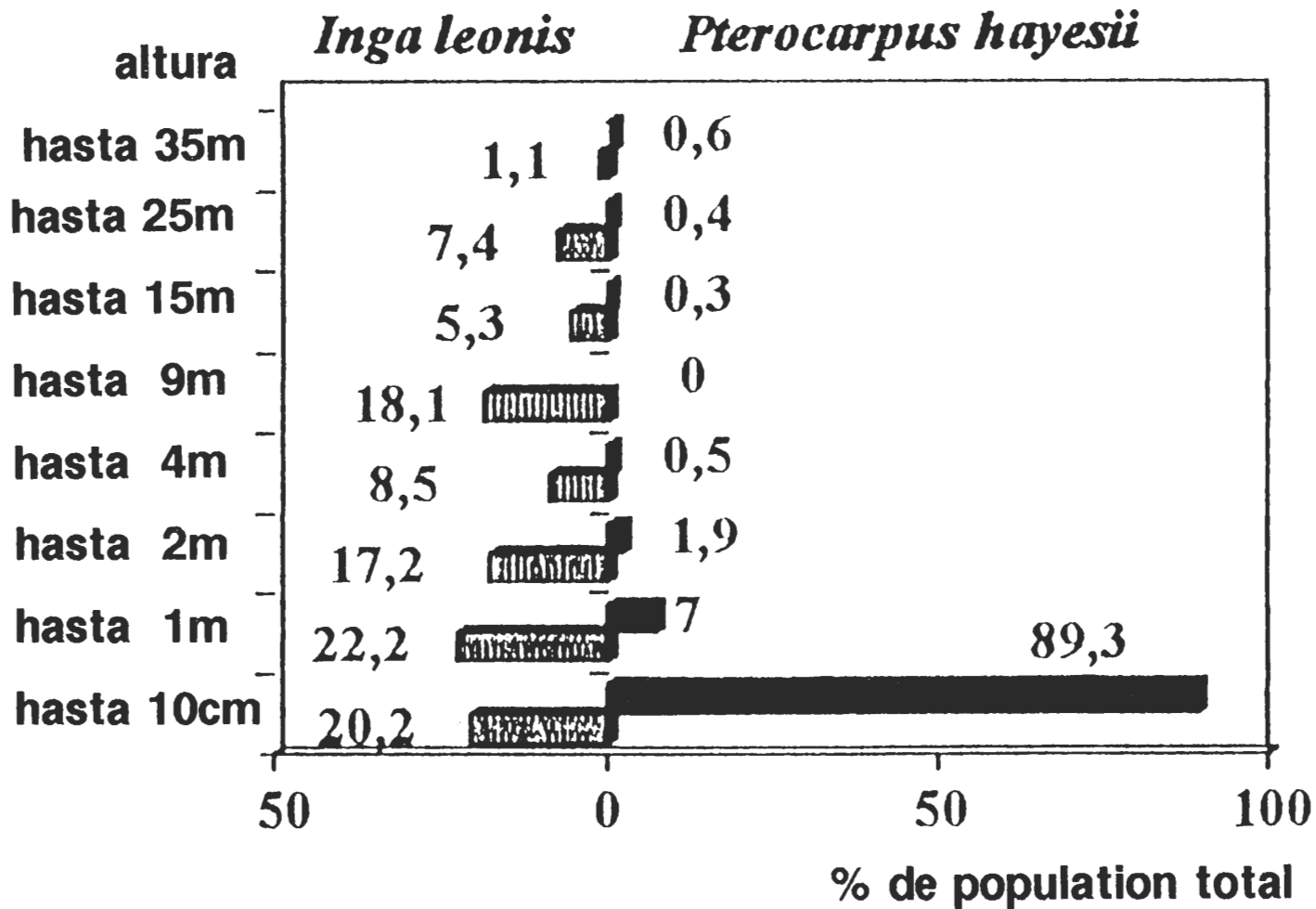


Fig. 4 Las poblaciones de *Inga leonis* y de *Pterocarpus hayesii*



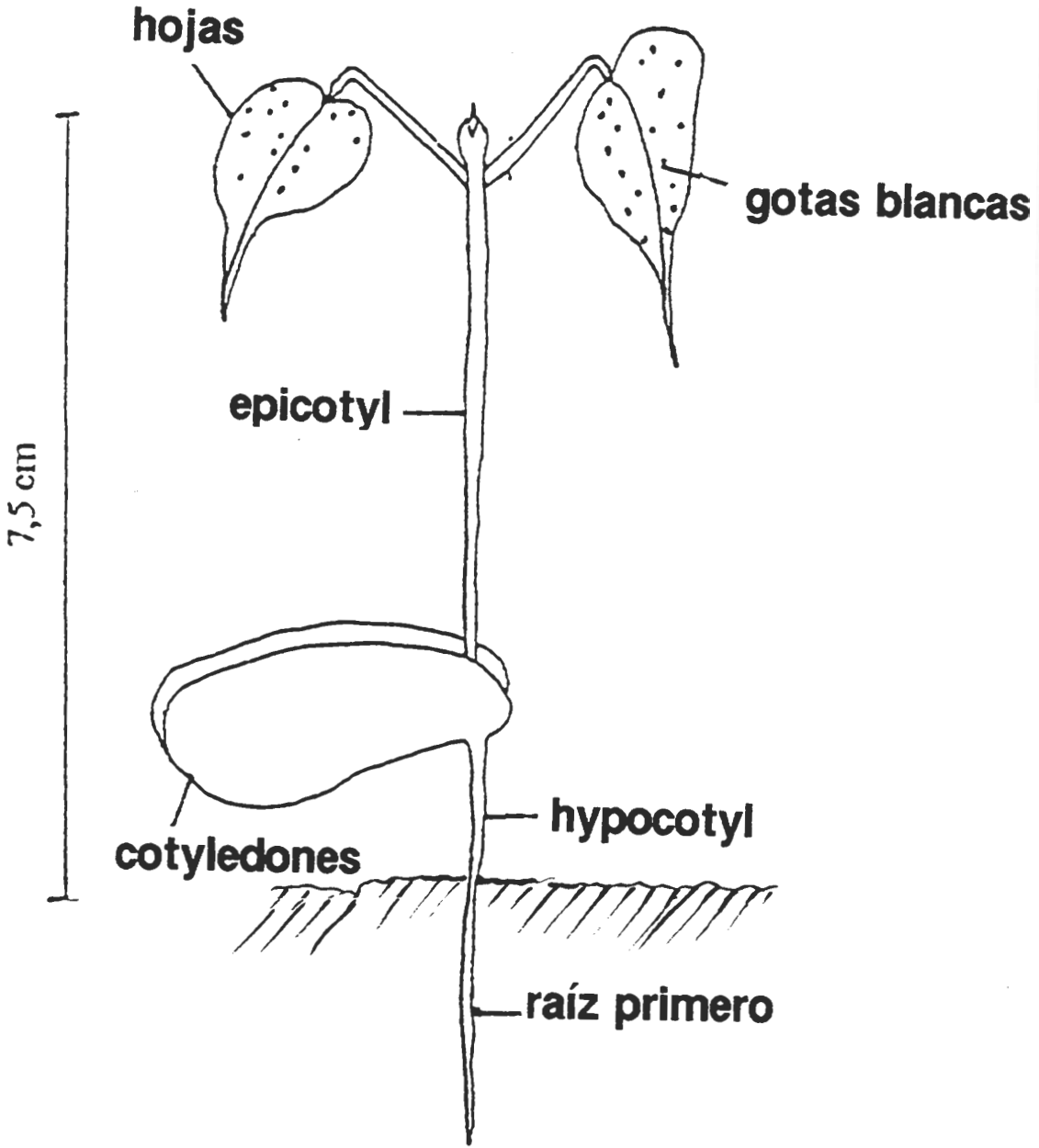


Fig. 5 Un brote de 10 días de *Pterocarpus hayesii*

En la selva premontañosa de la R.F.S.R., se encuentra en el mismo tipo de selva estas formas diferentes de hojas, una al lado de la otra. La razón de este caso, será discutido a continuación, teniendo en mano diferentes características de las especies.

Investigaciones morfológicas dieron, dentro de un determinado marco, información sobre las cualidades fisiológicas de las hojas (Napp-Zinn 1984, Larcher 1980).

Inga Leonis tiene muchas pequeños estomas, que están repartidos en la parte inferior de la hoja y que según Larcher (1980) esto la capacita para una rápida y efectiva regulación del agua. Una gran cantidad de pequeños estomas se valoriza como característica de hojas xeromorfas (Kausmann & Schiewer 1989 y Napp-Zinn, 1984). En una investigación de Medina (1988), fueron dados valores de plantas resistentes a la sequía en una cuenca selvática en Río Negro (Brasil). El encuentra un valor medio de 346 estomas por mm². Esto corresponde aproximadamente al valor de *Inga leonis* de 400 estomas por mm²).

