

DIFERENCIAS EN LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS DEL ROBLE *QUERCUS HUMBOLDTII* BONPL. EN DOS BOSQUES ANDINOS DE LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA¹

Seed production differences of the Andean oak Quercus humboldtii Bonpl. in two Andean forests of the Colombian Eastern Cordillera

Palabras clave: aluminio, departamento de Santander, Cachalú, fósforo, Patios Altos, potasio, producción de semillas, roble andino.

Key words: aluminium, State of Santander, Cachalú, phosphorus, Patios Altos, potassium, seed production, Andean oak.

*Andrés González Melo²
Ángela Parrado Rosselli²*

RESUMEN

El conocimiento acerca de los mecanismos de reproducción de las especies de árboles, incluyendo los patrones de producción de frutos y semillas en situaciones naturales, es muy importante para el manejo forestal. Considerando el efecto de los factores abióticos tales como las características del suelo, la humedad y precipitación en la fenología de fructificación de las especies de plantas, se evaluaron los patrones de producción de frutos del roble *Quercus humboldtii* (Fagaceae) en dos sitios (Cachalú y Patios Altos) de la cordillera oriental en el municipio de Encino, Santander, con condiciones ambientales contrastantes. Durante 5 meses, en los dos bosques, se realizaron seguimientos mensuales de la producción de frutos de 15 individuos en Cachalú y 11 en Patios Altos por medio de trampas ubicadas bajo la copa de los árboles. En cada uno de los sitios se tomaron muestras de suelo a 20 cm para analizar sus propiedades y nutrientes. En general, los árboles de Cachalú presentaron una mayor cantidad de frutos, peso seco y húmedo por individuo y por unidad de área de copa que en Patios Altos. En los dos sitios, la mayor producción

por individuo, se presentó entre los meses de abril y mayo, los cuales coinciden con el periodo de mayores lluvias. Se encontraron correlaciones positivas entre la producción de frutos y la precipitación del mes anterior en los dos sitios. Altos contenidos de fósforo (P) y potasio (K) son las principales variables en explicar la alta producción. Mientras que altos contenidos de aluminio (Al) explicaron la baja producción encontrada en Patios Altos. Se discuten estos resultados y su importancia para generar estrategias de manejo de la especie que contemplen la producción de semillas, tales como los programas de restauración y reforestación.

ABSTRACT

Knowledge of mechanisms of tree species reproduction under natural situations including fruit and seed production patterns is very important for forest management strategies. Considering the influence of abiotic factors such as soil characteristics, humidity and rainfall on fruiting phenology, we studied fruit production patterns of the Andean oak (*Quercus humboldtii*: Fagaceae) in two forest sites of the Colombian Eastern Cordillera (Cachalú

¹ Investigación financiada por la Fundación Natura Colombia en el marco del macroproyecto “Corredor de conservación de robles (Guantivá – La Rusia –Iguaque): una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia”

² Grupo Uso y Conservación de la Diversidad Forestal, Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Avenida Circunvalar - Venado de oro, Bogotá. aparrador@udistrital.edu.co Autor para correspondencia.

and Patios Altos), under contrasting environmental conditions. At both sites, we monitored monthly fruit production of 15 trees in Cachalú and 11 in Patios Altos using fruit/seed traps placed under the tree crowns. In each site soil cores were extracted below the litter layer 20 cm depth, and soil characteristics and nutrients were analyzed. In general, trees in Cachalú produced more fruits than in Patios Altos, as well as mean fruit mass (wet and dry weight) was significantly higher in Cachalú. At both sites, oak fruiting peaked from April to May, when the highest rainfall occurs. We found positive correlations between fruit production and rainfall one month prior. High phosphorus (P) and potassium (K) were the main variables for explaining the high production. In contrast, high aluminum (Al) contents explained the low production found in Patios Altos. We discuss the importance of including fruit production for oak management strategies, such as restoration and reforestation programs.

INTRODUCCIÓN

El roble común (*Quercus humboldtii* Bonpl. Fagaceae) es una especie característica de los Andes colombianos que crece desarrollando asociaciones con numerosas especies de flora y fauna (Palacio & Fernández 2006). Sus poblaciones han sido fuertemente afectadas por presiones originadas por la explotación forestal desmedida para la obtención de madera para construcción y carbón vegetal y por la ampliación de la frontera agrícola (Calderón 2001). De acuerdo a Cárdenas & Salinas (2006) *Q. humboldtii* se encuentra catalogada como vulnerable. Adicionalmente, la resolución 096 de 1996 del Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (MAVDT) establece una veda para el aprovechamiento de esta especie a nivel nacional. A través de esta resolución también se plantea la necesidad de adelantar estudios técnicos con miras a establecer áreas susceptibles de aprovechamiento forestal para un levantamiento futuro de la veda, lo cual se encuentra actualmente en estudio. Sin embargo, el conocimiento sobre la ecología del roble en Colombia y sus ecosistemas asociados todavía presenta vacíos. Por lo tanto, es necesario adelantar investigaciones que permitan conocer más detalladamente esta especie para así apoyar las estrategias para su manejo y conservación. En

este sentido, actualmente la Fundación Natura Colombia, con el apoyo de la Fundación Mac Arthur y en colaboración con el grupo de investigación de la Universidad Distrital, Uso y Conservación de la Diversidad Forestal, desarrollan en los departamentos de Boyacá y Santander el proyecto denominado “Corredor de Conservación de Robles: una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia” (Fundación Natura 2007a). Dentro de este macroproyecto, se ha identificado la importancia de conocer los mecanismos naturales de regeneración del roble, pues constituye una de las estrategias fundamentales para su manejo. Por lo tanto, el objetivo del estudio aquí presentado es aportar a estos aspectos con énfasis en la producción de frutos.

La producción de frutos es un proceso determinante en el establecimiento y en la abundancia de las poblaciones de plantas (Muller-Landau *et al.* 2002, Jordano *et al.* 2004). Además, es de gran importancia en la dinámica de las poblaciones de vertebrados debido a que en los bosques tropicales, la mayoría de las especies de plantas poseen frutos adaptados para el consumo por animales y por ende dependen de la disponibilidad de frutos (Howe & Smallwood 1982, Terborgh 1986, Anderson *et al.* 2005). Aunque existe una gran cantidad de estudios acerca de la fructificación de los bosques tropicales tanto a nivel de comunidad (*e.g.* Heide-man 1989, Chapman *et al.* 1999, Parolin 2000, Stevenson 2004, Hamann 2004, Parrado-Rosselli 2005) como de especies particulares (*e.g.* Peres 1994, Adler & Kienpinski 2000, Herrerias-Diego *et al.* 2006, Kainer *et al.* 2007), son muy pocos los que han sido realizados sobre especies y ecosistemas andinos. Dichos estudios han encontrado que la fructificación se encuentra condicionada por la incidencia de factores bióticos y abióticos. Dentro de los factores bióticos se encuentran la actividad y disponibilidad de polinizadores (éxito en la polinización), dispersores, y depredadores y el estado hídrico de los árboles (Ratchke & Lacey 1985, Borchert 1998). En contraste, dentro de los factores abióticos se incluyen aspectos como la precipitación, la radiación solar, el fotoperiodo y la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo (Van Schaik *et al.* 1993, Borchert *et al.* 2005,

Wright *et al.* 2005, Zimmerman *et al.* 2007). Estos factores pueden generar variaciones espaciales y temporales en cuanto a la duración y la intensidad de la fructificación (Ratchke & Lacey 1985, Van Schaik *et al.* 1993, Chapman *et al.* 1999).

Respecto a los factores abióticos, diferentes estudios realizados a nivel de comunidad y de especies en bosques tropicales bajos han encontrado que los picos de producción de frutos por lo general se presentan desde mediados de la estación seca hasta mediados de la estación de lluvias (Heideman 1989, Chapman *et al.* 1999, Haugaasen & Peres 2005, Stevenson 2004 Parrado-Rosselli 2005) cuando se tiende a encontrar mayor nubosidad y por lo tanto menor radiación. Por otro lado, algunos estudios han encontrado relaciones entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la producción de frutos (Grubb & Coomes 1997, Parra-Tabla & Bullock 1998, Zuidema 2003, Kainer *et al.* 2007). Por ejemplo Kainer *et al.* (2007) encontraron que la producción de frutos de la nuez del Brasil *Bertholletia excelsa*, estaba relacionada con la capacidad de intercambio catiónico (CIC) del suelo, y sugieren un efecto de la fertilidad sobre la producción. De igual forma, Parra-Tabla & Bullock (1998) encontraron que la adición de fósforo para el árbol *Ipomoea wolcottiana* aumentó la producción de flores y la iniciación de frutos. Sin embargo, estas relaciones han sido poco estudiadas para especies de árboles tropicales, menos aun de árboles andinos.

En los Andes colombianos, los estudios sobre la fenología de fructificación han sido escasos y por lo general no han sido publicados. Dentro de los pocos estudios existentes, Ríos *et al.* (2008), estudiaron los patrones de floración y fructificación a nivel de comunidad, en el Santuario de Fauna y Flora SFF, Otún Quimbaya. Para fines de manejo y restauración ecológica Lozano & Molina (2007), estudiaron durante un año la fenología de ocho especies del bosque altoandino. Pinzón (2005), por su parte estudió el comportamiento fenológico de algunas especies heliófitas dispersadas por aves en la reserva Cachalú, en Santander. Acerca de la fenología del roble *Q. humboldtii* existen muy

pocos estudios, a pesar de que especies del mismo género han sido ampliamente estudiadas en otros lugares del mundo. Pacheco & Pinzón (1997) en Bogotá, encontraron que el pico de fructificación de *Q. humboldtii* ocurre entre enero y marzo (mediados estación seca y principios de la estación de lluvias). Pardo & Chiquillo (2002) encontraron que la fructificación del roble ocurre en dos épocas del año. La primera, comprendida entre los meses de octubre, noviembre y diciembre (fin de la estación de lluvias inicios de la estación seca) y la segunda, a finales de abril, mayo y junio (estación de lluvias).

