

Estudios de *Brunfelsia densifolia* Krug & Urb. (Solanaceae), una planta endémica rara

Por

Víctor José Vega López

Tesis sometida en cumplimiento parcial de los requisitos para el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS

en

BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ
2006

Aprobado por:

Gary J. Breckon, Ph.D.
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Jesús Danilo Chinaa, Ph.D.
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Duane A. Kolterman, Ph.D.
Presidente, Comité Graduado

Fecha

Sally González Miranda, M.L.A.
Representante de Estudios Graduados

Fecha

Lucy B. Williams, Ph.D.
Directora de Departamento

Fecha

ABSTRACT

Brunfelsia densifolia Krug & Urb. (Solanaceae) is a rare plant, endemic to the Maricao Forest Reserve, of which very little is known. A search for individuals was carried out in the forest, and a study was conducted of its population structure, its reproductive phenology, its environment, and whether phenotypic differences could exist among the populations inside the forest. Recommendations were made relating to the species' conservation, based on an evaluation that was made using IUCN criteria.

More than 70% of the population consisted of seedlings and only 35 juveniles were counted. Of 109 mature individuals that were counted, only 58.7% produced reproductive structures. Significant differences were found in the length-width ratio of the leaves among the populations, indicating a phenotypic difference. The survival of the seedlings and juveniles is high during the period of sampling but the perspective changes upon analyzing the population data. The production of flowers is very synchronous and its peak is limited to a couple of weeks during the rainy season. The number of mature fruits was very low even during the peak and was also presented during the rainy season.

RESUMEN

Brunfelsia densifolia Krug & Urb. (Solanaceae) es una planta rara, endémica del Bosque Estatal de Maricao, de la cual se sabe muy poco. Se realizó una búsqueda de individuos por el bosque y se siguió un estudio a su estructura poblacional, su fenología reproductiva, su entorno y si podían existir diferencias fenotípicas entre las poblaciones dentro del bosque. Se hicieron recomendaciones sobre la especie encaminadas a su conservación, de acuerdo a la evaluación que se le hizo bajo los criterios de la UICN.

Más del 70% de la población estaba constituido por plántulas y tan sólo se contaron 35 juveniles. Se registraron 109 individuos adultos, de los cuales sólo el 58.7% produjeron estructuras reproductivas. Se encontraron diferencias significativas en cuanto a la relación largo/ancho de las hojas entre las poblaciones, indicando una diferencia fenotípica. La supervivencia de las plántulas y juveniles es alta durante el período de muestreo pero la perspectiva cambia al analizar los datos poblacionales. La producción de flores es muy sincrónica y su pico se limita a un par de semanas durante la estación de lluvias. El número de frutos maduros fue muy bajo aun durante el pico y se presentó también durante la estación lluviosa.

A Dios, a mis padres y hermanos

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a los profesores Dr. Duane Kolterman, Dr. Gary Breckon y Dr. Jesús Danilo Chinae por sus comentarios, consejos y revisión del manuscrito. Al Departamento de Biología de la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez y su personal administrativo por el apoyo como Asistente de Cátedra sin el cual no hubiera podido terminar esta Maestría. Al herbario del Departamento de Biología de la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez por el préstamo de materiales de campo y por la colaboración de Omar Monsegur y del Dr. Gary Breckon en la determinación de las plantas asociadas. Agradezco también al Dr. Jesús Danilo Chinae por facilitarme el mapa topográfico digitalizado y georeferenciado del Bosque Estatal de Maricao y por su colaboración en la determinación del área de extensión de la presencia. Agradezco al Dr Raul Macchiavelli por su paciencia y por su colaboración en el diseño estadístico. Agradezco la colaboración del Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico por el permiso de trabajo en el Bosque Estatal de Maricao, particularmente la ayuda logística de Adrián Muñiz, Oficial de Manejo del Bosque Estatal de Maricao. Por último, quiero agradecer a Ana María Sánchez Cuervo por su ayuda en la toma de datos durante todo el tiempo de muestreo, y a mi familia por su apoyo y confianza.

TABLA DE CONTENIDO

ABSTRACT	ii
RESUMEN	iii
AGRADECIMIENTOS	v
TABLA DE CONTENIDO	vi
LISTA DE TABLAS	ix
LISTA DE FIGURAS	xi
INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN DE LITERATURA	3
Descripción de <i>B. densifolia</i>	3
¿Cuándo una especie de planta es rara?.....	4
¿Cuándo una especie está en peligro de extinción?.....	5
Reclutamiento.....	6
Plasticidad fenotípica.....	6
Morfometría.....	7
Fenología.....	8
Polinización.....	9
OBJETIVOS	11
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos.....	11
MÉTODOS	12
Área de estudio.....	12

Distribución	14
Caracterización del entorno	14
Estructura poblacional	15
Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles	16
Supervivencia	16
Crecimiento	16
Medidas morfométricas	17
Fenología reproductiva	17
RESULTADOS	20
Localización de individuos y grupos	20
Caracterización del entorno	20
Estructura poblacional	21
Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles	23
Supervivencia	23
Crecimiento	24
Medidas morfométricas	25
Fenología reproductiva	26
Polinizadores y dispersores	30
DISCUSIÓN	31
Distribución y abundancia	31
Estructura poblacional	31
Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles	33

Supervivencia.....	33
Crecimiento	35
Medidas morfométricas.....	36
Fenología reproductiva	37
Evaluación y estado de conservación.....	41
Recomendaciones	43
CONCLUSIONES.....	46
LITERATURA CITADA	48
TABLAS.....	57
FIGURAS	76

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Características abióticas ambientales de <i>B. densifolia</i>	58
Tabla 2. Especies de plantas leñosas asociadas a <i>B. densifolia</i> en la población del Alto del Descanso.....	59
Tabla 3. Especies de plantas leñosas asociadas a <i>B. densifolia</i> en la población del camino Guamá.....	60
Tabla 4. Especies de plantas leñosas asociadas a <i>B. densifolia</i> en la población del km 10.9 sobre la carretera 120.....	61
Tabla 5. Distribución de individuos de <i>B. densifolia</i> entre plántulas, juveniles, adultos..	62
Tabla 6. Distribución de plántulas, juveniles y adultos entre las diferentes poblaciones de <i>B. densifolia</i>	63
Tabla 7. Distribución de clases de alturas para plántulas por localidad.....	64
Tabla 8. Distribución de clases de alturas para juveniles por localidad.....	65
Tabla 9. Distribución de clases diamétricas para adultos por localidad.....	66
Tabla 10. Comparación del DAP entre individuos adultos que produjeron estructuras reproductivas y los que no las produjeron.....	67
Tabla 11. Estadísticos descriptivos para el largo de las hojas (en cm) colectadas de <i>B. densifolia</i> para el experimento de morfometría.....	68
Tabla 12. Estadísticos descriptivos para el ancho de las hojas (en cm) colectadas de <i>B. densifolia</i> para el experimento de morfometría.....	69

Tabla 13. Estadísticos descriptivos para la relación largo/ancho de las hojas colectadas de <i>B. densifolia</i> para el experimento de morfometría.....	70
Tabla 14. Prueba de LSMeans con ajuste de Tukey para determinar entre qué poblaciones existían diferencias significativas.....	71
Tabla 15. Contrastes de la prueba de ANOVA para modelo mixto usando el método de estimación REML. Den GL= Denominador de los grados de libertad.....	72
Tabla 16. Forma de las hojas de acuerdo a la población.....	73
Tabla 17. Correlación de Spearman entre la abundancia de las diferentes estructuras y los promedios de precipitación y temperatura, y precipitación acumulada....	74
Tabla 18. Estadística descriptiva de los frutos maduros de <i>B. densifolia</i>	75

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de localización de las poblaciones de <i>B. densifolia</i> (puntos rojos) y de los individuos aislados (puntos amarillos) dentro del Bosque Estatal de Maricao.....	77
Figura 2. Distribución de clases de altura en 360 plántulas.....	78
Figura 3. Distribución de clases de altura en 35 juveniles.....	79
Figura 4. Distribución de clases de altura de individuos inmaduros (plántulas y juveniles).....	80
Figura 5. Distribución diamétrica de clases en 109 plantas adultas.....	81
Figura 6. Altura de plántulas de <i>B. densifolia</i> del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.....	82
Figura 7. Crecimiento promedio de todas las plántulas de <i>B. densifolia</i> del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.....	83
Figura 8. Tasa de crecimiento promedio de todas las plántulas de <i>B. densifolia</i> del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.....	84
Figura 9. Altura de plántulas de <i>B. densifolia</i> del montaje 2 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.....	85
Figura 10. Crecimiento promedio de las plántulas de <i>B. densifolia</i> del montaje 2 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.....	86
Figura 11. Comparación de la producción total de estructuras reproductivas entre las diferentes poblaciones de <i>B. densifolia</i>	87

Figura 12. Comparación de la producción promediada de estructuras reproductivas entre las diferentes poblaciones de <i>B. densifolia</i>	88
Figura 13. Número de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron yemas florales en el Bosque Estatal de Maricao.....	89
Figura 14. Porcentaje de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron yemas florales en el Bosque Estatal de Maricao.....	90
Figura 15. Número de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron flores en el Bosque Estatal de Maricao.....	91
Figura 16. Porcentaje de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron flores en el Bosque Estatal de Maricao.....	92
Figura 17. Número de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron frutos inmaduros en el Bosque Estatal de Maricao.....	93
Figura 18. Porcentaje de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron frutos inmaduros en el Bosque Estatal de Maricao.....	94
Figura 19. Número de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron frutos maduros en el Bosque Estatal de Maricao.....	95
Figura 20. Porcentaje de individuos de <i>B. densifolia</i> que produjeron frutos maduros en el Bosque Estatal de Maricao.....	96
Figura 21. Número de yemas florales de <i>B. densifolia</i> producidas en el Bosque Estatal de Maricao.....	97
Figura 22. Número de flores de <i>B. densifolia</i> producidas en el Bosque Estatal de Maricao.....	98

Figura 23. Número de frutos inmaduros de *B. densifolia* producidos en el Bosque Estatal de Maricao.....99

Figura 24. Número de frutos maduros de *B. densifolia* producidos en el Bosque Estatal de Maricao.....100

INTRODUCCIÓN

Las diferentes especies de plantas raras o en peligro son foco de atención para la investigación en Botánica, no sólo porque su posible desaparición implica una reducción en la biodiversidad, o una pérdida de un conglomerado de genes, sino también por su simple derecho a existir. El proteger una especie significa proteger su entorno, el medio ambiente en el que se desarrolla, los factores abióticos y bióticos con los que interactúa, que en este último caso se podrían representar por una cadena donde cada eslabón es una especie interrelacionada con las especies adyacentes. Dentro de este atavío de eslabones hay algunos más frágiles, que en este caso son las especies raras y aquellas en peligro de extinción. La pérdida de una de estas especies sería como una rotura en la cadena, pudiendo afectar al resto del ecosistema.