En el corte transversal de la hoja de *Inga leonis* se aprecia que los tejidos son más compactos que los de *Pterocarpus hayesii*. El peso de la superficie de las hojas de *Pterocarpus hayesii* alcanzó una cuarta parte al peso correspondiente al de *Inga leonis*. Esta diferencia está radicada en una mayor cantidad de tejido de sostén y de la compacta estructura del mesénquina en *Inga leonis*.

Las hojas de *Inga leonis* son más duras y estables que las de *Pterocarpus hayesii*. Un mesénquina compacto y un marcado tejido de sostén son otras características de hojas xeromorfas (Napp-Zinn 1984).

Las observaciones fenológicas muestran una concordancia pronunciada con la morfología de las hojas. *Pterocarpus hayesii*, con hojas higromorfas, pertenece a las especies caducifolia, que durante el periodo de sequía pierden el follaje. *Inga leonis*, con hojas xeromorfas, es un árbol siempreverde. Esto quiere decir que ambos árboles muestran una adaptación, aunque de forma distinta, a la falta de agua. Ya que ellas pertenecen a las especies que con mas frecuencia se presentan en el área de investigación, parece ser que esta adaptación es una ventaja para los árboles en esta cuenca.

Rejuvenecimiento

La expansión ecológica de las plantas, es un medio muy importante para entender la estructura y función del complejo sistema de selvas tropicales (Kubitzki 1984). El rejuvenecimiento con la expansión de la semilla y el establecimiento de los brotes (Fig. 5), presenta un ritmo de vida de los árboles en los lugares más delicados. El éxito de esta fase depende de si el árbol en existencia se puede establecer y reproducir (Terborgh 1990).

A continuación, influyen factores abióticos como la luz, el agua y la calidad del suelo sobre las posibilidades de sobrevivir de la planta joven. El efecto de las condiciones de luz sobre el crecimiento del brote, fueron investigadas por diferentes autores (Loach 1967; Augspurger 1983; Liebermann *et al.* 1985; Howe 1986).

Liebermann *et al.* (1985), observaron tres modos de adaptación diferentes en las relaciones de luz:

- 1) especies de árboles sombreados
- 2) especies de árboles luminosos tolerantes con la sombra
- 3) especies de árboles luminosos intolerantes con la sombra.

Pterocarpus hayesii se presenta como una de las especies de árboles pioneros de larga vida (Fig. 4). A los brotes se los encuentra muy a menudo en las partes claras. Los frutos son distribuidos por el viento y se encuentran en lugares claros y ventosos. En el transcurso del tiempo la planta joven es sustituida por otras pioneras que crecen rápidamente hasta cubrir las totalmente. Debido a que el área media de las clases mayores falta, se puede sospechar que el árbol bajo malas condiciones de luz, no sobrevive. *Pterocarpus hayesii* sería, según esos resultados, una especie de árbol intolerante a la sombra, que necesita mucha iluminación para su rejuvenecimiento.

En general, las especies del *Inga* pertenecen al de especies de árboles luminosos (León 1966; Janzen 1991). Para *Inga leonis* no se reconoce ninguna preferencia para determinadas relaciones de luz.

Presumiblemente, se trata de una planta de crecimiento rápido, tolerante a la sombra y una

especie de árbol pionero, que bajo una buena relación de luz, se abre a la copa superior, y que en el caso de relaciones de luz negativas, también como oportunista se puede mantener en pequeños lugares luminosos y al borde de grandes lugares luminosos.

El período de sequía, principalmente en los árboles mayores (especialmente *Pterocarpus hayesii*), necesitan una determinada adaptación en la parte superior de la copa, pero para los brotes y las planta jóvenes no parece ser una influencia muy grande. Esto será reforzado a través de las observaciones, donde las planta jóvenes de *Pterocarpus hayesii* no padecen de una marcada caída del follaje como en los árboles mayores.

Una razón para esto podría ser el establecimiento de relaciones hídricas del sotobosque de la selva (Walker & Breckle 1991).

La influencia de factores abióticos como competencia intra- e interespecífica, herbivoría y patógenos, están estrechamente ligadas con condiciones abióticas.

En ambas especies investigadas se encuentran dos estrategias opuestas para el aumento de la capacidad de competencia.

Hay que agregar también, que las hojas esclerenquimatosas, es lo que les obliga a los herbívoros a adaptarse a esta relación. El efecto en conjunto de estos factores presenta una estrategia para evitar los enemigos devoradores.