Con base en estos y otros estudios realizados para diferentes especies de roble en Centroamérica (Sork 1993, Camacho & Orozco 1998, Guariguata & Sáenz 2002), tal parece que la producción de frutos estaría relacionada con los valores de precipitación, presentándose el mayor porcentaje de frutos maduros durante los periodos más lluviosos de año, lo que facilitaría la regeneración natural de la especie puesto que genera condiciones de humedad apropiadas para la germinación de las semillas que caen al suelo (Garwood 1982). Sin embargo, a pesar de esta información, nuestro conocimiento sobre las limitantes y los factores que inciden en la variación de la producción de frutos de las especies aun es escaso. Teniendo en cuenta que los factores abióticos como las características del suelo, la humedad y precipitación pueden afectar la fenología de fructificación de las especies y generar variaciones tanto espaciales como temporales (Heideman 1989, Van Schaik *et al.* 1993, Chapman *et al.* 1999), se podría esperar que la sincronía en la producción de frutos entre individuos y entre sitios estuviera regida por la precipitación y que la producción de frutos fuera mayor en sitios con mayor humedad relativa y/o en suelos con mayor fertilidad. Por ejemplo, Guariguata & Sáenz (2002), en Costa Rica, compararon la producción de frutos de *Q. costaricensis* en dos bosques con diferentes grados de intervención y encontraron que los bosques que habían sido talados anteriormente producían más frutos que aquellos poco perturbados, posiblemente como consecuencia de la mayor iluminación que recibían los árboles en los bosques intervenidos.

Por lo tanto, este proyecto pretende evaluar las diferencias entre los patrones de producción de frutos de roble *Quercus humboldtii* en dos sitios de la cordillera oriental, en el municipio de Encino, Santander, con condiciones ambientales contrastantes, con el fin de entender aspectos de la ecología de regeneración de la especie, aportar al conocimiento sobre las limitantes en la fructificación y por ende, apoyar la generación de herramientas para la reproducción y manejo de la especie. Para tal fin, nos enfocamos en las siguientes tres preguntas de investigación: ¿Cuáles son las diferencias en la producción de frutos del roble entre los dos sitios en términos del número de frutos y la biomasa (en peso seco y húmedo)? ¿Es completamente sincrónica la fructificación en los dos sitios? ¿Cuáles factores abióticos explican mejor las diferencias en la producción de frutos del roble entre sitios, enfocados principalmente en la precipitación, las características de los suelos, nutrientes disponibles y algunas características estructurales de los árboles como el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura y tamaño de la copa?

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos bosques andinos de la vertiente occidental de la cordillera oriental de Colombia, específicamente en el corredor de conservación de roble Guantivá – La Rusia – Iguaque, ubicado en los departamentos de Boyacá y Santander (Solano 2006). Los dos sitios se encuentran separados a una distancia de 10 km. El primer sitio corresponde a la Reserva Biológica Cachalú, la cual es propiedad de la Fundación Natura Colombia. La reserva está localizada entre los municipios del Encino y Charalá en el departamento de Santander (6°04'52" N y 73°07'43" W; Figura 1). Esta tiene un área de 1200 ha, distribuida en un rango altitudinal comprendido entre 1850 y 2750 m (Solano 2006). Según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge el sitio corresponde a un Bosque Pluvial Montano. La temperatura promedio anual es de 14°C y la precipitación promedio anual de 3000 mm (Fundación Natura 2007b). Este sitio se caracteriza por suelos ácidos y poco desarrollados que se desarrollan sobre fuertes

pendientes, generando procesos lentos de meteorización y una dificultad para la acumulación de materia orgánica (Solano *et al.* 2002). Según la caracterización más reciente de las unidades de paisaje realizada por la Fundación Natura Colombia (Fundación Natura datos sin publicar), la unidad de paisaje corresponde a Bosques Andinos Húmedos en Crestones Homoclinales.

El segundo sitio se localiza en la vereda Patios Altos, la cual está localizada en el municipio de Encino en el departamento de Santander. Esta presenta una altitud de 3079 – 3399 m de altura. De acuerdo al sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge el sitio corresponde a un Bosque Húmedo Montano. Con base en datos suministrados por el Instituto Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) la precipitación promedio multianual (1988–2008) es de 1600 mm y la temperatura promedio multianual es de 12°C. Esta localidad presenta coberturas con mayor grado de perturbación, caracterizada por una matriz heterogénea entre remanentes de bosques, pastos y cultivos. Presenta un relieve moderadamente escarpado con suelos muy ácidos y profundos, afectados por erosión moderada (Jiménez 2003). Según la clasificación por unidades de paisaje realizada por la Fundación Natura, este sitio se ubica en la unidad de Bosques Altoandinos Húmedos en Crestones Homoclinales. Aquí se presentan menores precipitaciones que la zona de Cachalú y el sitio se encuentra sometido a una mayor influencia de vientos provenientes del oriente, lo que genera una mayor desecación y humedad relativa.

ESPECIE EN ESTUDIO

Quercus humboldtii Bonpl. (Fagaceae), conocido como roble, es una especie característica de los Andes colombianos que se distribuye ampliamente por sus regiones montañosas entre los 1000 y los 3600 de altitud (Cárdenas & Salinas 2006). El roble es una especie monoica, con frutos incluidos hasta una tercera parte de su longitud en un receptáculo de brácteas pubescentes y de ápice agudo. Posee una sola semilla que se desarrolla en una bellota de pericarpo coriáceo (Vargas 2002). Los frutos tienen un diámetro mayor de 27 ± 2 mm (media \pm DE), un diámetro menor de 22 ± 2 mm y un peso húmedo

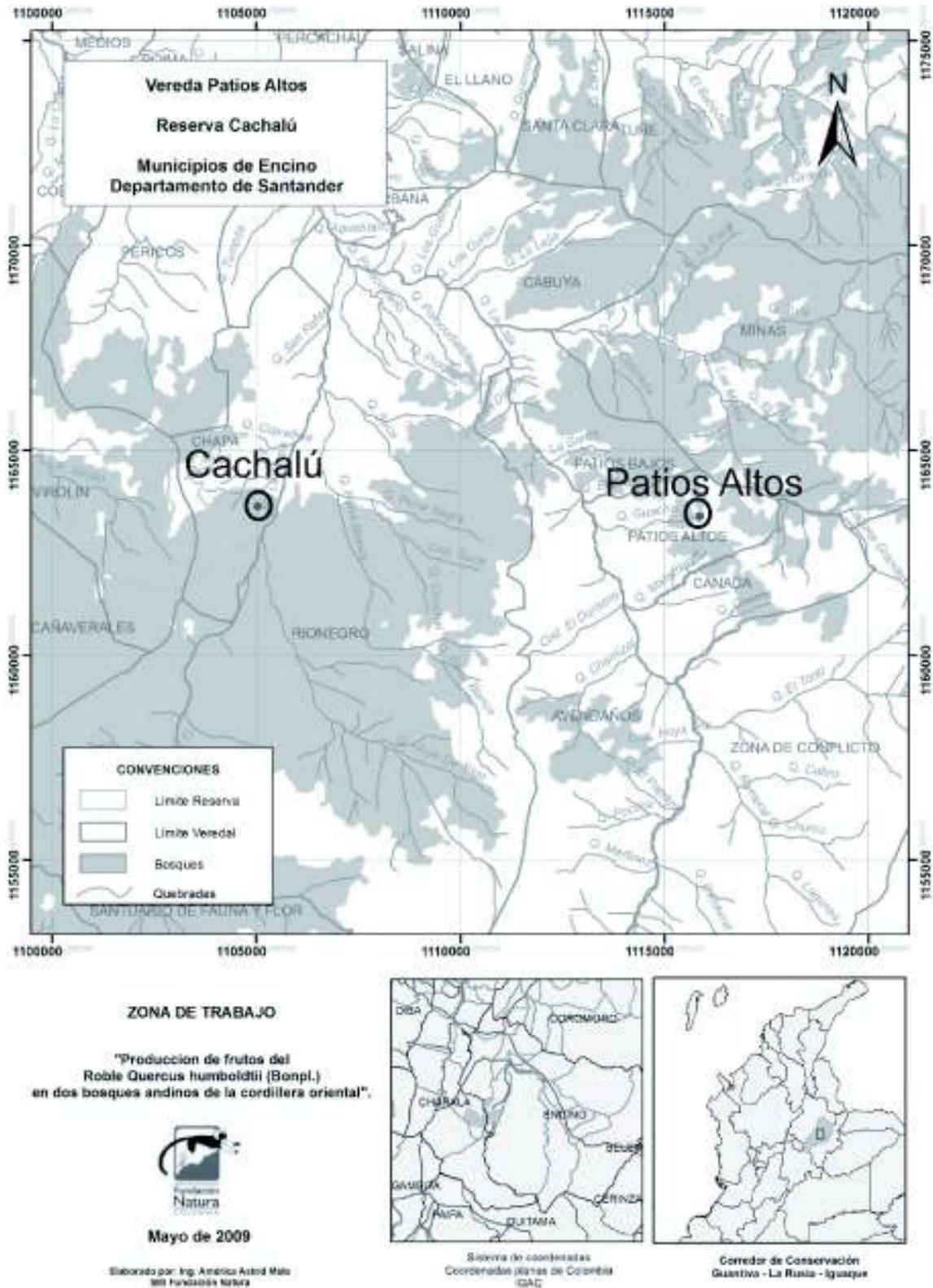


Figura 1. Área de estudio en el Corredor de Conservación Guantivá – La Rusia – Iguaque. Los dos sitios de estudio, Cachalú y Patios Altos se encuentran separados a una distancia de 10 km y se localizan en el municipio de Encino, Santander. Mapa elaborado por América Astrid Melo, Fundación Natura – Colombia 2009.

de 9 ± 3.3 gr ($n = 50$). La semilla tiene un embrión grande que la ocupa toda, de color blanquecino y posición axial (Becerra 1992, citado por: Pardo & Chiquillo 2002). Los frutos del roble son dispersados y consumidos por especies como las ardillas (*Sciurus granatensis*), tinajos (*Cuniculus taczanowskii*, *C. paca*), picuros (*Dasyprocta punctata*) y cafuches (*Pecari tajacu*); (Solano 2006, Vargas 2006). Su madera es utilizada para la producción de carbón vegetal, postes para cerca, leña, en ebanistería y construcción (Moncada-Rasmunssen en este mismo volumen). Así mismo su corteza sirve para la curtiembre de cuero (Acero *et al.* 1990).

TOMA DE DATOS

Seguimiento fenológico.