La isla de Puerto Rico al igual que muchas islas es un núcleo de endemismos. A su vez, el Bosque Estatal de Maricao alberga muchas de estas especies endémicas incluyendo especies endémicas al bosque (Cedeño 1997); dentro de estas especies se encuentra *Brunfelsia densifolia*. Ésta, es pues una especie rara y posiblemente en peligro de extinción, ya que en registros realizados por Breckon y Kolterman (com. pers.) y por Cedeño y Breckon (1996) la población sólo se limita a unos cuantos individuos con distribución restringida a crestas y pendientes de las Tetras de Cerro Gordo en la reserva del Bosque Estatal de Maricao.

Para proteger a esta especie y por ende a aquellas especies con las que se interrelaciona, primero hay que conocerla. Es por esto que he encaminado mi trabajo de Tesis de Maestría en el conocimiento de la biología reproductiva y la dinámica poblacional de esta planta endémica de los yacimientos de serpentina en Puerto Rico.

REVISIÓN DE LITERATURA

Descripción de *B. densifolia*

La descripción de *Brunfelsia densifolia* se realizó en el Notizblatt des Königlichen Botanischen Gartens und Museums zu Berlin volumen 1, número 10, página 324 de 1897. Es un árbol de 6 a 10 m de altura, totalmente glabro, sus hojas coráceas son simples y lanceoladas de 5 a 15 cm de longitud, de ápice obtuso y base alargada atenuada, el haz es brillante con numerosas venas casi paralelas, el borde es entero; las flores solitarias y terminales son tubulares a y de color amarillo pálido, el cáliz es campanulado de 6 a 7 mm de longitud, de cuatro estambres solo dos fértiles y fijos. Los frutos son globosos de color verde tornando a anaranjado al madurar y presentan su máxima producción en verano, aunque siguen produciéndose algunos frutos a lo largo del año. Esta planta es nativa de los suelos de serpentinita ricos en magnesio, hierro, níquel y cromo, con poco calcio y nitrógeno. Crecen al sol o a la sombra, prefiriendo esta última cuando son juveniles (Liogier 1995, Fairchild Tropical Botanical Garden 2001).

De acuerdo a Cedeño y Breckon (1996) *B. densifolia* está limitada a suelos de serpentinita, y más exactamente a serpentinita del Bosque Estatal de Maricao.

¿Cuándo una especie de planta es rara?

La abundancia de una especie está determinada no sólo por su capacidad reproductiva, sino por el éxito que tenga su progenie en alcanzar la madurez (Harper 1977). Es así, que se pueden generar mecanismos de compensación que le permitan a un individuo o población tener una descendencia (Walters y Reich 2000, Moles y Westoby 2004). Este éxito puede determinar el tamaño de las poblaciones, y si este tamaño se hace muy reducido puede implicar que un especie sea rara (Primack 1993). La rareza puede también darse en términos del tamaño de su rango geográfico, la especificidad del hábitat y el tamaño de la población (Rabinowitz 1981, Rabinowitz et al. 1986 citados en Kaye et al. 1997), es así, que una especie rara también puede ser aquella especializada en ocupar microhábitats infrecuentes, lo que la limita espacialmente (Rabinowitz 1981, citado en Ricklefs 1990). Para establecer la rareza de una planta, se combinan los factores dinámicos relativos a la distribución de la especie con el área que ocupa dicha especie; así, cuando una especie está limitada en número o área a niveles menores que la mayoría de organismos taxonómicamente comparables, aun cuando compitan y se reproduzcan adecuadamente, es considerada como una especie rara (Reveal 1981). En el caso de *B. densifolia*, se encuentra restringida a suelos de serpentina (Cedeño y Breckon 1996), y como ocurre con muchas otras especies endémicas a estos suelos, tiene que tolerar bajos niveles de fósforo, calcio y nitrógeno y altos niveles de cromo, níquel y magnesio (Whittaker 1954).

¿Cuándo una especie está en peligro de extinción?

Los disturbios hacen de la extinción un proceso dinámico, que puede incluir dos clases de eventos: Los eventos determinísticos y los eventos estocásticos. Dentro de los eventos determinísticos están los desastres naturales y los impactos antropogénicos. Esta extinción determinística se observa por ejemplo en la transformación del hábitat en las zonas tropicales. Los eventos estocásticos resultan de cambios al azar dentro de las poblaciones. Es así, que podemos observar un mayor riesgo de extinción por la influencia de eventos estocásticos en poblaciones pequeñas y dispersas (Given, 1994). Para saber si una especie está en peligro de extinción hay que conocer algunas características de su historia de vida que puedan correlacionarse con altos niveles de extinción (Stiling 1999). La rareza de una especie es tan sólo una de las características de la historia de vida, junto con la habilidad de dispersión, el grado de especialización, la variabilidad de la población, la longevidad y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, que pueden determinar que tan propensa puede ser una especie a la extinción (Karr 1991, Lawrence 1991, Angermeier 1995, citados en Stiling 1999). Una planta puede acercarse a la extinción por procesos naturales que actúan en conjunto, llevándola a casos extremos de fluctuación en número y rango (Reveal 1981).

Reclutamiento

A partir de la lluvia de semillas o de “bancos” de semillas en el suelo, se nutren las poblaciones de plántulas, y eso en conjunto con la abundancia de “sitios seguros” para el establecimiento de dichas semillas y plántulas, significan el reclutamiento para una especie (Harper 1977). La supervivencia de las plántulas y semillas puede depender de factores ambientales como la disponibilidad de agua y características físico-químicas del suelo, los nutrientes disponibles, entre otros (Herrera 2002, Walters y Reich 2000, Maschinski et al. 2004, Simkin et al. 2004). De factores bióticos como la competencia inter-específica o intra-específica (Kobe 1999), la herbivoría (Crawley y Long 1995) o el tamaño de la semilla (Moles y Westoby 2004). Esta supervivencia puede determinar la distribución espacial de las especies dentro de una comunidad de plantas (Rey y Alcántara 2000).

Plasticidad fenotípica

Una planta interactúa con su entorno al sobrevivir y reproducirse exitosamente, pero si este entorno cambia, la capacidad de cambio (plasticidad) del fenotipo le permitirá continuar con éxito esta interacción (Levin 1988). Las variaciones fenotípicas pueden deberse a la constitución genética y a factores ambientales. En cuanto a la constitución genética, la variación fenotípica se debe a los factores genéticos aditivos (que se determina por la expresión de alelos homocigóticos) que corresponden a la llamada heredabilidad de caracteres (Ricklefs 1990). El hecho de restringir el flujo de genes

entre poblaciones puede generar un patrón espacial de individuos independiente de los patrones ambientales (Endler 1977).

La plasticidad reduce el impacto de la selección, aunque si la selección es fuerte, habrá alguna correspondencia entre el patrón de frecuencia de genes y los patrones ambientales y por consiguiente la variación genotipo-ambiente será inversa a la plasticidad de caracteres (Levin 1988). Entre estas variaciones que promueven la plasticidad están por ejemplo la temperatura, la luz, los nutrientes en el suelo como factores abióticos (Peterson y Rendig 2003, Dorken y Barrett 2004, Kembel y Cahill 2005) y como factores bióticos tenemos la herbivoría y el "cuidado paterno" (Agrawal et al. 2002, Callaway et al. 2003, Lacey y Herr 2005). La variación en la forma de la hoja es un ejemplo clásico del desarrollo de la plasticidad, teniendo un gran significado para la ecología y la evolución (Dorken y Barrett 2004).

Morfometría

Es importante estudiar las formas y tamaños de las diferentes estructuras que hacen parte de un organismo usando técnicas analíticas que permitan compararlas y describirlas. Estos estudios permiten hacer acercamientos a nivel ecológico, genético o sistemático de las especies (Rohlf 1990). Estos estudios morfométricos se han utilizado para observar diferencias entre las hojas de especies congéneres (Thiebaut 2000) y utilizarlos para determinar algunas especies. Por otro lado se han realizado estudios morfométricos para determinar diferencias a nivel intra-específico, demostrando que a

veces pueden ser mayores que a nivel inter-específico (Corré 1983, Abrams y Kubiske 1990, Ashton y Berlyn 1994, Ryser y Lambers 1995 citados en Ryser y Eek 2000). Se pueden observar incluso diferencias morfométricas sobre las hojas de una misma planta causadas por fluctuaciones físico-químicas endógenas o exógenas (Young y Horton 1985, Young et al. 1995).