La estrategia, que se observa en *Pterocarpus hayesii*, nos indica claramente lo contrario. Los brotes se presentan en alfombramientos, que para los hervíboros es una meta muy atractiva. La distribución de las clases mayores muestra una ancha base de brotes y una alta proporción de mortalidad de plantas jóvenes. En oposición a *Inga leonis*, se marca aquí una especie de estrategia de víctima. Esta estrategia funciona naturalmente si algunos individuos sobreviven.

Investigaciones de otras especies (Clark & Clark, 1984, 1985; Janzen, 1975), han demostrado que se reducirá fuertemente la población de brotes. La presentación temporal de brotes (Fig. 4) y la presencia de sustancias aceitosas en la hojas, como será observado en *Pterocarpus hayesii*, pueden contrarrestar el ataque de los herbívoros. El resto de los brotes tiene por lo tanto grandes posibilidades de sobrevivir.

LITERATURA

- ARA-ARBEITSGEMEINSCHAFT REGENWALD & ARTENSCHUTZ 1989: Schutz der tropischen Regenwälder, Stellungnahme der ARA für die Enquete-Kommission des Deutschen Bundestages "Vorsorge zum Schutz der Erdatmosphäre". Selbstverlag, Bielefeld.
- BERGOING, J.P. & BRENES, L.G. 1978. Mapa Geomorfológico de Costa Rica, 1:1.000.000. Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6):1884-1892
- ELLENBERG, L. 1990. Entwicklungsprobleme Costa Ricas - Eine Einführung. In Ellenberg, L. & Bergemann, A. (eds.). Entwicklungsprobleme Costa Ricas, Fort Lauderdale. Breitenbach/ Saarbrücken.
- FRANKIE, G.W. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919
- GOMEZ P., L. D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica
- HEANLY, A. & PROCTOR, J. 1990. Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 307-320
- HERRERA, W. 1985. Clima de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica
- HOLDRIDGE, L.R. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press/ New York
- JANZEN, D.H. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José

- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 173-185
- KAUSSMANN, B. & SCHIEWER, U. 1989. Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. G. Fischer Verlag/Stuttgart-New York
- LAUER, W. 1989. Climate and weather. *In* Lieth, H. & Werger, M.J.A. 1989. Ecosystems of the world 14B. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- LAMPRECHT, H. 1986. Waldbau in den Tropen. P. Parey/Hamburg-Berlin
- LARCHER, W. 1980. Physiological Plant Ecology. 2. ed., Springer/ Berlin-Heidelberg-New York
- LEON, J. 1966. Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53: 365-59.
- LOACH, K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings. *New Phytol.* 66, 607-621
- MADRIGAL, R. & ROJAS. 1980. Mapa Geomorfológico de Costa Rica, 1:200.000, SEPSA, OFIPLAN, San José
- MEDINA, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forest of upper Rio Negro Region. *Biotropica* 22(1): 51-64
- NAPP-ZINN, K. 1984. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. *Handbuch der Pflanzenanatomie VIII/2A*, Bornträger/ Berlin
- ORTIZ V., R. (ed.) 1991. Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón. Serie Catedra Universitaria, Alajuela. Costa Rica
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical rain forest - An ecological study. Cambridge University Press/Cambridge-London-New York-Melbourne
- SPRENGER, A. 1992. Populationsökologische Untersuchungen von *Plinia salticola* (Myrtaceae) in prämontanen Regenwald der Cordillera de Tilarán (Costa Rica). Universität Hohenheim/Bielefeld, Diplomarbeit
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal - commentary. *In* BAWA, B.S. & HANDLY, M. (eds.) 1990: Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and Biosphere Series, Volume 7, The Parthenon Publishing Group
- THOMAS, P. 1990. Reiseführer Costa Rica mit Landeskunde. Tucan Verlag/Stuttgart-München
- THOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. Tropical trees as living systems, Cambridge University Press/Cambridge
- VARESCHI, V. 1980. Vegetationsökologie der Tropen. E. Ulmer/ Stuttgart
- VARGAS, G. 1991. Algunas consideraciones geográficas, geológicas y ecológicas de La Cuenca del Rio San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *In* Ortiz V., R.: Memoria de investigaciones Reserva Forestal de San Ramon
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. 1991. Ökologie der Erde, Band II. Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen. 2. Aufl., G. Fischer Verlag/Stuttgart.
- WALTER, H. 1984. Vegetation und Klimazonen. E. Ulmer/ Stuttgart.
- WITHMORE, T.C. 1993. Tropische Regenwälder. Spektrum Akademischer Verlag/ Heidelberg-Berlin-New York