El estudio se realizó entre los meses de marzo y julio de 2008, periodo considerado como la estación de fructificación del roble. Los meses de estudio se eligieron con base a una revisión de especímenes de herbario, en el Herbario Forestal (UDBC) y el Herbario Nacional Colombiano (COL; $n=80$), y conocimiento local, según los cuales la especie fructifica de forma multianual, con un pico de fructificación desde el fin de la estación seca hasta mediados de la época de lluvias (febrero, marzo y abril). Aunque se realizaron observaciones en los meses anteriores (enero, febrero), los registros se iniciaron cuando se comenzaron a observar frutos verdaderamente formados y aun no se registraba caída. En los dos bosques se realizaron seguimientos de la producción de frutos de 15 individuos en Cachalú y 11 en Patios Altos (Tabla 1). Este número se consideró como una muestra apropiada de la fructificación de la población, puesto que Fournier & Charpentier (1975) sugieren un número mínimo de 10 individuos para observaciones fenológicas de especies forestales tropicales, mientras que Frankie *et al.* (1974), sugieren 5 individuos.

Con base en diferentes estudios sobre la fenología de fructificación de especies de árboles tropicales (Chapman *et al.* 1999, Stevenson 2004, Parrado-Rosselli *et al.* 2005, 2006) los seguimientos se realizaron de forma mensual. Los individuos a monitorear en cada bosque, se seleccionaron de forma aleatoria en un transecto de 500 x 10 m, en donde se marcaron todos los individuos con $DAP > 10$ cm e indicios de formación de frutos (modificado de Fournier & Charpentier 1975).

Para determinar la producción de frutos de cada individuo se utilizaron trampas de nylon con ojo de 5 mm, con un área de 1 x 1.5 m (1.5 m²) bajo la copa de cada árbol a 1.3 m del suelo para evitar daños por depredadores (modificado de Stevenson *et al.* 2005). El número de trampas bajo la copa de los árboles se obtuvo con el fin de cubrir entre el 20% y el 30% del área de la proyección de la copa de cada individuo, lo cual es superior a lo empleado en la mayoría de estudios que normalmente muestrean menos del 10% del área de la proyección de la copa sobre el suelo (ver Chapman *et al.* 1994). El área de la copa se estimó usando ocho mediciones radiales y calculando el área de cada triángulo (Stevenson *et al.* 2005). Cada mes, durante todo el periodo de fructificación, se recogieron y se contaron todos los frutos encontrados en cada trampa. Los frutos se clasificaron como inmaduros, maduros y abortados con base en los cambios de color, tamaño y diferenciación de estructuras (Pardo & Chiquillo 2002, Zabala 2004). Los seguimientos se realizaron hasta el mes de julio, cuando la copa presentó menos del 1% de frutos. Los frutos obtenidos en cada trampa se pesaron en una balanza con exactitud 0.01 g y posteriormente se secaron para determinar el peso seco (Chapman *et al.* 1994). El peso seco y el peso húmedo promedio por fruto se obtuvo pesando 50 frutos por individuo para cada observación mensual.

Tabla 1. Características de los árboles de *Q. humboldtii* en dos bosques andinos de la cordillera oriental. Promedio y error estándar del diámetro a la altura del pecho, la altura y área de proyección de la copa sobre el suelo.

Localidad	N	Altura (m)	DAP (cm)	Área de proyección de la copa sobre el suelo (m ²)
Cachalú	15	11.6 ± 0.8	28.9 ± 3.7	32.8 ± 3.8
Patios Altos	11	13.5 ± 1.8	26.1 ± 4.3	29.5 ± 3.8

La producción de frutos se obtuvo en términos del número y de la biomasa de frutos por m² de copa y por individuo en las dos localidades. La producción de frutos por área de copa se obtuvo a partir de la sumatoria de los registros mensuales del número de frutos obtenido en las trampas dividido el área (en m²) total de trampas por árbol. La biomasa en peso seco y húmedo por área de copa correspondió a la sumatoria del peso seco (o húmedo) de todos los frutos encontrados durante el estudio respecto al área (en m²) total de trampas por árbol. Por otro lado, asumiendo una caída homogénea de los frutos la producción por individuo se determinó a partir de la sumatoria de los registros mensuales del número de frutos obtenido en las trampas y extrapolándolos al área de la copa (modificado de Stevenson *et al.* 2005). De igual forma se hizo para la biomasa, en donde la sumatoria del peso seco y húmedo en las trampas de un individuo se extrapoló al total de su área de copa.

El método de las trampas para cuantificar la producción de frutos es muy sensible a la localización y al diseño de las mismas. Durante el estudio se registró el daño de algunas trampas debido a la caída de ramas grandes, por lo que los datos obtenidos a partir de estas no se incluyeron en los análisis independientemente de que el daño se registrara al final o al principio del estudio. Adicionalmente, es frecuente que muchos frutos se pierdan por rebote (Chapman *et al.* 1994, Stevenson & Vargas 2008). Por lo tanto, se estimó la pérdida por rebote, a partir de una altura de 6 m, de frutos de diferentes tamaños (n=50) con trampas de nylon como las utilizadas en los seguimientos fenológicos y tres repeticiones. Se encontró que en promedio por cada 10 frutos que caen en una trampa, dos se pierden por rebote.

Análisis de suelos

En cada localidad, a lo largo de los transectos previamente mencionados en donde se ubicaron los individuos a monitorear, se tomaron 3 muestras de suelo por transecto al azar a una profundidad de 20 cm (modificado de Kainer *et al.* 2007). Las propiedades del suelo analizadas fueron la capacidad de intercambio catiónico (CIC), el pH, nivel de acidez,

el contenido de carbono y materia orgánica en porcentaje, y el contenido de Aluminio (AL), Hidrógeno (H), Fósforo (P), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K) y Sodio (Na) y la textura. Las muestras se secaron durante 72 horas y pasadas por un tamiz de 2 mm el pH de suelo se determinó a una relación 1:1 de agua-suelo. Para calcular la CIC se utilizó el método de extracción de acetato de amonio. Mientras que el contenido de bases se obtuvo empleando una solución y una lectura de sodio por absorción atómica. El P se determinó por fotocolorimetría usando el reactivo vanadato-molibdato de amonio. Las muestras se analizaron en el Laboratorio de Suelos de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

Análisis de los datos

Las características estructurales de los árboles (DAP y área de copa) se relacionaron con la producción a través del coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Las posibles diferencias en la producción (número y biomasa) entre individuos se analizaron por medio de Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, mientras que las diferencias entre sitios, se analizaron por medio de la prueba t de Student. Previo a los análisis, se revisó si las variables cumplían con una distribución normal.

Con base en que las condiciones climáticas en los meses anteriores también inciden en el inicio de la fructificación y en la maduración de los frutos (Wright & Schaik 1994, Zhang & Wang 1995), se correlacionó el número y la biomasa de frutos con la precipitación del mes de estudio y del mes anterior. Esta se obtuvo por medio del coeficiente de correlación por rangos de Spearman. Los datos climatológicos se obtuvieron en el IDEAM. Los datos de precipitación para Cachalú corresponden a los registros para la estación Encino. Por otro lado, puesto que para Patios Altos no había estación del IDEAM, los valores se obtuvieron por medio del método de isoyetas (Castillo & Staff 2001) a partir de registros de las estaciones Coromoro, Encino y Cerinza. No fue posible obtener registros de radiación solar y temperatura para la zona de estudio, por lo tanto, sólo se presentarán correlaciones con la precipitación.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de evaluar la posible relación entre las características estructurales de los árboles (DAP, área de la copa), las características de los suelos mencionadas y la producción de frutos (número y biomasa seca y húmeda). Los análisis se hicieron utilizando el software SPSS v. 10.0 para Windows (SPSS Inc. Chicago, USA) y SPAD v. 4.5 para Windows (<http://eng.spadsoft.com/content/view/25/58/>).

RESULTADOS

Durante el periodo de estudio se encontró que, en promedio, los árboles de roble (*Quercus humboldtii*) de Cachalú producen una mayor cantidad de frutos que en Patios Altos (Tabla 2; Prueba t, $t_{23; 0.05} = 3.72$, $p = 0.001$). El peso seco y húmedo promedio de un fruto también fue significativamente mayor en Cachalú respecto a la otra localidad ($t_{96; 0.05} = 3.45$, $p = 0.002$; $t_{96; 0.05} = 3.21$, $p = 0.023$, respectivamente). En las dos localidades se presentó un gran porcentaje de pérdida por aborto siendo el 38.7 % en Cachalú y el 46.1 % en Patios Altos. El número de frutos remanentes (frutos totales–frutos abortados, Tabla 2) es el que se utilizará de aquí en adelante para los análisis. Se encontraron diferencias significativas entre los dos sitios en cuanto al peso seco y húmedo de la cosecha ($t_{23; 0.05} = 4.88$, $p = 0.000$) y al peso húmedo ($t_{23; 0.05} = 4.67$, $p = 0.000$).

La cantidad de frutos producidos en los dos sitios no presentó diferencias significativas entre individuos (ANOVA de una vía Patios Altos $F_{10.44} = 1.51$, $p = 0.16$;

Cachalú $F_{13.56} = 1.08$, $p = 0.39$). De igual manera, no se encontraron diferencias significativas en términos de la biomasa en peso seco (Patios Altos $F_{10.44} = 1.984$, $p = 0.058$; Cachalú $F_{13.56} = 1.2$, $p = 0.26$) y la biomasa en peso húmedo (Patios Altos $F_{10.44} = 1.826$, $p = 0.086$; Cachalú $F_{13.56} = 1.3$, $p = 0.23$).

Al correlacionar el número de frutos con el área de copa y el DAP de los árboles no se encontró una relación significativa (coeficiente de correlación por rangos de Spearman $r_s = 0.31$, $p = 0.12$ y $r_s = 0.044$, $p = 0.83$, respectivamente). Tampoco se encontró una relación significativa entre el peso seco y el peso húmedo de la cosecha con el DAP ($r_s = 0.16$, $p = 0.41$; $r_s = 0.033$, $p = 0.81$, respectivamente), ni con el área de copa (peso seco $r_s = 0.15$, $p = 0.46$; peso húmedo $r_s = 0.057$, $p = 0.31$).

NÚMERO DE FRUTOS

En los dos sitios, la mayor producción por individuo, en términos del número de frutos (maduros e inmaduros), se presentó entre los meses de abril y mayo, los cuales coinciden con el periodo de mayores lluvias (Figura 2). Sin embargo, la producción de frutos maduros en Cachalú alcanzó el pico máximo en abril mientras que el pico de maduración en Patios Altos se presentó en el mes de mayo (Figura 2). Tanto en Cachalú como en Patios Altos, no se encontraron correlaciones significativas entre la producción de frutos y la precipitación del mismo mes y del mes anterior (Tabla 3). La producción de frutos maduros sólo presentó una correlación positiva significativa en Patios Altos (Tabla 3).