Fenología

Por lo general la fenología hace referencia a la floración y fructificación, y muy raramente a la foliación, y ésta va ligada con la estacionalidad del clima. De la China antigua (hace unos 2000 años) se conocen registros de calendarios fenológicos (épocas de floración y fructificación) que estaban relacionados con el clima (Barrero et al. 2004). Se han realizado observaciones fenológicas en zonas tropicales desde el siglo XIX (Van Schaik et al. 1993) aun cuando la literatura al respecto es menor si se compara con los estudios hechos en zonas templadas (Reich 1995). El clima puede afectar directamente la fenología de las plantas de una región (Post y Stenseth 1999, Sakai et al. 1999); así se han interrelacionado las condiciones ambientales (humedad del suelo y demanda de evapotranspiración atmosférica) con la fenología y el estatus del agua en árboles tropicales (Borchert 1980, Reich y Borchert 1982). En las comunidades de bosques tropicales, se presentan variaciones estacionales en los patrones fenológicos, como respuesta no sólo a factores abióticos sino también a factores bióticos (Van Schaik et al. 1993). Estos patrones pueden clasificarse de

acuerdo a la cantidad de veces al año y a la duración de los eventos fenológicos, así, la frecuencia puede ser sub-anual si se presenta más de un evento al año de relativa corta duración, anual si se presenta sólo una vez al año y de corta duración, supra-anual si se presenta una vez cada tantos años y de corta duración, y continua si se presenta constantemente durante el año (Newstrom et al. 1994).

Polinización

El principio del polinizador más eficiente (Stebbins 1970) abre las puertas a muchas investigaciones que se han realizado sobre esta relación planta-animal, que pueden indicar especialización por parte del polinizador y de la planta, lo que implica coadaptabilidad (Buchmann 1983, Campbell 1991, Johnston 1991, Campbell et al. 1997). En cuanto a la polinización de Solanáceas se han realizado estudios en bosques tropicales que muestran su relación con vectores animales (Sullivan 1984, Sazima et al. 1999). En estos casos, como en muchas otras especies donde se observa la polinización cruzada, se presenta un rechazo del polen por parte del estigma o el estilo para evitar la fertilización. Este fenómeno conocido como auto-incompatibilidad se da por la presencia de una serie de loci que pueden provenir del genotipo del gameto o del genotipo del parental (Silvertown y Lovett 1993).

Sin embargo en las islas es muy común observar el fenómeno de la auto-polinización (Ehrendorfer 1979, Barrett 1996). El éxito de la auto-polinización está en la auto-

compatibilidad y ésta se basa en la pérdida de los loci incompatibles que sí están presentes en las especies con auto-incompatibilidad (Silvertown y Lovett 1993). Cuando hay carencia de polinizadores o es difícil encontrar una “pareja” para el cruzamiento, la posibilidad de la auto-polinización representa una seguridad en el momento de la reproducción (Baker 1967, Jain 1976, Lloyd 1992).

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la biología reproductiva y la dinámica poblacional de *B. densifolia*, una especie rara y endémica de Puerto Rico.

Objetivos específicos

1. Localizar individuos o grupos de individuos dentro del área del bosque.
2. Caracterizar el entorno abiótico y biótico en el que se encuentra *B. densifolia*.
3. Determinar la estructura poblacional de *B. densifolia*.
4. Observar cómo se desarrollan las plántulas y cuál es la tasa de supervivencia de éstas y de los juveniles.
5. Observar si existen diferencias fenotípicas (morfométricas) entre poblaciones, que nos permitan hacer inferencias a nivel genotípico.
6. Estudiar la fenología reproductiva de *B. densifolia*.
7. Evaluar el estado de conservación actual de *B. densifolia*.
8. Proponer recomendaciones para la preservación de la especie.

MÉTODOS

Área de estudio

La reserva del Bosque Estatal de Maricao se estableció en el año 1919 de acuerdo a la proclamación del 22 de diciembre, Boletín número 159 a partir de diversas fincas privadas donde se practicaba la agricultura intensa durante el siglo XIX. Se localiza entre los municipios de Mayagüez, San Germán, Maricao, y Sabana Grande, abarcando un área total de 4149 hectáreas. El Bosque Estatal de Maricao esta bañado por dos fuentes hídricas principales: 70% del flujo del Río Guanajibo y menos del 1% del flujo del Río Grande de Añasco recorren el bosque (DNR 1976).

Las elevaciones fluctúan entre los 150 y los 875 msnm, en donde se incluyen tres de las zonas de vida de Holdridge: Bosque húmedo subtropical, Bosque muy húmedo subtropical, y Bosque húmedo montano bajo (Ewel y Whitmore 1973). Estas zonas de vida yacen sobre roca madre de serpentinita, basalto Maricao y flujos gruesos de lava masiva acolchonada (formación Río Loco). La serpentinita constituye el 85% de los suelos del bosque, presentando afloramientos en casi toda su superficie, con algunos parches de suelo gravoso o guijarroso disperso entre éstos. El otro 15% de los suelos lo constituyen Nipe y Rosario arcilloso. Estos suelos absorben mucha del agua producto de las precipitaciones pero también la pierden más rápidamente que otros suelos arcillosos, generando condiciones de estrés hídrico. Recibe aproximadamente 2326 mm

de precipitación al año en la estación Maricao 2 SSW (863 msnm) y de 2466 mm en la estación del vivero de peces (457 msnm). Al parecer a diferentes alturas se presentan diferentes patrones de distribución de lluvias, ya que en la estación del vivero de peces se observan dos picos de precipitación (uno en mayo y el otro de agosto a septiembre) y en la estación Maricao 2 SSW sólo un pico de julio a octubre (DNR 1976). De acuerdo a datos multianuales (de 1969 a 2005) de la estación Maricao 2 SSW los meses con menor precipitación van de diciembre a marzo (NOAA 2005) pero según la clasificación de Walter (1983) no existe una temporada de sequía ya que ningún mes presenta una precipitación promedio menor a 60 mm (citado en Van Schaik et al. 1993) y por esto se trata de un bosque aestival. La temperatura promedio anual a los 863 msnm es de 21.7°C, con un promedio mínimo mensual de 20.2°C en enero y un máximo de 23°C en agosto (DNR 1976).

La flora del Bosque Estatal de Maricao está representada por 845 especies de plantas vasculares, de las cuales 278 son árboles. En las montañas del oeste de Puerto Rico encontramos 138 especies de plantas que se limitan a esta región en relación al resto de la isla; la mayoría de estas especies (126) están en el Bosque Estatal de Maricao y a su vez 53 de estas especies son endémicas de Puerto Rico. En total se encuentran 123 de las especies endémicas de Puerto Rico, y de éstas, 20 son endémicas del Bosque Estatal de Maricao (DNR 1976).

Distribución de la especie

La búsqueda de individuos de *B. densifolia* se realizó con la colaboración del Sr. Adrián Muñiz, Oficial de Manejo del Bosque Estatal de Maricao, y recorriendo los senderos existentes dentro del bosque (carreteras, vías sin pavimentar, senderos de observación, etc.) y a lo largo de transectos perpendiculares a estos senderos, ubicados en lugares de fácil acceso. Cada individuo encontrado de *B. densifolia* fue marcado con una ficha metálica numerada. Con la ayuda de un GPS se registró la posición geográfica de los individuos aislados y de los grupos de individuos.

Se definieron las poblaciones de *B. densifolia* como grupos de individuos (a veces individuos aislados) que se encontraban a una distancia mayor a 10 m. Se entraron las posiciones geográficas de las distintas poblaciones en ArcGIS 9.1 y se utilizó ese programa para preparar un mapa de distribución y para determinar las distancias entre las poblaciones. Las plantas sembradas de *B. densifolia* en distintos lugares en el bosque por el Sr. Adrián Muñiz, no fueron incluidas en el presente estudio.

Caracterización del entorno

Se tomaron medidas físicas del entorno donde se encontraron las plantas, tales como posición geográfica, aspecto, pendiente, pH (utilizando un Soil Tester de Kel Instrument Co., Inc.), humedad (utilizando el Soil Moisture Meter de LIC) y profundidad del suelo,

espesor de la capa de hojarasca. También se determinaron las especies de plantas leñosas asociadas a *B. densifolia*. Se utilizó el índice de similaridad de Jaccard para comparar los conjuntos de especies asociadas a las poblaciones encontradas.

Estructura poblacional

Se tomaron medidas de altura, diámetro basal y diámetro a la altura del pecho (DAP), para hacer clases que permitan establecer la estructura de tamaños de las poblaciones. Para los individuos con tallos múltiples la medida del diámetro se obtuvo a partir de la raíz cuadrada de la sumatoria de los cuadrados de cada diámetro ($\sqrt{\sum d_i^2}$). Se distinguieron a las plántulas como aquellas que no superaron los 50 cm de altura. Se distinguieron los juveniles cuando su altura se encontraba sobre los 50 cm pero su DAP está por debajo del menor DAP (1 cm) en que se observa alguna estructura reproductiva. Se considera un individuo adulto aquel que tiene un DAP mayor o igual al menor DAP en que se observa alguna estructura reproductiva.

Se determinó si existían diferencias significativas entre el DAP de los adultos reproductivos y aquellos que no produjeron ninguna estructura reproductiva, y para esto los datos se analizaron con SAS 9,1 y se organizaron en rangos para poder aplicárseles un ANOVA. Para saber si existía alguna correlación entre el DAP de los individuos reproductivos y la producción de estructuras reproductivas por individuo, se realizó una correlación de Spearman entre estas variables.

Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles

Supervivencia

Se etiquetaron las plántulas y juveniles bajo algunos árboles de *B. densifolia* y cada dos meses entre diciembre de 2004 y octubre de 2005 se observó cuántas y cuáles se perdían. Se inició el trabajo con 319 plántulas y 16 juveniles.

Crecimiento

Montaje 1: Desde noviembre 22 de 2004 a septiembre 22 de 2005 se midió la altura de 38 plántulas de un par de meses de germinadas sembradas en bandejas del vivero del Bosque Estatal de Maricao.

Montaje 2: El 21 de diciembre de 2004 en bandejas de germinación dentro del vivero del Bosque Estatal de Maricao se sembraron 45 semillas de *B. densifolia* y desde febrero 22 de 2005 a noviembre 22 de 2005 se midió el tamaño de las plántulas germinadas. Se hizo una correlación de Spearman en SAS 9,1 entre la precipitación promedio mensual correspondiente a las fechas en que se tomaron las medidas de crecimiento y el crecimiento neto promedio mensual.

Ambos experimentos se mantuvieron en el vivero, aunque expuestos a la lluvia. Pero no hubo ningún programa de riego regular o sistemático.

Medidas morfométricas

Se utilizaron 21 individuos de todas las poblaciones y se colectaron 15 hojas maduras de cada uno (315 hojas en total). Las hojas seleccionadas se encontraban a una altura de 1.5 m a 2 m sobre el suelo (asequibles). Se midieron el largo y ancho de las hojas y se determinó la relación (largo/ancho) entre éstos. Los datos se analizaron con SAS 9.1. Se siguió un diseño anidado donde cada planta estaba anidada dentro de su respectiva población y se aplicó una ANOVA. Como la variable “planta” era aleatoria y no era homogénea entre poblaciones, se utilizó un procedimiento para modelos mixtos (“proc mixed”) de SAS, para comparar las poblaciones. Para comparar las plantas dentro de las poblaciones se utilizaron contrastes aleatorios. La hipótesis alterna implicaba que existían diferencias significativas en la relación largo/ancho de las hojas por planta de *B. densifolia* entre poblaciones. Se aplicó una prueba de LSMeans con ajuste de Tukey para determinar entre qué poblaciones existían diferencias significativas.

Fenología reproductiva

Los individuos encontrados se observaron durante un período de 14 meses desde octubre de 2004 a noviembre de 2005. Con la ayuda de binoculares se registró el número de individuos en cada una de las fenofases (yemas florales, flores, frutos inmaduros, frutos maduros) para determinar si había sincronía (cuando más del 50% de

los individuos presentaban la fenofase). También se registró el número de estructuras reproductivas por individuo. Se comparó la abundancia semanal de estructuras reproductivas con datos climáticos (precipitación y temperatura) de la estación Maricao 2 SSW (N:18° 09' 0.4" W: 66° 59' 20"). Los datos fueron promediados con respecto a la semana correspondiente de muestreo, y se utilizó la precipitación total con respecto a la semana correspondiente de muestreo. La comparación se hizo utilizando correlaciones de Spearman en SAS 9,1.

Se hizo un seguimiento a 16 frutos inmaduros de cuatro árboles diferentes; estos frutos se escogieron por ser accesibles (a baja altura) para poder medir su largo (cm). Los frutos se aislaron con bolsas de tela de tul para protegerlos de predadores y poder ver su desarrollo en el tiempo.

Durante el mes de mayo de 2005 se hicieron observaciones diurnas (17 horas) y nocturnas (12) en diferentes plantas adultas, para determinar si los visitantes florales polinizaban o si tenían otra relación con las flores. También se hicieron observaciones diurnas (15 horas) y nocturnas (10) durante el mes de septiembre para determinar qué agentes dispersores estaban relacionados con los frutos de *B. densifolia*. Las observaciones nocturnas se hicieron con un lente infrarrojo.

Evaluación del estado de conservación

Se hizo una evaluación del estado de conservación de *B. densifolia* según los criterios de la UICN (IUCN 2001) y el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos (U. S. Fish & Wildlife Service 2001).

RESULTADOS

Localización de individuos y grupos

En recorridos extensos a través de un período de cuatro a cinco meses en áreas donde la especie había sido reportada y otras áreas del bosque, se encontraron tres poblaciones de *B. densifolia* dentro del Bosque Estatal de Maricao: una se encontró en el Alto del Descanso sobre la carretera 120 en el barrio Maricao Afuera del municipio de Maricao (N:18° 09' 33.6" W: 66° 59' 55.1") sobre 740 msnm, otra se encontró sobre el camino Guamá en el barrio Caín Alto del municipio de San Germán (N:18° 08' 56.6" W: 66° 59' 32.2") sobre 770 msnm, y una tercera al lado de la carretera 120 km 10.9 en el barrio Santana del municipio de Sabana Grande (N:18° 08' 33.2" W: 66° 57' 29.9") sobre 770 msnm. Se encontraron dos individuos aislados: uno en el barrio Maricao Afuera del municipio de Maricao (N:18° 09' 33.3" W: 66° 59' 54.2") sobre 730 msnm al borde de la carretera 120 y el otro en el camino Guamá en el barrio Caín Alto del municipio de San Germán (N:18° 08' 56.5" W: 66° 59' 29.7") sobre 760 msnm. La ubicación de las poblaciones puede observarse en la Fig. 1.

Caracterización del entorno

El aspecto, la pendiente y las características del sustrato para las tres poblaciones y los dos individuos aislados se presentan en la Tabla 1. El aspecto estuvo entre noreste y

este (45° y 85°) para todas las localidades excepto la población de Guamá y el individuo aislado cercano a esta población, donde el aspecto estuvo entre suroeste y oeste. Las pendientes eran muy pronunciadas, entre 45° y 85°, con un promedio de 64.5°. El pH estuvo entre 4.0 y 6.7, la humedad varió de 3.25 a 10 con un promedio de 5.5 (en una escala donde 0 = seco y 10 = húmedo), la profundidad del suelo promedió 14.89 cm, y el espesor de la hojarasca promedió 5.9 cm. Las especies leñosas predominantes asociadas a las poblaciones del camino Guamá, del Alto del Descanso y del km 10.9 sobre la carretera 120 se registran en las Tablas 2, 3 y 4, respectivamente. El índice de Jaccard mostró que la mayor similitud de especies estaba entre Alto del Descanso y el Km 10.9 ($C_j = 0.53$), y la menor similitud estaba entre el camino Guamá y el Km 10.9 ($C_j = 0.35$). La similaridad de especies entre Alto del Descanso y el camino Guamá también fue baja ($C_j = 0.41$).

Estructura poblacional

Se encontraron 504 individuos de *B. densifolia* entre plántulas, juveniles y adultos. El número total de plántulas fue de 360, el número total de plantas jóvenes fue de 35, y el de plantas adultas ($DAP \geq 1$ cm) fue de 109 (Tabla 5). La distribución general de los individuos de *B. densifolia* entre las diferentes poblaciones se puede apreciar en la Tabla 6.

En la Fig. 2 se puede observar que la clase más abundante dentro de las plántulas es la representada por las más pequeñas y la menos abundante es la clase representada por las plántulas que se acercan al estado juvenil. La menor altura entre las plántulas fue de 1.8 cm y la mayor altura fue de 50 cm. En la Fig. 3 se observa una distribución de clases de altura similar al caso anterior pero a nivel de juveniles, donde los menos abundantes son aquellos que se acercan a la adultez. La menor altura entre las juveniles fue de 55 cm y la mayor altura fue de 165 cm. La distribución general de los individuos inmaduros se observa en la figura 4. La distribución diamétrica en plantas adultas mostró una gran abundancia de plantas pequeñas y una fuerte disminución en el número de individuos a medida que aumentaba el DAP (Fig. 5). Dentro de los individuos adultos la mayor altura fue de 7.5 m, el mayor DAP fue de 20.8 cm y el mayor diámetro de base fue de 48 cm.

A nivel de cada población la distribución de clases de altura para las plántulas fue diferente al comportamiento de la especie en general, ya que se observa un aumento en la representación de las penúltimas clases (Tabla 7). La distribución de clases de altura para juveniles en cada población también fue diferente al comportamiento general ya que se observa un aumento en la representación de las últimas clases (Tabla 8). En cuanto a la distribución diamétrica de los adultos en cada población, se observó un comportamiento similar al comportamiento general (Tabla 9).

La prueba de ANOVA mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el DAP de las plantas adultas reproductivas (media = 73.62 cm, $n = 64$) y las no reproductivas (media = 28.52 cm, $n = 45$) (Tabla 10). Existe una correlación significativa entre el DAP y la abundancia de yemas y flores producidas por planta ($r_s = 0.75$, $p < 0,05$ y $r_s = 0.71$, $p < 0,05$ respectivamente) pero la correlación entre el DAP y la producción de frutos inmaduros y maduros es menor ($r_s = 0.45$, $p < 0,05$ y $r_s = 0.37$, $p < 0,05$ respectivamente).

Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles

Supervivencia

De las 319 plantas (plántulas y juveniles) a las que se les hizo seguimiento tan sólo 178 permanecieron vivas, lo que significa una supervivencia de 55.8 % en un lapso de tiempo de 10 meses. De las 141 plántulas muertas, 88 (62.4%) murieron por el paso de una máquina retroexcavadora por el camino Guamá en marzo de 2005 y las 53 restantes (37.6%) por el estrés ambiental. Si tomamos sólo las plantas observadas en las poblaciones que no fueron afectadas por la retroexcavadora, tendríamos 198 plantas de las cuales sobrevivieron el 76.76 % (152). Las plantas de la población del camino Guamá se perdieron todas (25 plántulas y 4 juveniles) por el paso de la retroexcavadora. De las 92 plantas (91 plántulas y 1 juvenil) que se siguieron en la planta aislada del camino Guamá en el barrio Caín Alto, 72 perecieron (todas plántulas): 65 murieron por el paso de la retroexcavadora y 7 murieron por causas naturales. En la

población del km 10.9 se siguieron 54 plantas (46 plántulas y 8 juveniles), de las cuales sólo murieron 10 plántulas (18.5% e mortandad) todas por causas naturales; de éstas una murió para febrero, cuatro para abril y cinco para junio. En el Alto del Descanso se siguieron 144 plántulas y murieron 36 (25% mortalidad) todas por causas naturales; de éstas, dos murieron para febrero, ocho para abril, 20 para junio, tres para agosto y tres para octubre. De todas estas plantas que murieron por causas ambientales ninguna alcanzaba los 10 cm y todos los juveniles sobrevivieron hasta el final del muestreo.