Tabla 2. Promedio del total de la producción de frutos por individuo de roble *Q. humboldtii* en dos bosques andinos de la cordillera oriental (error estándar entre paréntesis). Peso seco promedio por fruto basado en 50 frutos (desviación estándar entre paréntesis). Frutos remanentes corresponden a todos los frutos menos los frutos abortados.

Localidad	N	No. frutos totales	No. frutos abortados	Frutos remanentes		Frutos maduros	
				No.	Peso seco por fruto (gr)	No.	Peso seco cosecha (kg)
Cachalú	11	337.7 (23.8)	131.5 (15.4)	206.2 (9.3)	6.4 (8.4)	96.9 (9.8)	0.46 (0.06)
Patios Altos	11	101.8 (10.5)	47.1 (5.4)	54.7 (8.4)	3.1 (3.0)	24.6 (4.6)	0.5 (0.01)

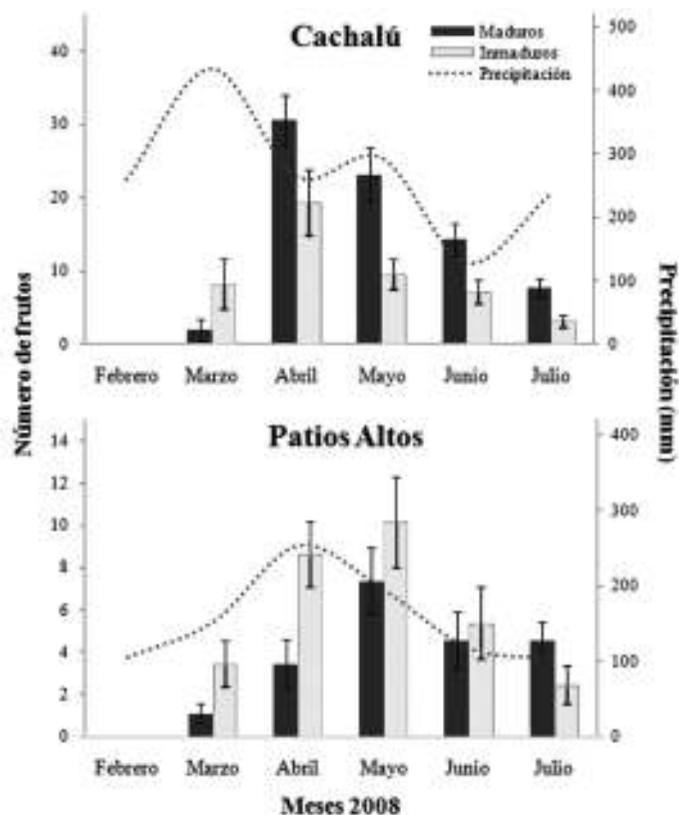


Figura 2. Promedio del número de frutos por individuo de *Q. humboldtii*, producidos por mes en dos bosques andinos de la cordillera oriental durante la estación de fructificación 2008. N=15 en Cachalú y 11 en Patos Altos. Cachalú: precipitación mensual 2008 estación Encino, Patios Altos: precipitación mensual 2008 estaciones Coromoro, Cerinza y Duitama. Datos IDEAM. Las barras representan el error estándar.

Tabla 3. Matriz de correlación por rangos de Spearman entre la producción de frutos de *Q. humboldtii* y la precipitación en dos bosques andinos de la cordillera oriental. En negrita $P < 0.05$.

			Precipitación mes anterior	Precipitación mismo mes
CACHALÚ				
Producción	Total	r_s	0.73	0.68
		p	0.15	0.20
	Área de copa	r_s	0.89	0.14
		p	0.04	0.81
Frutos maduros	Total	r_s	0.61	-0.53
		p	0.27	0.35
	Área de copa	r_s	0.61	-0.53
		p	0.27	0.35
PATIOS ALTOS				
Producción	Total	r_s	0.78	0.78
		p	0.11	0.11
	Área de copa	r_s	0.80	0.68
		p	0.09	0.20
Frutos maduros	Total	r_s	0.93	0.17
		p	0.01	0.77
	Área de copa	r_s	0.68	0.17
		p	0.20	0.77

Respecto al número de frutos por área de copa, se observa que la mayor producción en los dos sitios ocurrió en el mes de mayo (Figura 3). Sin embargo, hubo diferencias en la maduración, presentándose en abril la mayor cantidad de frutos maduros por área de copa en Cachalú y mientras que en Patios Altos en marzo y mayo se encontraron las mayores cantidades (Figura 3). Para Cachalú, la cosecha por área de copa se correlacionó de forma positiva con la precipitación del mes anterior (Tabla 3) pero no con la precipitación del mismo mes. En Patios Altos, no se encontró una correlación significativa entre el número de frutos totales y maduros por área de copa y la precipitación del mismo mes y del mes anterior.

BIOMASA DE FRUTOS

En los dos sitios, el cambio en el tiempo de la biomasa de frutos de roble (kg/m² de copa), tanto en términos del peso húmedo y seco, presentó un pico en el mes de mayo (Figura 4). Sin embargo, el cambio de abril a mayo es más drástico en Patios

Altos, mientras que en el bosque de Cachalú la biomasa de frutos de roble, entre abril, mayo y junio, es más homogénea (Figura 4). Adicionalmente, se observan diferencias contrastantes entre el peso húmedo y seco entre sitios. Mientras en Cachalú el porcentaje de peso seco oscila entre 60 – 82% del peso húmedo (promedio 71 %), en el bosque de Patios Altos, el porcentaje de peso seco corresponde al 44 – 57 % del peso húmedo, siendo mayo el mes en el que el porcentaje de peso seco respecto al húmedo es el menor (44.3 %).

En el bosque de Patios Altos, la precipitación del mismo mes no se correlacionó significativamente con la biomasa húmeda y seca (Tabla 4). Tampoco se encontró correlación significativa entre, la biomasa en términos de peso húmedo y peso seco y la precipitación del mes anterior ($r_s = 0.76$, $p = 0.13$, $r_s = 0.78$, $p = 0.11$, respectivamente). De igual forma, en Cachalú, no se presentaron relaciones significativas entre la biomasa en peso húmedo y la precipitación del mismo mes y del mes anterior (Tabla 4).

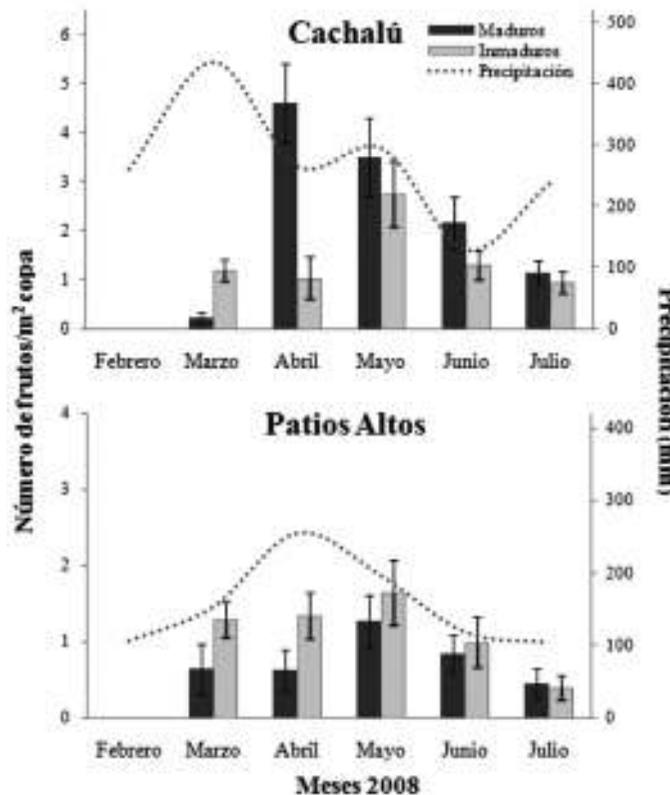
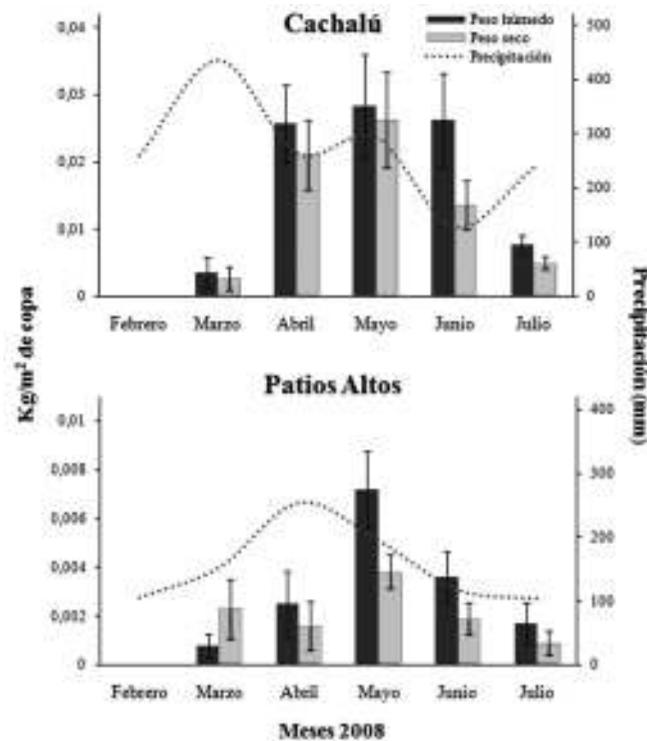


Figura 3. Promedio del número de frutos maduros e inmaduros por m² de copa de *Q. humboldtii* producidos por mes en dos bosques andinos de la cordillera oriental durante la estación de fructificación 2008. N=15 en Cachalú y 11 en Patios Altos. Cachalú: precipitación mensual 2008 estación Encino, Patios Altos: precipitación mensual 2008 estaciones Coromoro, Cerinza y Duitama. Datos IDEAM. Las barras representan el error estándar.

Tabla 4. Matriz de correlación por rangos de Spearman entre la producción de frutos de *Q. humboldtii* y la precipitación en dos bosques andinos de la cordillera oriental. En negrita P < 0.05 .

		Precipitación mes anterior	Precipitación mismo mes
CACHALÚ			
Peso seco	r_s	0.67	-0.03
	p	0.20	0.96
Peso húmedo	r_s	0.73	-0.28
	p	0.15	0.64
PATIOS ALTOS			
Peso seco	r_s	0.78	0.78
	p	0.11	0.11
Peso húmedo	r_s	0.76	0.76
	p	0.13	0.13

**Figura 4.** Biomasa en peso seco y peso húmedo de frutos de *Q. humboldtii* por área de copa (kg por m² de copa) producidos por mes en dos bosques andinos de la cordillera oriental durante la estación de fructificación 2008. N=15 en Cachalú y 11 en Patios Altos. Cachalú: precipitación mensual 2008 estación Encino, Patios Altos: precipitación media mensual 2008 estaciones Coromoro, Cerinza y Duitama. Datos IDEAM. Las barras representan el error estándar.