Crecimiento

Montaje 1: Las 38 plántulas de un par de meses de germinadas presentaron crecimiento moderado; la planta más alta creció de 11.2 a 23 cm en 7 meses. En promedio las plántulas crecieron lentamente desde noviembre de 2004 hasta junio de 2005, desde donde se observó un decrecimiento hasta el final del muestreo (Fig. 6). En el mes de junio de 2005 se observó el mayor crecimiento promedio neto (1.9 cm) que significó un crecimiento del 14%, seguido por el crecimiento (0.9 cm) que se presentó en el mes de diciembre de 2004. El mayor decrecimiento (0.9 cm) se observó en el mes de julio de 2005 y significó un decrecimiento del 8.8% (Figs. 7 y 8).

Montaje 2: De las 45 semillas sembradas, siete germinaron para el mes de febrero; de estas plántulas dos murieron en marzo. También en marzo germinaron otras tres semillas. Luego en abril germinaron dos semillas de las cuales murió una plántula en el siguiente mes. En total, 12 semillas (26.67%) germinaron a través de un período de tres

meses, tres (25%) de las 12 plántulas murieron dentro de un mes y nueve (75%) sobrevivieron hasta el fin del experimento (nueve meses en total). Las plántulas que sobrevivieron crecieron rápidamente ya que en pocos meses duplicaban su altura (Fig. 9). El crecimiento promedio neto fue aumentando desde marzo hasta el mes de julio (5.6 cm) desde donde empezó a disminuir hasta el final del muestreo (Fig. 10). Se observó una correlación entre el crecimiento y la precipitación promedio pero no fue significativa ($r_s = 0.71$, $p \leq 0.05$).

Medidas morfométricas

Se presentan los promedios por árbol del largo (cm) y ancho (cm) de las hojas ($n = 15$) en las Tablas 11 y 12, respectivamente. Para cada hoja ($n = 315$) se calculó la relación largo/ancho; luego se determinó el promedio para cada uno de los 21 árboles muestreados (Tabla 13). Hubo diferencias significativas ($F = 4.42$, $P = 0.0134$) en la relación largo/ancho de las hojas por planta entre las localidades. Esto indica que existe una diferencia fenotípica que se relaciona con la medida en cuestión. La prueba de Tukey mostró que sólo había diferencias entre la población del Km 10.9 con las otras poblaciones (Tabla 14). Los resultados de los contrastes muestran que no hay diferencias entre plantas dentro de la población del Alto del Descanso, pero si en las otras poblaciones (Tabla 15). La población de Alto del Descanso tiene la proporción largo/ancho más baja, por lo que esperaríamos que las hojas fuesen lanceoladas alargadas. Las hojas del camino Guamá tendrían una forma más alargada

(estrechamente lanceolada) y las del Km 10.9 se observaran más alargadas aún (Tabla 16).

Fenología reproductiva

Sesenta y cuatro individuos de 109 produjeron yemas florales, en 42 individuos se observó la producción de flores, en 22 plantas se produjeron frutos inmaduros y tan sólo 16 produjeron frutos que alcanzaron la madurez. Por consiguiente el porcentaje de individuos dentro del total de la población adulta de *B. densifolia* que produjo estructuras reproductivas fue de 58,7%.

Se observaron diferencias en la producción de estructuras entre las diferentes poblaciones. Como se observa en la figura 11, en la población del camino Guamá se produjo el mayor número total de estructuras reproductivas (yemas, flores, frutos inmaduros y frutos maduros), mientras que la menor producción fue en los individuos aislados, donde sólo se observó un fruto verde que maduró posteriormente en el Aislado 2 (el menor número de yemas respecto al número de flores, se debe al conteo de flores que no alcanzaron a ser registradas como yemas). Al observar la producción de estructuras promediando éstas por cada población, los resultados cambian, ya que la mayor producción promedio por individuo se presenta en los aislados, refiriéndonos en este caso a la producción de yemas y flores (Fig. 12). Esto es obviamente a nivel de

la población, ya que a nivel de individuo, se encuentran árboles dentro de las poblaciones que producen más yemas y flores que los aislados.

Se observó un pico (48) en el número de individuos que produjeron yemas durante la segunda semana de mayo (Fig. 13) que es temporada lluviosa, lo que significó una producción sincrónica y estacional para *B. densifolia* al alcanzar un 80% de individuos con estas estructuras (Fig. 14). En cuanto a la producción de flores se presentaron dos picos (Fig. 15), el primero en mayo y el segundo en septiembre (pico de la temporada de lluvias), pero sólo el primero significó sincronía ya que alcanzó 57.1% durante la penúltima semana del mes, el segundo pico de 47.6% durante la tercera semana de septiembre indica que no hubo sincronía (Fig. 16). Durante las dos últimas semanas de junio y la primera semana de julio (período de lluvia) se observó un pico de 14 individuos con frutos inmaduros y más adelante a mediados de noviembre se observó otro pico de 11 individuos (Fig. 17). El primer pico alcanzó el 63.6% de los individuos y el segundo el 50% indicando que sólo el primer pico es sincrónico (Fig. 18). El número de individuos que produjeron frutos maduros alcanzó su pico (8) durante la última semana de agosto y la primera semana de septiembre como se observa en la Fig. 19, indicando que sólo la mitad y no la mayoría presentaron frutos maduros, por ende no hay sincronía (Fig. 20).

El número total de yemas florales fue de 5417; se contaron 4401 flores, 183 frutos inmaduros y 72 frutos maduros. La abundancia de yemas florales fue casi nula desde la

segunda semana de noviembre (final del pico de lluvias) de 2004 hasta la tercera semana de marzo (periodo seco) de 2005 a excepción de unas cuantas yemas que se formaron en la segunda semana de enero (siete) y en la primera semana de marzo (cinco). El mayor número de yemas se observó en la segunda semana de mayo (temporada de lluvias) donde se contaron 3069 estructuras. Otro pico, mucho más pequeño (119 yemas florales), se observó en la primera semana de septiembre (Fig. 21). En cuanto a la abundancia de flores, el comportamiento fue similar al de las yemas. La producción fue casi nula desde la segunda semana de noviembre de 2004 hasta la tercera semana de marzo de 2005 a excepción de unas cuantas flores que se formaron en la segunda semana de enero (14) y en la primera semana de marzo (cuatro). El primer pico de producción se dio durante la tercera semana de mayo (2113 flores) y el segundo fue en la primera semana de septiembre (171) como se puede apreciar en la Fig. 22. Desde el comienzo del muestreo se observaron frutos inmaduros pero la producción fue baja desde la primera semana de octubre a la primera semana de diciembre (entre cinco y siete frutos inmaduros); después la producción fue casi nula hasta que en la última semana de mayo se empezaron a observar numerosos frutos verdes (43) que provenían del primer pico floral, luego se presentó un pico (79) en la segunda y tercera semana de junio. El número de frutos inmaduros descendió hasta la tercera semana de septiembre (siete) desde donde se observó un ligero aumento que significó un pequeño pico (27 frutos inmaduros) en la penúltima semana de octubre, que provenía del segundo pico floral (Fig. 23). En cuanto a los frutos maduros, éstos se presentan de forma esporádica al principio y mediados del muestreo, pero se observó

un pico (18 frutos maduros) para la primera semana de septiembre que era producto del primer pico de producción de frutos inmaduros (Fig. 24). De un máximo de 79 frutos inmaduros durante el primer pico tan sólo 18 alcanzaron la madurez lo que significa un 22.8%. Si tomamos en cuenta este porcentaje de maduración para el segundo pico de producción de frutos inmaduros se esperaría que de los 28 frutos inmaduros aproximadamente seis alcanzaran la madurez, lo que concuerda con las observaciones hechas en la última semana de noviembre y la primera de diciembre de 2004 (Fig. 24).

La correlación entre la precipitación promedio y la abundancia de estructuras reproductivas de *B. densifolia* es significativa y el valor va disminuyendo en orden fenológico (de yemas a frutos inmaduros). La correlación de la abundancia de las estructuras reproductivas con la precipitación acumulada fue un poco mayor que con la precipitación promedio. En cuanto a la correlación de abundancia de estructuras reproductivas con la temperatura promedio, el valor del coeficiente es menor que en el caso anterior pero sigue siendo significativo, y también va disminuyendo en orden fenológico. En general no se observó ninguna correlación con la abundancia de frutos maduros. Los valores de las correlaciones de Spearman y sus respectivas significancias se encuentran en la Tabla 17.

De los 16 frutos inmaduros con los que se empezó el registro, dos se perdieron por el viento. El desarrollo de los frutos estuvo entre 13 y 15 semanas; los frutos alcanzaron un tamaño promedio de 2.16 cm de largo antes de madurar. En general el tamaño

máximo se alcanzó entre 8 y 5 semanas antes de la maduración, manteniéndose así hasta su maduración entre la última semana de agosto y la primera de septiembre. El fruto de menor tamaño alcanzó los 1.75 cm de diámetro y el más grande 2.6 cm (Tabla 18).

Polinizadores y dispersores

Sólo se observaron visitantes florales durante el día. Los visitantes florales fueron muy pocos y sólo se observaron un par de veces. Se hicieron tres avistamientos de individuos de la especie *Spindalis portoricensis* (reina mora) visitando las flores de *B. densifolia*, pero sólo robaban el néctar cortando la flor en su base. Se contaron en diferentes ocasiones y plantas cinco ortópteros de la clase hexápoda devorando las flores y las yemas florales. En dos ocasiones se encontraron hormigas aisladas rondando cerca de las anteras, pero no se les encontró polen en el cuerpo. Por consiguiente no se pudo establecer la relación de *B. densifolia* con ningún polinizador.

En cuanto a los dispersores, no se observaron en ningún momento visitantes que siquiera se acercaran a los frutos; por el contrario, todos los frutos maduros a los que se les hizo seguimiento terminaron en el suelo al caer por su propio peso.

DISCUSIÓN

Distribución y abundancia

En la actualidad *B. densifolia* está limitada a tres localidades relativamente aisladas (Fig. 1). No hay información acerca del origen de la especie. Tampoco se ha encontrado datos o especímenes de herbario que permitan determinar si la distribución actual es el resultado de la fragmentación de una distribución continua en el pasado. Dada la historia de deforestación para agricultura en la zona en el pasado, es enteramente posible que ese tipo de fragmentación haya ocurrido, junto a una disminución sustancial en la abundancia de la especie.

Estructura poblacional

Podemos observar a nivel general de la población como las plántulas estaban representadas en su mayoría por la clase más pequeña, y como desciende vertiginosamente la representación de la siguiente clase, indicando que muy pocas de las plántulas más pequeñas alcanzan la siguiente clase de altura (Fig. 2). Eventualmente muy pocas plántulas alcanzan la altura más próxima al estado juvenil. Si comparamos la proporción de individuos juveniles que al parecer apenas han alcanzado la mínima altura con la proporción de juveniles que se acercan a la adultez (Fig. 3), podemos observar que la diferencia no es tan grande como en el caso anterior, indicando que la proporción de juveniles que alcanzan la adultez es mayor que la de

plántulas que alcanzan el estado juvenil. Dentro del grupo de los adultos (Fig. 5), podemos observar que de todos esos juveniles que alcanzan la adultez muy pocos consiguen diámetros considerables. En estudios realizados en otras plantas endémicas de Puerto rico se ha encontrado esta característica distribución donde los adultos más grandes son escasos con respecto al resto de clases dentro de la población y las clases muy pequeñas son las más abundantes (Rojas 1994, Santiago 1995, González 1998, Carrero 2001)

Cuando analizamos las clases de altura de plántulas a nivel de cada población podemos observar que el comportamiento en la distribución es diferente, ya que la altura de las plántulas en las poblaciones difiere en sus valores mínimo y máximo, y en la proporción de las clases con respecto a los valores generales de la especie (Tabla 7). En la población del camino Guamá se observa un decrecimiento pronunciado de la primera a la segunda clase y después se observa un aumento en la penúltima clase para disminuir al final. Al parecer la supervivencia de las plántulas más pequeñas es muy baja pero a medida que aumentan en tamaño aumenta dicha supervivencia, pero al llegar a cierta altura vuelve a disminuir la supervivencia y la proporción de plántulas que alcanza una altura cercana a la de los juveniles es muy baja. Esto posiblemente se debe a que las plántulas más altas atraen más a los herbívoros, pero al ser tan jóvenes todavía no sobreviven al ataque de los mismos. Dalling y Hubbell (2002) observaron que las plántulas que tenían un crecimiento más rápido presentaban una mayor herbivoría y que a su vez la mortalidad de estas era mayor cuanto más jóvenes eran.

Este comportamiento se observó en la población del Km 10.9 y en el aislado del camino Guamá. En la población del Alto del Descanso al parecer la mortalidad es tan alta entre las pequeñas plántulas que sólo hay una de tamaño cercano al juvenil, y no se encuentran plantas en este estado.

En cuanto a los juveniles el comportamiento a nivel de cada población también difirió del comportamiento a nivel general. Comienza con un valor elevado, para disminuir vertiginosamente en la siguiente clase y aumentar en la clase final. Esto también se debe a que la altura de las plántulas en las poblaciones difiere en sus valores mínimo y máximo, y en la proporción de las clases con respecto a los valores generales de la especie (Tabla 8).

Supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles

Supervivencia

La supervivencia de las plántulas de *B. densifolia* alcanzó un alto porcentaje (76.76%) durante el muestreo pero se espera que la supervivencia disminuya con el tiempo (ver más adelante). A pesar de esto la supervivencia es alta si se compara con la supervivencia de plántulas de *Purshia subintegra* (Kearney) J. Henrickson, que ronda el 7% en plántulas protegidas y tan solo 0.3% en plántulas sin protección (Maschinski et al. 2004) y con la supervivencia de plántulas de un bosque montano Mediterráneo que estuvo entre 14.9 y 27.6 % (Herrera et al. 1994). A partir de datos publicados Moles y

Westoby (2004) encontraron que en 19 especies de diferentes ecosistemas la supervivencia desde plántula a adulto reproductivo estuvo entre 0.5% y 39.8%.

Bajo condiciones controladas de invernadero Walters y Reich (2000), en robledales establecidos sobre las sabanas del sur-oeste de Estados Unidos Weltzin y McPherson (1999) y en vegetación arbustiva mediterránea Rey y Alcántara (2000) encontraron que la mortalidad de las plántulas iba aumentando con el paso del tiempo, pero que a su vez la supervivencia de las plántulas aumentaba con la edad de las mismas. Algo similar se observa en *B. densifolia*, cuando en los primeros meses (febrero) de muestreo se da una menor mortalidad con respecto a los meses posteriores (junio). Las plantas juveniles en comparación con las plántulas presentan una mayor supervivencia, ya que durante el período de muestreo ninguna de estas murió. Esto puede significar un problema para la población ya que el 72.13% de esta está constituida por plántulas que en su mayoría no superan los 11.5 cm.

Es de notar que junio estando en la época lluviosa presentase la más alta mortalidad de plántulas cuando la supervivencia de éstas está relacionada con la disponibilidad de agua y por consiguiente se esperaría que el estrés hídrico aumentara la mortalidad (Herrera et al. 1994, Battaglia et al. 2000). Esta alta mortalidad pudiera estar asociada al ataque de larvas que aunque no se vieron en campo, fueron observadas en el vivero justo para esta fecha.

La falta de dispersores obliga a las semillas a caer dentro del área de cobertura del parental no presentándose relación entre mortalidad y la distancia al parental. La mortalidad de las plántulas no estuvo asociada con la distancia al parental como se espera ocurra de acuerdo al modelo propuesto por Janzen (1970) donde el establecimiento de las plántulas es dependiente de la distancia por lo que se espera encontrar una mayor abundancia de plántulas a distancias intermedias del parental y no cerca a estos. El caso de *B. densifolia* es comparable al caso de dos especies del bosque de la isla de Barro Colorado que observaron Condit et al. (1994) donde la densidad de plántulas no es dependiente de la distancia. Al observar como las plántulas sobreviven bajo el parental se puede inferir que es un especie tolerante a la sombra, claro está, que al ser el dosel bajo y el follaje no muy abundante la sombra generada no es mucha. Entre tanto, el resultado de la falta de dispersión de las semillas, podría ser la agrupación claramente observada en estas tres poblaciones y el aislamiento que existe entre ellas.

Crecimiento

El crecimiento reducido y lento de las plantas del montaje 1 (Figs. 6, 7 y 8) pudo ser el resultado del estrés ambiental, aunado a la pérdida de hojas y yemas apicales producto de la herbivoría por parte de larvas, aparentemente siempre de la misma especie, que sin embargo no pudieron ser identificadas ni criadas hasta la adultez. Estas larvas aparecieron entre noviembre y diciembre, entre febrero y marzo, entre junio y agosto, y entre octubre y noviembre (observación personal). Esta pérdida de ápices caulinares

por predación es muy común en plántulas, como sucede entre los juveniles de *Dioclea megacarpa* (Janzen 1971) en un bosque tropical de Costa Rica, y como fue observado entre muchas de las especies pioneras del bosque de Barro Colorado (Dalling y Hubbell 2002). El crecimiento neto de las plantas del montaje 2 no estuvo correlacionado con la precipitación (estas observaciones pudieron hacerse por la ausencia de herbivoría), aun cuando para muchas especies el agua puede ser un factor determinante en el desarrollo de las plántulas (Battaglia et al. 2000, Humara et al. 2002).

Medidas morfométricas

Se observaron diferencias significativas en la relación largo/ancho de las hojas entre las poblaciones más distanciadas (Tabla 14). En el caso de *Buxus vahlii* Baill., otra especie endémica de Puerto Rico, también se encontraron diferencias significativas en la forma de las hojas entre diferentes poblaciones (Carrero 2001). También Weinig (2000) encontró diferencias morfométricas entre poblaciones de herbáceas que se encontraban muy separadas. Estas diferencias fenotípicas entre individuos de una misma especie pueden responder a variaciones ambientales que ejercen una presión adaptativa (McLellan 1990, Young et al. 1995, Young y Brown 1996, Ryser y Eek 2000, Jensen et al. 2002, Hubner et al. 2003). De estos resultados se pueden inferir diferencias (variación) genotípicas entre las poblaciones de *B. densifolia*. Estos resultados contrastan con las aseveraciones hechas en la primera mitad del siglo XX, donde se esperaba que las especies raras presentasen poca variabilidad genética (Stebbins 1980), pero se comparan al punto de vista de Stebbins en su revisión de

1980. Bell et al. (1991) arguyen, que la variabilidad genotípica está determinada por una variación ambiental a pequeña escala. El hecho de no encontrar diferencias entre los aislados y las poblaciones cercanas nos indican que pudieron pertenecer a la misma población y ser separados por movimientos de tierra o fuegos que no sólo destruyeron, sino que afectaron las condiciones óptimas para el desarrollo de las plantas de *B. densifolia* en el transecto que las separa, o, el hecho de no observarse dispersión de semillas también puede implicar que no se pueda repoblar este transecto, aislando así a estos individuos.

Fenología reproductiva

De 4401 flores de *B. densifolia* que se contaron sólo se produjeron 72 frutos maduros, lo que implica que tan solo 1.6% de las flores producen frutos maduros. En estudios realizados en diversas especies se ha encontrado que es muy común el aborto de flores y frutos, y que esto puede estar relacionado con factores ambientales bióticos o abióticos (Burd 1998, Quesada et al. 2001, Abe 2002, Fuchs et al. 2003, Marcelis et al. 2004, Young et al. 2004).