RELACIÓN SUELOS Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

En términos generales, los suelos en la localidad de Cachalú son más fértiles respecto a los de Patios Altos en cuanto al contenido de fósforo (P) y bases (Tabla 5). Los suelos de Patios Altos son

ligeramente más ácidos que los de Cachalú, con una mayor capacidad de intercambio catiónico y un mayor contenido de materia orgánica que tal vez es producto de las bajas temperaturas que caracterizan esta zona, las cuales dificultan la asimilación de la materia orgánica.

Tabla 5. Variables edáficas de dos bosques ubicados en la cordillera oriental. Promedio \pm desviaciones estándar. Valores a partir de n=3.

Variables edáficas	Cachalú	Patios Altos
Carbono orgánico (%)	12.82 \pm 6.82	20 \pm 13.9
Materia orgánica (%)	22.2 \pm 11.8	34.6 \pm 24
Capacidad de intercambio catiónico (CIC) (cmol+kg-1)	34.2 \pm 14.2	63.2 \pm 28.3
pH	3.88 \pm 0.39	3.13 \pm 0.29
Acidez intercambiable (cmol+kg-1)	2.03 \pm 0.97	8.65 \pm 3.1
Al intercambiable (cmol+kg-1)	0.97 \pm 0.99	4.39 \pm 4.02
H intercambiable (cmol+kg-1)	1.06 \pm 0.26	4.25 \pm 1.26
P (ppm)	29.6 \pm 6.06	15.4 \pm 11.5
Ca (cmol+kg-1)	1.29 \pm 0.7	0.35 \pm 0.17
Mg (cmol+kg-1)	0.73 \pm 0.3	0.35 \pm 0.02
K (cmol+kg-1)	0.69 \pm 0.44	0.40 \pm 0.21
Na (cmol+kg-1)	0.32 \pm 0.17	0.19 \pm 0.11
Textura	Arenoso	Franco-arenoso

Se realizaron dos análisis de componentes principales (ACP). Un análisis preliminar permitió comparar la incidencia de todas las variables (edáficas y características estructurales de los árboles) en la producción de frutos en términos de número de frutos maduros, totales, biomasa seca y húmeda. Un segundo análisis se realizó con las variables más significativas obtenidas en el anterior, con el fin de depurar y evaluar cuál de dichas variables es la que mejor explica la fructificación del roble. El ACP preliminar muestra una clara agrupación de los árboles (Figura 5). Los individuos que presentaron bajas cosechas, estuvieron relacionados con elevados contenidos de acidez, Al e H intercambiable (lado izquierdo de la figura) y corresponden a los individuos de Patios Altos. Los individuos de Cachalú se agruparon hacia el lado derecho de la figura y están relacionados con mayores contenidos de fósforo y bases. Con base en la longitud de los vectores, es posible observar que las variables edáficas explican de mejor manera la producción de frutos frente a las variables estructurales de los árboles (Figura 5).

El segundo ACP (Figura 6) muestra que los dos primeros componentes explicaron el 39.7% y el 26.2% de la variación. Se puede observar que la variable edáfica que mejor explica las altas cosechas tanto en número como en biomasa de frutos es el fósforo (P). Se encontraron cuatro agrupaciones de

individuos. La primera agrupación (I) corresponde a los individuos con los menores diámetros y cosechas, los cuales estuvieron asociados a elevados contenidos de aluminio intercambiable. Todos estos individuos corresponden a individuos localizados en Patios Altos. La agrupación II corresponde a individuos con cosechas bajas e intermedias relacionados con una alta capacidad de intercambio catiónico, la cual fue mayor en Patios Altos. Con excepción de los individuos 2, 3, 4 y 5 que pertenecen a Cachalú. Todos los individuos de la agrupación III están ubicados en Cachalú, presentaron cosechas medianas y altas asociadas a altos contenidos de fósforo y bajos niveles de aluminio intercambiable. La agrupación IV también corresponde a individuos en Cachalú con cosechas medianas y altas y asociados a altos niveles de potasio (K) y fósforo (P). El árbol 1 (V) que está localizado en Cachalú, es un individuo atípico que registró una cosecha muy por encima del promedio registrado en este estudio (Figura 6).

DISCUSIÓN

En los dos sitios estudiados, el periodo de estudio correspondió a la estación de fructificación del roble, *Quercus humboldtii*, la cual ocurrió entre marzo y julio de 2008. Esto coincide con la revisión de los especímenes de herbario en los que el pico de fructificación de la especie ocurre desde el fin de la estación seca hasta mediados de la época de lluvias. De

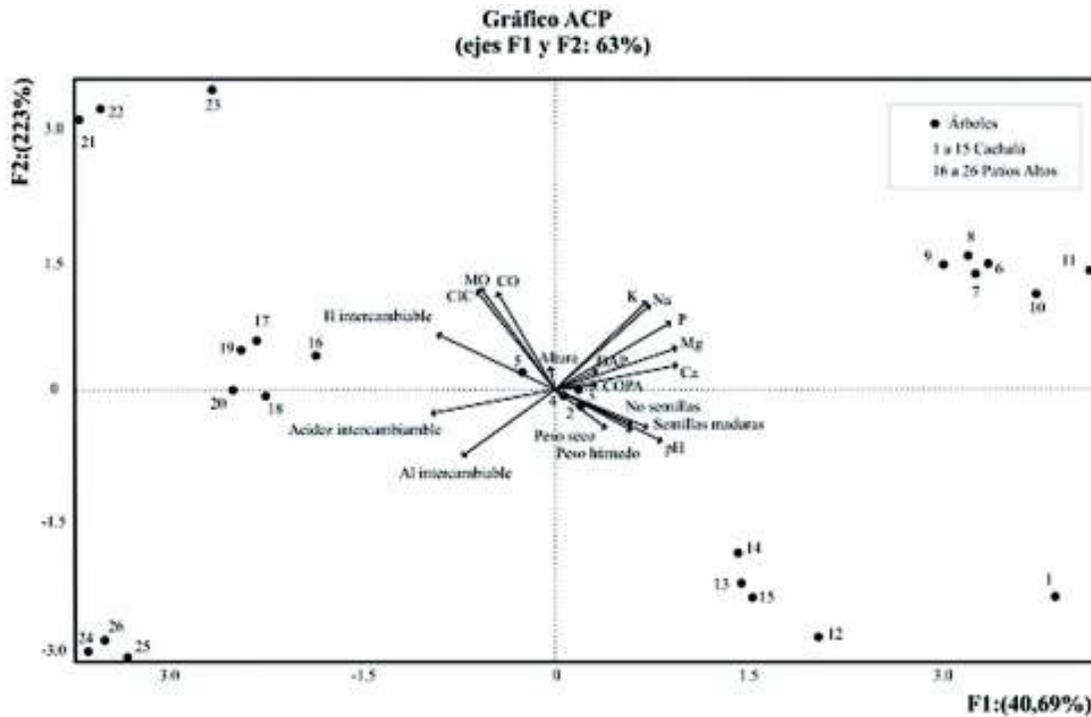


Figura 5. Análisis preliminar de componentes principales para evaluar la relación las características estructurales de los árboles (DAP, área de la copa, altura total), las características de los suelos y la producción de frutos (número y biomasa seca y húmeda) de *Q. humboldtii* en dos bosques de la cordillera oriental. Los triángulos representan los árboles y las líneas los vectores de las variables edáficas, de producción y estructurales de los árboles.

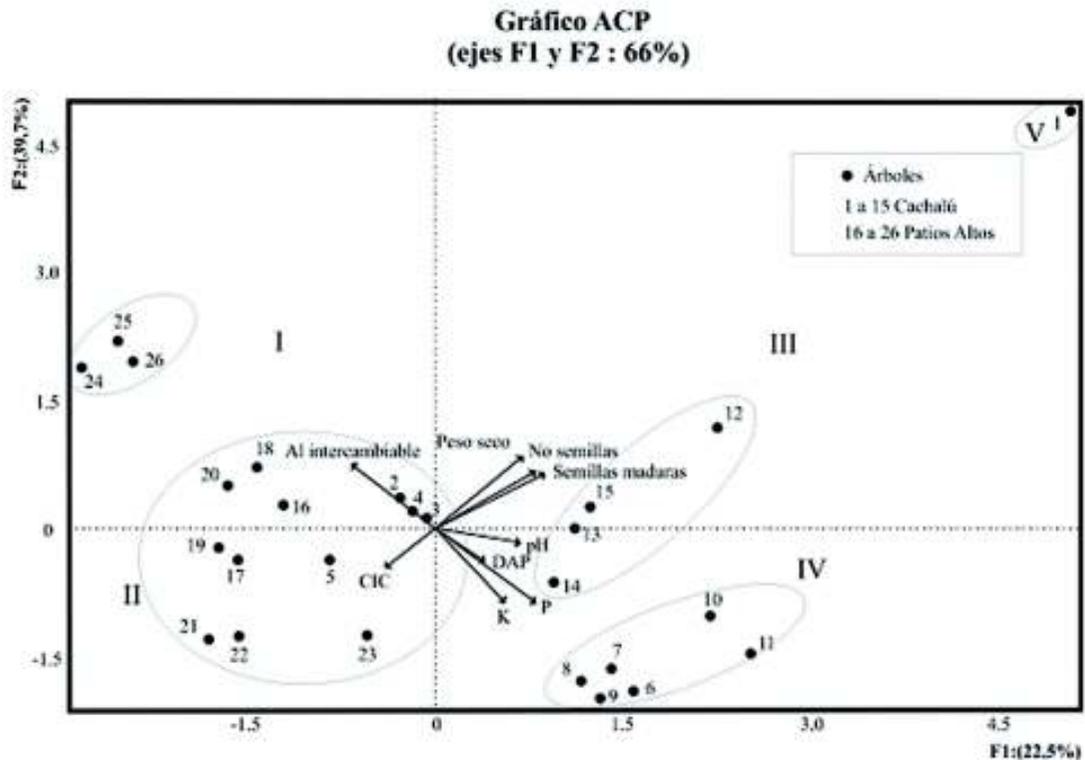


Figura 6. Análisis definitivo de componentes principales para evaluar la relación entre el DAP, el pH, contenido de Potasio (K), Fósforo (P), Aluminio (Al), Materia orgánica (OC) con la producción de frutos de *Q. humboldtii* en términos de peso seco, número de semillas totales y número de semillas maduras. Los triángulos representan los árboles y las líneas los vectores de las variables mencionadas.

igual forma, la extensión de la fructificación es similar con la encontrada para otras especies de roble (Guariguata & Saenz 2002). En este contexto, los resultados sobre la producción de frutos del roble *Q. humboldtii* muestran que los suelos y la disponibilidad de nutrientes están fuertemente asociados a las variaciones observadas en la producción de frutos. Aunque es importante tener en cuenta otras variables abióticas que pueden estar incidiendo en la producción de frutos, esta información puede ser de gran utilidad a la hora de generar estrategias de manejo de la especie que contemplen la producción de semillas, tales como los programas de restauración y reforestación, pues se podría mejorar la producción manejando la disponibilidad de ciertos nutrientes en el suelo y procurando sitios con condiciones de alta fertilidad. Adicionalmente, se provee evidencia científica que contribuye al debate sobre los factores que inciden en la variación de la producción de frutos de las especies tropicales.

RELACIONES ENTRE EL SUELO Y LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS

Este estudio encontró una clara relación entre la producción de frutos y los suelos. Dentro de las variables consideradas el contenido de fósforo (P), el potasio (K) y el aluminio (Al) fueron las variables que mejor explicaron la variación en la producción. Mientras que el P y el K se correlacionaron de forma positiva con una mayor producción de frutos, el Al de forma negativa. De tal forma, la producción total de frutos fue mayor en la localidad de Cachalú cuyos suelos están asociados a mayores contenidos de P y K y menores contenidos de Al. Allí, los individuos mostraron en promedio mayores cosechas por individuo y por área de copa, así como mayores pesos por fruto. Aunque la relación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la producción de frutos ha sido poco estudiada para especies de árboles tropicales (ver Grubb & Coomes 1997, ParraT. & Bullock 1998, Zuidema 2003, Kainer *et al.* 2007), este estudio coincide con lo sugerido por varios autores quienes sostienen que la acidez y la fertilidad son factores importantes y limitantes en la acumulación de biomasa, productividad y el crecimiento de los árboles tropicales (Bruijnzeel & Veneklaas 1998, Tanner *et al.* 1998,

Lawrence 2005). Además, algunos estudios han encontrado importantes relaciones entre el P y aspectos reproductivos. Por ejemplo, Parra-Tabla & Bullock (1998), encontraron que ante la adición de P en el suelo el número de inflorescencias y flores así como la iniciación y el peso de los frutos de *Ipomoea wolcottiana* aumentaba considerablemente. Del mismo modo, Kainer *et al.* (2007) encontraron que el P foliar está significativamente asociado a la producción de frutos de *Bertholletia excelsa*, mientras que Newbery *et al.* (1998) sugieren que la disponibilidad de P fue uno de los factores más importantes en la fructificación multianual de tres especies forestales de Caesalpiniaceae. Aunque no propiamente para frutos, se ha encontrado que el P es un recurso determinante en la productividad de las especies de plantas tropicales y es un componente fundamental de tejidos reproductivos como frutos y nueces (Cuevas & Medina 1988, McGrath *et al.* 2001, Marschner 1995, Clark *et al.* 2001). A pesar de lo anterior, Kainer *et al.* (2007), también encontraron una relación significativa positiva entre la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la producción, mientras que el P en el suelo no mostró relaciones significativas. Esto difiere de nuestros resultados puesto que para nuestro estudio la CIC aunque menos significativa, mostró una relación negativa. Además, el P en el suelo fue positivamente significativo en explicar las variaciones en la producción.

Por otro lado, es de esperarse que altos niveles de Al intercambiable afecten la producción, pues es un elemento que puede generar toxicidad y limitaciones en la productividad (Clark 2002), especialmente en suelos muy ácidos como los de Patios Altos. Es importante continuar estudios enfocados en entender cuáles son los nutrientes limitantes en la producción de frutos para las especies de árboles tropicales pues la cantidad de evidencia hasta el momento es aun escasa, se limita a pocas especies, que como en este caso muestran resultados contrastantes, y se ha considerado de forma aislada a otras variables abióticas que también inciden en la producción. Por ende, no es posible hacer extensivas las conclusiones para el manejo de otras especies forestales tropicales.

RELACIONES ENTRE LA PRECIPITACIÓN Y LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS

En el presente estudio se encontró que la estación de fructificación del roble se presentó entre los meses de febrero a julio que corresponden con el fin de la estación seca y toda la estación de lluvias. Esto coincide con la revisión de 80 especímenes de herbario y conocimiento local, en la que se estableció que aunque la especie fructifica de forma multianual, el pico de fructificación ocurre desde el fin de la estación seca hasta mediados de la época de lluvias (Febrero, Marzo y Abril). Además, aunque este estudio sólo abarcó una estación de fructificación, lo encontrado también corresponde con lo reportado por Pacheco & Pinzón (1997) y Mallorquín (2004) para individuos de *Q. humboldtii* en Bogotá y Tolima respectivamente, y por Camacho & Orozco (1998) y Guariguata & Sáenz (2002) para una especie de *Quercus* centroamericana. Este patrón coincide con los patrones de fructificación de la mayoría de especies de árboles tropicales, las cuales tienden a fructificar desde finales de la estación seca hasta mediados de la estación de lluvias (Heideman 1989, Chapman *et al.* 1999, Haugaasen & Peres 2005, Stevenson 2004, Parrado-Rosselli 2005). Los picos de fructificación relacionados con la época de lluvias han sido considerados como una estrategia de las especies para asegurar unas condiciones apropiadas para la germinación de las semillas (Garwood 1982).

Aunque se encontró que la mayor producción de frutos en los dos sitios estuvo concentrada en el periodo de mayores precipitaciones y si bien, el sitio de mayor producción (Cachalú) es el de mayores precipitaciones, a diferencia de las variables edáficas, la precipitación mostró pocas correlaciones significativas con la producción y la maduración de frutos del roble en los dos sitios. En Cachalú, el pico de producción en términos del número de frutos totales por individuo y del número de frutos maduros ocurrió un mes antes que en Patios Altos. Sin embargo, aunque se debe tener en cuenta que los datos correspondientes a Patios Altos se obtuvieron a través del método de isoyetas, estas diferencias no se lograron explicar por la precipitación. Por lo tanto, posiblemente variables como

la humedad relativa y la estacionalidad en la radiación solar, las cuales no se pudieron obtener para el presente estudio, puedan explicar más claramente los cambios estacionales en la producción y la maduración, y por ende las diferencias entre sitios (Van Schaik *et al.* 1993, Zhang & Wang 1995). Otros factores como la altitud también pueden explicar las sutiles variaciones encontradas entre sitios. Por ejemplo, en Costa Rica, la producción de frutos de *Quercus copayensis* (*e.g.* intensidad y la ocurrencia), presentó comportamientos diferentes o desfasados a lo largo de un gradiente altitudinal (Camacho & Orozco 1998).

OTRAS VARIABLES EN LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS DEL ROBLE

En contraste con la relación encontrada entre la producción de frutos y las variables edáficas, las variables estructurales no se relacionaron de forma significativa con la variación en la producción. Dentro de estas variables, el DAP fue la más evidente, pero explica levemente la producción. Esto difiere de varios estudios que han reportado relaciones positivas, tanto lineales como cuadráticas, entre el DAP y la producción de frutos de otras especies de árboles tropicales (Zuidema & Boot 2002, Snook *et al.* 2005 Kainer *et al.* 2007). Kainer *et al.* (2007), también reportan una correlación significativa entre el área de la copa y la producción de frutos de *Bertholletia excelsa*, a diferencia de nuestro estudio en donde el área de la copa, débilmente explicó la producción. Estos resultados son importantes a la hora de generar estrategias de manejo de la especie, pues debido a que las características estructurales no fueron significativas, posiblemente no es necesario esperar a grandes DAP o áreas de copa para obtener una producción de frutos adecuada, sino que ésta se puede lograr manejando nutrientes estratégicos en el suelo.

Por otro lado, aunque el presente estudio muestra que la productividad de frutos del roble está relacionada a factores extrínsecos como la disponibilidad de nutrientes como P y K en el suelo (Figuras 5 y 6), otros factores no evaluados también pueden estar incidiendo en las diferencias en la producción entre sitios. Por ejemplo, la radiación solar ha

sido sugerida como una variable muy importante en la productividad de los bosques tropicales, sin embargo, la evidencia existente en la literatura no permite establecer con claridad su papel en la producción de frutos en bosques andinos e incluso nuestros resultados son opuestos. Según Wright *et al.* (1999), la reducción de la nubosidad, a causa de efectos como “El Niño”, genera mayores niveles de radiación solar, y por ende puede favorecer la producción de frutos en los bosques tropicales. En el caso de los bosques andinos la radiación solar está positivamente correlacionada con la altura y negativamente correlacionada con la precipitación (Brand & Townsend 2006, Gunter *et al.* 2008). Entonces, Patios Altos, al estar ubicado a mayor altura, estar sometido a menores niveles de precipitación, y presentar mayores niveles de radiación debería presentar una mayor producción, lo cual no ocurrió en este estudio. Sin embargo, hay que tener en cuenta el efecto de la neblina que se encuentra de forma permanente en estos bosques, la cual genera una carga permanente de humedad y bajas tasas fotosintéticas, las cuales afectarían la productividad (Brujinzeel & Vaneklaas 1998, Kappelle 2008). Mediciones de los niveles de radiación en los dos sitios, y entre sitios con altitud y nubosidad contrastantes podrían aclarar el papel de la radiación solar en la producción de frutos del roble y otras especies andinas.

Otros factores que han sido sugeridos como determinantes en la producción de frutos han sido la intensidad y el éxito de la floración. Estos están condicionados por factores como el fotoperiodo y la efectividad de la polinización, entre otros. Según Borchert *et al.* (2005), el fotoperiodo, inclusive en los trópicos, es un factor importante en el éxito y la sincronía de la floración. Sin embargo, en este estudio, los dos sitios se encuentran al mismo nivel latitudinal, por lo que consideramos que esta variable incide por igual en los dos sitios y no explicaría las diferencias en la producción. Ahora bien, respecto a la efectividad de la polinización, en el caso particular del roble, al ser una especie anemófila, la polinización puede verse estimulada en ambientes secos y con mayores vientos (Barrios *et al.* 2006). Sin embargo, en Patios Altos, que es un sitio más seco y con mayores vientos, la producción fue

menor. Por ende, los resultados de este estudio no coinciden con esta hipótesis y la fertilidad continúa siendo el mejor factor para explicar la cantidad y la biomasa de frutos del roble.