La producción de flores presentó dos picos (Figs. 15 y 22), siendo éste un comportamiento de floración sub-anual (bimodal). Bawa et al. (2003) encontró que una gran proporción de especies de bosque en la reserva La Selva de Costa Rica, presentaban un comportamiento sub-anual en la floración y que dentro de este grupo un 80.6% de las especies presentaban un comportamiento episódico de entre dos y tres

meses. La floración en *B. densifolia* fue estacional ya que presentó una sincronía al comenzar el periodo de lluvias (Fig. 16), como ocurre con muchas especies de bosques tropicales (Ramírez 2002, Bawa et al. 2003, Kang y Bawa 2003, Numata et al. 2003); Van Schaik et al. (1993) encontraron a partir de estudios publicados que en bosques estacionales con más de dos meses secos la floración coincide con el inicio de las lluvias en un 67% de los sitios, y en bosques menos estacionales hasta en un 33%. La abundancia de flores de *B. densifolia* disminuye hasta el final de la estación de lluvias (Figs. 15 y 22). La disminución en la floración a finales del periodo de lluvias es reportada para algunos estudios en los trópicos estacionales (Daubenmire 1972, Borchert 1996, Patel 1997). En contraste otras especies de bosques tropicales presentan sus picos estacionales de floración durante la estación seca (Janzen 1967, Frankie et al. 1974, Borchert 1980, 1983, Espirito Santo et al. 2003, Fuchs et al. 2003).

La correlación entre la precipitación y la abundancia de flores (Tabla 17) de *B. densifolia* estuvo por encima del valor medio. En otras especies de bosques tropicales se han encontrado relaciones directas entre el aumento de las lluvias y el aumento en la floración (Borchert 1980, Reich y Borchert 1982). Inouye et al. (2003) encontraron que existía una correlación entre factores ambientales (precipitación y la temperatura) y la abundancia de flores; dicha correlación dependía de la localidad en que se encontrara *Androsace septentrionalis* L. En bosques aseasonales (como el de Maricao) se espera que la correlación de la floración sea con la radiación solar y que no haya correlación con la precipitación (Van Schaik et al. 1993), pero en Maricao debido a la alta

escorrentía que se presenta en los suelos de serpentina se puede presentar un estrés hídrico (Brooks 1987) como el que se presentaría en un bosque estacional, lo que puede determinar una correlación con la precipitación (Van Schaik et al. 1993).

La floración duró entre 8 y 13 semanas (primer y segundo pico respectivamente) periodo largo si se compara con *Cassipourea elliptica* Poir. (Rhizophoraceae), *Cestrum racemosum* Ruiz & Pav. (Solanaceae), y *Rollinia pittieri* Saff. (Annonaceae) que florecieron en una semana (Bawa et al. 2003). Teniendo en cuenta que a medida que aumenta el número de episodios de la floración sub-anual disminuye la duración de los mismos, las observaciones hechas en *B. densifolia* podrían diferir de lo esperado por Bawa et al. (2003). Un considerable porcentaje de especies de bosques estacionales presenta intervalos entre floración y fructificación que se aproximan a los tres meses (van Schaik et al. 1993). En el caso de *B. densifolia* este intervalo de tiempo fue de 3.75 meses para el año de muestreo. Al parecer este intervalo está relacionado con la duración de la temporada de sequía (Van Schaik et al. 1993).

La producción de frutos fue estacional y se presentó durante toda la estación de lluvias (Figs. 19 y 24). En muchas especies de bosques tropicales la fructificación se presenta a principios o durante la estación de lluvias (Heideman 1989, Foster 1990, Machado et al. 1997). Los frutos maduros se presentaron hasta la última semana de octubre, dando la oportunidad a que las semillas germinaran durante el final de la temporada de lluvias que finaliza en enero. Es así, que se espera que el tiempo de fructificación se ajuste

para dar el momento óptimo a la germinación (Janzen 1967). Se asume entonces que las semillas tienden a germinar bajo condiciones favorables, como sería el caso de la temporada de lluvias. Esto puede contrastar con observaciones hechas por Raguapathy y Douglas (1999) quienes encontraron un mayor número de especies fructificando durante la temporada seca.

La floración y fructificación fueron igualmente estacionales, como se espera de acuerdo a lo observado por Steege y Persaud (1991) entre muchas de las especies leñosas de las Guayanas. Se observaron flores y frutos esporádicos de forma aislada entre 2.4 y 11.9% (Fig. 15 y 19), que es comparable con un patrón común de algunas especies en Srilanka donde la floración aislada de individuos estuvo entre 0.7 y 20.1% (Yap y Chan 1990).

Al no observarse visitantes florales que pudiesen actuar como polinizadores, y sabiendo que un ejemplar de *B. densifolia* aislado en un jardín residencial produjo frutos (Breckon com. pers.) se puede inferir que la especie es autocompatible, y que la autopolinización puede darse con la ayuda del viento. De acuerdo a los resultados de Hirayama et al. (2005) la autopolinización está relacionada con la poca producción de frutos (Figs. 23 y 24), que es una situación palpable en *B. densifolia*.

Evaluación y estado de conservación

En las listas rojas de la UICN no aparece reportada *B. densifolia* en ninguna de sus categorías. Es así, que basados en los criterios de la UICN y el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos de Norte América, se evaluó el estado de conservación de *B. densifolia*.

Los criterios utilizados son los de la lista roja del 2001 presentados por la UICN (versión 3.1) y redactados por la Comisión de Supervivencia de la UICN en el año 2000. De acuerdo a estos criterios *B. densifolia* Krug & Urban debería ser catalogada como (EN), lo que significa que esta en peligro. Esta categoría se propuso teniendo en cuenta el tamaño de la población (D): Se encontró un total de 504 individuos dentro del Bosque Estatal de Maricao, de los cuales sólo 109 eran individuos maduros (Tabla 5).

Sin embargo, la especie se acerca a la categoría de en peligro crítico (CR) por su distribución geográfica: La extensión de la presencia de la especie es de tan solo 21 km² (criterio B1). El área de ocupación es de aproximadamente 1370 m² (criterio B2). Además, la población está severamente fragmentada (3-5 subpoblaciones) (criterio B1a, B2a), con no más de 70 individuos maduros en una subpoblación (Tabla 6) [criterio C2a(i)]. El plan de manejo para la especie debe incluir monitoreo para identificar cualquier disminución en el número de poblaciones o individuos o en la extensión o

calidad de su hábitat (criterio B1b, B2b), ya que tal disminución resultaría en la reclasificación de la especie como en peligro crítico.

Dentro de los criterios de la FWS que se podrían utilizar para listar la especie como en peligro o amenazada, están el criterio 1) Destrucción, modificación o limitación del hábitat de la especie, y el criterio 5) Otros factores naturales o artificiales que afecten la supervivencia de la especie.

Por lo observado y los datos colectados *B. densifolia* se encuentra en peligro crítico de extinción, ya que al parecer se encuentra tan sólo en tres localidades que están muy separadas entre sí (más de 1.5 km entre sí). Sólo hay tres poblaciones y dos individuos aislados, uno a 100 metros de la población del Alto del Descanso y el otro a 50 metros de la población en el camino Guamá. El número de individuos en edad reproductiva es muy bajo, sobre todo en las poblaciones del Alto del Descanso (10) y en la población del Km 10.9 sobre la carretera 120 (27). A lo anterior se le suma el hecho de que de estos individuos en edad reproductiva sólo 62 produjeron algún tipo de estructura reproductiva durante el período de muestreo. De las observaciones hechas durante el período de muestreo a nivel de polinizadores y dispersores se puede inferir que no existen tales, ya sea por que se extinguieron o por que son muy escasos. En el caso de la polinización, esto es preocupante ya que se está forzando a la especie a la autofecundación, lo que puede resultar en una disminución tanto en la producción de frutos maduros como en la variabilidad genética de la especie. En cuanto a la falta de

dispersores de semillas, el problema radica en la limitación espacial de las poblaciones, lo que hace a la especie susceptible a desaparecer por el efecto de impactos ambientales como los derrumbes y los incendios forestales, muy comunes en el Bosque Estatal de Maricao.

Recomendaciones

El plan de manejo para *B. densifolia* debe incluir la búsqueda de poblaciones adicionales en áreas inaccesibles, así como el establecimiento de nuevas poblaciones en habitáculos apropiados.

Lo primero en tener en cuenta es la relación de la especie con su entorno. Las pendientes muy pronunciadas nos podrían indicar que la especie necesita de lugares con alta escorrentía. El pH bajo es característico del suelo de serpentina (Morrey et al. 1992, Roberts 1992, Verger 1992) al igual que la profundidad del suelo (Baker et al. 1992). El aspecto, la profundidad de la hojarasca, y la humedad tan variantes podrían no significar un limitante, ya que la especie puede adaptarse a un amplio rango dentro de estos factores.

Las especies leñosas asociadas estuvieron relacionadas con el aspecto, ya que la similaridad fue mayor entre las poblaciones que apuntaban en dirección norte. Es de notar que la poca similaridad de especies leñosas asociadas entre las poblaciones de

B. densifolia nos podría indicar que posiblemente no hay una relación directa con una asociación vegetal en particular. Sin embargo, las siguientes especies consistentemente se encontraron asociadas a *B. densifolia* en las diferentes poblaciones: *Clusia rosea*, *Guettarda pungens*, *G. scabra*, *Neolaugeria resinosa*, *Poitea punicea*, *Sideroxylon cubense* y *Tabebuia haemantha* (Tablas 2, 3 y 4). Esta combinación de especies podría dar una idea de nuevos sitios para reintroducción.

La recuperación debe hacerse empezando con la recolección de frutos de forma sistemática y ordenada, registrando de dónde se toman éstos para evitar tomar muchos frutos de la misma planta y así obtener la mayor variabilidad genética posible. En el invernadero se deben separar las semillas por su origen y hacerles un seguimiento de su desarrollo. Cuando llegue el momento de la reintroducción se deben utilizar grupos de juveniles que tengan el origen más variado posible. Por lo observado en campo las nuevas poblaciones no deben tener menos de 10 ni más de 70 individuos para tratar de mantener la mayor similitud posible con las poblaciones naturales. La distancia entre éstos debe estar alrededor de 2 m, ya que se espera que el área de ocupación de un individuo adulto sea aproximadamente de 12.5 m².