Otro aspecto que tampoco fue evaluado en el presente estudio y que podría incidir en la fructificación pueden ser la extensión y profundidad de las raíces (Borchert 1998) y la disponibilidad de agua en el suelo. Teniendo en cuenta que la deforestación reduce el tamaño y la biomasa de las raíces finas en bosques montanos tropicales (Hertel *et al.* 2003) las cuales son clave en la absorción y ciclaje de nutrientes y por consiguiente en la productividad de la especie, es importante tener en cuenta estos aspectos, principalmente en la localidad de Patios Altos que presenta altos grados de intervención antrópica y fragmentación. Así mismo, se registró un mayor contenido de humedad en los frutos de Patios Altos, el cual, puede estar dado por una alta capacidad de retención de agua del suelo a pesar de precipitaciones menores (Borchert 1998). Para futuros estudios se sugiere evaluar la capacidad de retención de agua del suelo con el fin de determinar de qué forma un elevado contenido de humedad en el suelo y en el ambiente, así como la neblina, inciden en la producción y en el contenido de humedad de los frutos.

Es importante tener en cuenta aspectos bióticos y evolutivos que pueden afectar la fructificación del roble en el largo plazo. En este estudio se abordaron factores abióticos que son considerados como “causas próximas” o mecanismos que disparan los eventos fenológicos. Sin embargo, otros factores bióticos y abióticos denominados “causas últimas” pueden actuar como fuerzas de tipo evolutivo que determinan el desarrollo de estrategias en la actividad de las plantas (Williams-Linera & Meave 2002). Por ejemplo, es posible que la producción de frutos del roble en el largo plazo pueda estar influenciada, por lo menos en cierta medida, por aspectos como la depredación de frutos, la competencia por dispersores o por relaciones filogenéticas tal como ha sido estudiado en otras especies de *Quercus* (Bonal *et al.* 2007) y de otros árboles tropicales (Van Schaik *et al.* 1993, Wright & Calderón 1995).

Finalmente, a pesar de las diferencias en la producción de frutos entre sitios, sorprende encontrar que el porcentaje de frutos abortados es muy similar, el cual coincide con las altas tasas de abortos registradas en especies de *Quercus* (Stephenson 1981, Díaz *et al.* 2003) y en otras especies forestales (Forget *et al.* 1999). Esto sugiere que la pérdida de frutos por aborto es posiblemente una característica de la especie más que una limitación por el tipo de sitio. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que los niveles de productividad encontrados para la especie en los dos sitios son, en términos generales, muy inferiores a los reportados en otras especies del mismo género en zonas templadas (Sork *et al.* 1993, Gea-Izquierdo *et al.* 2006). Por ejemplo, para *Quercus costaricensis* en Centroamérica, se han encontrado niveles proyectados de productividad de 120000 y 180000 frutos maduros/ha (para densidades de individuos adultos por ha de 165 y 350, respectivamente; (Guariguata & Sáenz 2002). En nuestro estudio, datos preliminares en Cachalú indican una densidad promedio de individuos adultos (DAP > 10 cm) de *Q. humboldtii* de 180 individuos/ha (A. González-Melo, datos sin publicar). Por lo tanto, si se asume que todos los adultos son reproductivamente activos y que un árbol de roble en Cachalú produce alrededor de 203 frutos maduros (Tabla 2), el número de frutos por ha sería de 36500 frutos, lo cual continúa siendo menor a lo reportado en Centroamérica. A pesar de estos bajos números, esta información es la primera que se obtiene para Colombia, en donde además se deja claro el papel de las variables edáficas.

IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

Los resultados encontrados en el presente estudio pueden ser de gran utilidad para el manejo del roble, no sólo en el corredor de conservación sino en otros sitios, pues sugieren que para optimizar la producción de frutos en estrategias de propagación se puede lograr a través del manejo de la fertilidad de los suelos y su toxicidad. Experimentar con adiciones de P y K en la producción puede ser importante para el manejo de la especie y además se puede observar si estos nutrientes también son limitantes para otras especies forestales. De igual manera, la selección de sitios de mayor fertilidad y niveles de precipitación será importante para el éxito de este tipo de estrategias.

Finalmente, sería necesario realizar estudios sobre la densidad poblacional en los dos sitios con el fin de comprobar si la mayor producción de frutos en el bosque de Cachalú está correlacionada con mayores tamaños poblacionales de la especie. Además, en Patios Altos se observó una alta depredación de frutos por invertebrados, lo cual sumado a una baja producción estaría limitando el establecimiento y regeneración de esta especie, hecho que se debe tener en cuenta a la hora de priorizar sitios para hacer actividades de protección y restauración. Es urgente realizar acciones fitosanitarias enmarcadas en el roble, pues aparte de las limitantes en la reproducción encontradas en este estudio, altos niveles de depredación podrían afectar a largo plazo las dinámicas poblacionales de la especie y su diversidad genética (Wright & Duber 2001, Jansen & Forget 2001, Barrios *et al.* 2006, Muñoz & Bonal 2008).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El contenido de potasio se relacionó positivamente con una mayor producción de frutos. Aunque existen pocas referencias al respecto, este resultado es contrario a lo reportado por otros estudios. Por lo tanto, se sugiere estudiar la disponibilidad de este elemento y la fructificación de la especie.

Las características estructurales de los árboles como el área de la copa y el DAP no estuvieron relacionadas con la productividad de la especie.

En las dos localidades, la mayor producción estuvo concentrada en los meses con mayores precipitaciones en la zona, lo que coincide con los patrones de fructificación de la mayoría de especies de árboles tropicales, incluidas algunas del género *Quercus*.

La producción, en términos del número de frutos y biomasa en peso seco y húmedo, del roble *Q. humboldtii* estuvo correlacionada positivamente con la disponibilidad de P y K en el suelo y negativamente con los niveles de Al.

Para programas de restauración y reforestación que contemplen la producción de semillas de la especie, la selección de sitios de mayor fertilidad y niveles de precipitación puede contribuir al éxito de

este tipo de estrategias, inclusive el experimentar con adiciones de P y K.

Es importante evaluar los niveles de depredación de frutos por invertebrados en la localidad de Patios Altos, pues sumado a la baja producción puede estar afectando las dinámicas de regeneración de la especie. Esto se debe tener en cuenta en actividades de protección y restauración.

Se recomienda realizar estudios de densidad poblacional de la especie para establecer si una mayor producción de frutos está asociada a mayores tamaños poblacionales.

Se sugieren estudios sobre sistemas radiculares en bosques de roble, teniendo en cuenta que es posible que el tamaño y la biomasa de las raíces finas sea un factor importante en la productividad de la especie.

Teniendo en cuenta que múltiples variables pueden incidir en la producción de frutos de la especie, se recomienda evaluar en futuros estudios otras limitaciones en la reproducción como el éxito en la polinización y los cambios climáticos entre años.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación estuvo financiada por la Fundación Natura Colombia y la fundación MacArthur en el marco del macroproyecto “Corredor de Conservación de Robles: una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia” y por la Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Agradecemos a Luis Mario Cárdenas por el apoyo en la realización de cada una de las fases de esta investigación. A todo el personal de la reserva de Cachalú, a las familias Cárdenas y León y a Sandra B. Guerrero por su apoyo en la fase de campo. Gracias a América Astrid Melo por el mapa del área de estudio. Mil gracias a René López por sus comentarios, aportes y ayuda principalmente en la elaboración de los ACP. A Rocío Cortés y al personal del Herbario Forestal UDBC por su apoyo, principalmente en la determinación preliminar de los patrones de fructificación de la especie. A Pablo Stevenson, Cesar Suárez y Jairo Silva por sus observaciones a versiones previas del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acero, L., A. De la Rosa & J. Santos** 1990. El manto de la tierra. Flora de los Andes. GTZ. Bogotá.
- Adler, G. & K. Kienpinski** 2000. Reproductive phenology of a Tropical Canopy Tree, *Spondias mombin*. Biotropica 32: 686-692.
- Anderson, D., E. Nordhelm., T. Moermond., Z. Gone BI & C. Boesch** 2005. Factors influencing tree phenology in Tai National Park, Côte d'Ivoire. Biotropica 37: 631-640.
- Barrios, D., W. Vargas, F. Lozano & J. Palacio** 2006. Evaluación genética de los bosques de roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en los municipios de Filandia y Salento, Quindío, utilizando la técnica de microsátélites, pp.: 29-49. En: Solano, C. & N. Vargas. En: I Simposio Internacional del Roble y Ecosistemas Asociados. Fundación Natura. Bogotá.
- Brandt, J. S. & P.A. Townsend** 2006. Land use – land cover conversion, regeneration and degradation in the high elevation Bolivian Andes. Landscape Ecology 21: 607 – 623.
- Bonal, R., A. Muñoz & M. Diaz.** 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. Evolutionary Ecology 21: 367-380.
- Borchert, R.** 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its longterm changes. Climatic Change 39: 381-393.
- Borchert, R., S. Renner, Z. Calle, D. Navarrete, A. Tye, L. Gautier, R. Spichiger & P. von Hildebrand.** 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. Nature 433: 627-629.
- Bruijnzeel, L.A. & E. J. Veneklaas.** 1998. Climatic Conditions and Tropical Montane Forest Productivity: The Fog Has Not Lifted Yet. Ecology 79: 3-9.
- Calderón, E.** 2001. Plantas colombianas en peligro, extintas o en duda. Instituto de Investigaciones en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Camacho, M. & L. Orozco.** 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas en el bosque montano de la cordillera de Salamanca, Costa Rica. Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales. CATIE. Turrialba, Costa Rica.

- Cárdenas, D. & N. Salinas** (eds.). 2006. Libro rojo de Plantas de Colombia: Especies maderables amenazadas. Instituto de Investigaciones Amazónicas (SINCHI). Bogotá.
- Castillo, F. & W. Staff.** 2001. Agrometeorología. 2 ed. Editorial Mundiprensa. Madrid.
- Chapman, C.A., L. J. Chapman & R. W. Wrangham.** 1994. Indices of Habitat-wide Fruit Abundance in Tropical Forest. *Biotropica*. 26: 160-171.
- Chapman, C. A., R. W. Wrangham, L. J. Chapman, D. K. Kennard & A. E. Zanne.** 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 15: 189-211.
- Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. W. Chambers, J. R. Thomlinson & J. Ni.** 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11: 356-370.
- Clark, D.** 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas, pp.: 193-221. En: Guariguata, M. & Kattan, G. (eds). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR.
- Cuevas, E. & E. Medina.** 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76: 222-235.
- Díaz, M., A. Møller & F. Pulido.** 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135: 378-385.
- Forget, P., K. Kitajima & R. Foster.** 1999. Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpinaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15: 61-81.
- Fournier, L. & C. Charpentier.** 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de las especies tropicales. *Revista Turrialba* 2: 45-47.
- Frankie, G. W., H.G. Baker & P.A. Opler.** 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Fundación Natura.** 2007a. Red de Investigación de los Bosques de Roble REDINBOR. Acceso: diciembre de 2007. Disponible en: <http://www.corredordeconservacion.org/inbor/quienes.php>
- Fundación Natura.** 2007b. Reserva Biológica Cachalú. Acceso: diciembre de 2007. Disponible en: <http://www.natura.org.co/est-cachalu.htm>
- Garwood, N. C.** 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest., pp. 173-185. En: E. G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long Term Changes.*: Smithsonian Institution Press Washington D.C.
- Gea-Izquierdo, G., I. Cañellas & G. Montero.** 2006. Acorn production in Spanish holm oak woodlands. *Investigación Agraria: Sistemas Recursos Forestales*. 15: 339-354
- Grubb, P. & D. Coomes.** 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research* 7:269-280.
- Guariguata, M. & G. Sáenz.** 2002. Post-logging acorn production and oak regeneration in a tropical montane forest, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 167: 285-293.
- Günter, S., B. Stimm, M. Cabrera, M. L. Díaz, M. Lijan, E. Ordóñez, M. Richter & M. Weber.** 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- Hamann, A.** 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* 94: 24-31.
- Haugaasen, T. & C. Peres.** 2005. Tree Phenology in Adjacent Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Biotropica* 37: 620-630.
- Heideman, P. D.** 1989. Temporal and Spatial Variation in the Phenology of Flowering and Fruiting in a Tropical Rainforest. *The Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- Herrerias-Diego, I., M. Quesada, K. Stoner & J. Lobo.** 2006. Effects of Forest Fragmentation on Phenological Patterns and Reproductive Success of the Tropical Dry Forest Tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology* 20: 1111-1120.

- Hertel, D., C. Leushner & D. Holscher.** 2003. Size and Structure of Fine Root Systems in Old-Growth and Secondary Tropical Montane Forests (Costa Rica). *Biotropica* 35: 143-153.
- Howe, H. & J. Smallwood.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Jansen, P.A. & P. M. Forget.** 2001. Scatterhoarding rodents and tree regeneration, pp.: 275-288. En: F. Bongers, P. Charles-Dominique & P. M. Forget (eds.), *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Jiménez, L. A.** 2003. Estudio general de suelos y zonificación de suelos en el departamento de Santander. Bogotá: IGAC.
- Jordano, P., F. Pulido, J. Arroyo, C. L. García & F. P. García.** 2004. Procesos de limitación Demográfica, pp.: 229-248. En: F. Valladares, (ed.). *Ecología de un Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente
- Kainer, K., L. Wadt & C. Staudhammer.** 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250: 244-255.
- Kappelle, M.** 2008. Biodiversidad de los bosques de roble Encino de la América Tropical. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.
- Lawrence, D.** 2005. Biomass accumulation after 10-200 years of shifting cultivation in Bornean Rain Forest. *Ecology* 86: 26-33.
- Lozano, Y. F. & A. L. Molina.** 2007. Estudio corológico y fenológico de ocho especies del Bosque Andino con fines de Restauración Ecológica. Tesis de pregrado Ingeniería Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá.
- Mallorquín, A.** 2004. Identificación de aspectos relacionados con el forrajeo y reproducción de una subespecie de loro amenazada de extinción (*Hapalopsittaca amazonina velezi*) en una zona del flanco oriental de la cordillera central. Fundación ProAves. Bogotá.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second edition. Academic Press, San Diego, CA. USA.
- McGrath, D. A., M. L. Duryea & W. P. Cropper.** 2001. Soil phosphorus availability and fine root proliferation in Amazonian agroforests 6 years following forest conversion. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 83: 271-84.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (MAVDT).** 1996. Resolución 096 de 1996 del Ministerio del Medio Ambiente, República de Colombia. Bogotá.
- Muller-Landau, H. C., J. S. Wright, O. Calderon, S. P. Hubbell & R. B. Foster.** 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest, pp. 35-53. En: D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti (eds.). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International. Wallingford.
- Muñoz, A. & R. Bonal.** 2008. Seed choice by rodents: learning or inheritance? *Behavior Ecology Sociobiology* 62: 913-922.
- Newbery, D., N. Songwe & G. Chuyong.** 1998. Phenology and dynamics of an African rainforest at Korup, Cameroon, pp.: 267-308. En: D. M. Newbery, H. H. T. Prins & N.D. Brown (eds.). *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science. Oxford.
- Pacheco, R. & C. Pinzón.** 1997. El roble *Quercus humboldtii*. Notas Divulgativas. Jardín Botánico de Bogota José Celestino Mutis. Bogotá.
- Palácio, J. D & J. F. Fernández.** 2006. Estado de la investigación en genética de la conservación de los robles (Fagaceae) en Colombia, pp.: 57-73. En: C. Solano & N. Vargas (eds.). *Memorias Primer Simposio Internacional de Roble y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura. Bogotá.
- Pardo, Y. & D. Chiquillo.** 2002. Biología reproductiva del roble *Quercus humboldtii*. Tesis de pregrado, Ingeniería Forestal. Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá.
- Parolin, P.** 2000. Seed mass in Amazonian floodplain forest with contrasting nutrient supplies. *Journal of Tropical Ecology* 16: 417-428.
- Parra-Tabla, V. & S. Bullock.** 1998. Factors Limiting Fecundity of the Tropical Tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican Tropical Dry Forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 615-627.

- Parrado-Rosselli, A.** 2005. Fruit availability and seed dispersal in terra firme rain forests of Colombian Amazonia. Tropenbos PhD Series 2, Tropenbos-International. Wageningen.
- Parrado-Rosselli, A., N. Castaño-A., T. Prieto-López, & J. Moreno.** 2005. Canopy fruit-availability patterns in a terra firme rain forest of Colombian Amazonia, pp.: 17-31. En: A. Parrado-Rosselli (ed.), Fruit availability and seed dispersal in terra firme rain forests of Colombian Amazonia. Tropenbos PhD Series 2, Tropenbos-International. Wageningen.
- Parrado-Rosselli, A., J. Machado & T. Prieto.** 2006. Comparison between two methods for measuring fruit production in a tropical forest. *Biotropica* 38: 267–271.
- Peres, C.** 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica* 26:285-294.
- Pinzón, A.** 2005. Fenología de algunas especies heliófitas dispersadas por avifauna en la Reserva Biológica Cachalú en el municipio de Encino, Santander. Tesis de pregrado, Ingeniería Forestal. Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá.
- Ratchke, B. & E. Lacey.** 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Ríos, M., G. Londoño, M. C. Muñoz & G. Kattán.** 2008. Abundancia y endemismo en la pava caucana (*Penelope perspicax*): ¿Ecología o historia? *Ornitología Neotropical* 19: 295–303.
- Snook, L. K., L. Camera-Cabrales & M. J. Kelly.** 2005. Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management* 206: 221–235.
- Solano, C.** 2006. Reserva Biológica Cachalú, pp: 11-13. En Solano, C. & N. Vargas I Simposio Internacional del Roble y Ecosistemas Asociados. Fundación Natura. Bogotá.
- Solano, C., C. Roa & Z. Calle (eds.).** 2002. Estrategias de Desarrollo Sostenible en el Corredor de Conservación Guantivá – La Rusia – Iguaque. Fundación Natura. Bogotá.
- Sork, V. L.** 1993. Evolutionary ecology of mast seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus*). *Vegetatio* 107/108: 133-147. En: T.H. Fleming & A. Estrada (eds.), Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers. Belgium.
- Sork, V., J. Bramble & O. Sexton.** 1993. Ecology of Mast-Fruiting in three species of north american deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Stephenson, A. G.** 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 12: 253–279.
- Stevenson, P.** 2004. Patrones fenológicos de vegetación leñosa en el Parque Tinigua, Colombia: comparaciones metodológicas con énfasis en la producción de frutos. *Caldasia* 26: 125-150.
- Stevenson, P., A. Link & B. H. Ramírez.** 2005. Frugivory and Seed Fate in *Bursera inversa* (Burseraceae) at Tinigua Park, Colombia: Implications for Primate Conservation. *Biotropica* 37: 431–438.
- Stevenson, P. & I. Vargas.** 2008. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 24: 95–105.
- Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek & E. Cuevas.** 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79: 10-22.
- Terborgh, J.** 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests, pp.:371-384. En: A. Estrada & T. H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk, Dordrecht.
- Van Schaik, C. P., J. Terborgh & S. J. Wright.** 1993. The phenology of tropical Forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vargas, W.** 2002. Guía ilustrada de plantas de las montañas del Quindío y los Andes Centrales. Editorial Universidad de Caldas. Ciencias Agropecuarias. Manizales.
- Vargas, N.** 2006. El manejo colectivo de la fauna silvestre en bosques andinos: sus limitaciones y potencialidades, pp.: 183 – 202. En: C. Solano & N. Vargas (eds.). Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas

- Asociados. Fundación Natura – Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Williams-Linera, G. & J. Meave.** 2002. Patrones fenológicos, pp.: 407-431. En: M. Guariguata & G. Kattan (eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago.
- Wright, S.J. & C.P. van Schaik.** 1994. Light and the phenology of tropical forest. *The American Naturalist* 143: 192-199.
- Wright, S. J. & O. Calderon.** 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.
- Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderón & S. Paton.** 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.
- Wright, S. J. & H. Duber.** 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.
- Wright, S. J., H. Muller-Landau, O. Calderon & A. Hernández.** 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86: 848-860.
- Zabala, F.** 2004. Deseccación de bellotas y su relación con la viabilidad y germinación de nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum.* 11: 177-185.
- Zhang, S. & L. Wang.** 1995. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 11: 281-294.
- Zimmerman, J., S.J. Wright, O. Calderon, M. Aponte & S. Paton.** 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231-251.
- Zuidema, P.A. & R. G. A. Boot.** 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 18: 1-31.
- Zuidema, P. A.** 2003. Ecology and management of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*), PROMAB (Programa Manejo de Bosques de la Amazonia Boliviana) Scientific Series 6. PROMAB, Riberalta, Bolivia.