De las tres localidades donde se encontró *B. densifolia* los mejores sitios de reintroducción serían a lo largo del camino Guamá y del camino que cruza el Alto del Descanso, buscando ubicar las nuevas poblaciones a una distancia superior a los 100 metros para realizar la función de dispersión. En estos casos podría ser preferible

sembrar juveniles producidos a partir de frutos de distintas plantas de la población más cercana, ya que éstos podrían estar mejor adaptados a las condiciones locales. Estos sitios tienen la ventaja de estar más protegidos y de permitir un monitoreo más accesible además de cumplir con los requisitos ambientales tanto bióticos como abióticos.

El hecho de observar diferencias fenotípicas entre las poblaciones más lejanas nos permite inferir que existen diferencias genotípicas, y por ende, es de tener en cuenta que todas las poblaciones deben de ser protegidas por igual, ya que representan la diversidad genética de la especie.

CONCLUSIONES

La población esta dominada por las plantas más pequeñas en todas las clases (plántulas, juveniles y adultos). A su vez, a nivel general las plántulas representan la gran mayoría de la población.

Al parecer la supervivencia a corto plazo es alta pero con el paso del tiempo se hace menor. La mortalidad de plántulas eventualmente es muy alta. Aun cuando la mortalidad de juveniles es menor, muy pocos alcanzan la edad adulta.

Al parecer existen diferencias fenotípicas entre las poblaciones de *B. densifolia*, pero no existen diferencias entre los individuos aislados y las poblaciones más cercanas a éstos.

La gran abundancia de flores que contrastaron con la pequeña cantidad de frutos maduros, nos indica que existe una baja polinización y un alto índice de abortos tanto de flores como de frutos inmaduros.

La floración y fructificación son estacionales durante la temporada de lluvias y la floración presenta un patrón sub-anual, bimodal.

Al parecer la floración es sincrónica, pero en el caso de los frutos maduros no se observó sincronía, aunque estuvo cerca de presentarse.

La correlación entre la precipitación y la abundancia de estructuras reproductivas podría significar un factor próximo y/o un factor fundamental en la determinación del inicio y la duración del evento fenológico.

La falta de dispersores limita especialmente a *B. densifolia*, lo que la hace vulnerable a disturbios naturales puntuales como lo son los fuegos y derrumbes.

LITERATURA CITADA

- Abe T. (2002). Flower bud abortion influences clonal growth and sexual dimorphism in the understory dioecious shrub *Aucuba japonica* (Cornaceae). *Annals of Botany* 89: 675-681.
- Agrawal A., J. Conner y M. Johnson. (2002). Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* 56: 2206-2213.
- Baker A. J., J. Proctor y R. D. Reeves. (1992). Preface. En: Baker A. J., J. Proctor y R. D. Reeves (eds). *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*. Pp. vii. Intercept Limited, Andover, MA.
- Baker H. G. (1967). Support for Baker's law – as a rule. *Evolution* 21: 853–856.
- Barrero E., Brugués M., Costa M., Devesa J., Fernandez F., Gallardo T., Izco J., Llimona J., Prada C., Talavera S. y Valdés B. (2004). *Botánica*. McGraw Hill-Interamericana de España, S. A. U., Madrid. 906 pp.
- Barrett S. C. H. (1996). The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351: 725-733.
- Battaglia L. L., S. A. Fore y R. R. Sharitz. (2000). Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Bawa K. S., H. Kang y M. H. Grayum. (2003). Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 877-887.
- Beckage B. y J. S. Clark. (2003). Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Bell G., M. Lechowics y D. Schoen. (1991). The ecology and genetics of fitness in forest plant III environmental variance in natural population of *Impatiens pallida*. *Journal of Ecology* 79: 697-713.
- Borchert R. (1980). Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61: 1065–1074.

- Borchert R. (1983). Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert R. (1996). Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence of herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology* 12: 65-80.
- Brooks R. R. (1987). *Serpentine and its vegetation*. Dioscorides Press, Portland, Oregon. 454 pp.
- Buchmann, S. L. (1983). Buzz pollination in angiosperms. En: C. E. Jones y R. J. Little, (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Pp. 73-113. Scientific and Academic Editions, New York.
- Burd M. (1998). "Excess" flower production and selective fruit abortion: a model of potential benefits. *Ecology* 79: 2123-2132.
- Callaway R., Pennings S. y Richard C. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84: 115-1128.
- Campbell D. R. (1991). Measurement of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- Campbell D. R., N. M. Waser y E. J. Meléndez. (1997). Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: Hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist* 149: 295-315.
- Carrero R. G. (2001). Population ecology and reproductive biology of the endangered *Buxus vahlii* Baillon (Buxaceae). M. S. thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez Campus. 94 pp.
- Cedeño J. A. (1997). Vascular flora of the Río Maricao watershed, Maricao Commonwealth Forest, Maricao, Puerto Rico. M. S. thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez Campus. 158 pp.
- Cedeño J. y G. Breckon. (1996). Serpentine endemism in the flora of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 32: 348-356.
- Condit R. S. Hubbell y R. Foster. (1994). Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75: 671-680.
- Crawley M. J. y C. R. Long. (1995). Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83: 683-696.

- Dalling J. W. y S. P. Hubbell. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- Daubenmire R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical deciduous forest in northwestern Costa Rica. *Journal of Ecology* 60: 147-170.
- Department of Natural Resources (DNR). (1976). The master plan for the commonwealth forests of Puerto Rico. Area of Planning and Evaluation, Río Piedras, Puerto Rico.
- Dorken M. y S. Barrett. (2004). Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious population of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *Journal of Ecology* 92: 32-44.
- Ehrendorfer F. (1979). Reproductive biology in island plants. En: D. Bramwell (ed.). *Plants and islands*. Pp. 293-306. Academic Press, London.
- Endler J. A. (1977). Geographic variation, speciation and clines. Princeton University Press, Princeton. 246 pp.
- Ewel J. J. y J. L. Whitmore. (1973). Ecological life zones of Puerto Rico and the U. S. Virgin Islands. ITF-18. Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, Puerto Rico.
- Fairchild Tropical Botanical Garden. (2001). <http://www.fairchildgarden.org/horticulture/membersday01.html>.
- Foster, R. (1990). Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. En: Leigh, Rand y Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical "Ciclos estacionales y cambios a largo plazo"*. Pp. 219-241. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.
- Frankie G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Fuchs E. J., J. A. Lobo y M. Quesada. (2003). Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 149-157.
- Given, D. 1994. Principles and practice of plant conservation. Timber Press, Inc., Portland, Oregon. 292 pp.

- González R. M. (1998). Population and reproductive ecology of *Calliandra locoensis* García & Kolterman (Mimosaceae), an endemic species of southwestern Puerto Rico. M. S. thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez Campus. 144 pp.
- Harper J. (1977). Population biology of plants. Academic Press, London. 892 pp.
- Heideman P. D. (1989). Temporal and spatial variation in phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1077.
- Herrera C. M., P. Jordano, L. López y J. A. Amat. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monograph* 64: 315-340.
- Herrera C. M. (2002). Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia*: satge-dependence and spatial decoupling of influential parameters. *Oikos* 97: 260-270.
- Hirayama K., K. Ishida y N. Tomaru. (2005). Effects of pollen shortage and self-pollination on seed production of an endangered tree, *Magnolia stellata*. *Annals of Botany* 95: 1009-1015.
- Hubner, R., H. Fikse y K. Hurle. (2003). Morphological differences, molecular characterization, and herbicide sensitivity of catchweed bedstraw (*Galium aparine*) populations. *Weed Science* 51: 214-225.
- Humara J., A. Casares y J. Majada. (2002). Effect of seed size and growing media water availability on early seedling growth in *Eucalyptus globules*. *Forest Ecology and Management* 167:1-11.
- Inouye D. W., F. Saavedra, W. Lee-Yang. (2003). Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 90: 905-910.
- IUCN. (2001). Red list categories and criteria (version 3.1). http://www.redlist.org/info/categories_criteria.
- Jain S. K. (1976). The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 469-469.
- Janzen D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-527.

- Janzen D. H. (1971). Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *American Naturalist* 15: 97-112.
- Jensen R. J.; K. M. Ciofani y L. C. Miramontes. (2002). Lines, outlines, and landmarks: morphometric analysis of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharum* (Aceraceae) and their hybrid. *Taxon* 51: 475-492.
- Johnston M. O. (1991). Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468-1479.
- Kang H. y K. S. Bawa. (2003). Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 865-876.
- Kaye T. N., R. J. Meinke, J. K. Sue Vrilakas, K. L. Chambers, P. F. Zika y J. K. Nelson. (1997). Patterns of rarity in the Oregon flora: implications for conservation and management. En: T.N. Kaye, A. Liston, R.M. Love, D.L. Luoma, R.J. Meinke, y M.V. Wilson (eds.). *Conservation and Management of Native Plants and Fungi*. Pp 1-10. Native Plant Society of Oregon, Corvallis, Oregon.
- Kembel S . y J. Cahill. (2005). Plant phenotypic plasticity pelowground: a phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *The America Naturalist* 166: 216-230.
- Kobe R. K. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species trough differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- Lacey E. y Herr D. (2005). Phenotypic plasticity, parental effects, and parental care in plants? I. An examination of spike reflectance in *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). *American Journal of Botany* 92: 920-930.
- Levin D. (1988). Plasticity, canalization, and evolutionary stasis in plants. En: A. D. Davy, M. J. Hutchings, A. R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology*. Pp. 35-46. Blackwell Scientific Publications, London.
- Liogier A. H. (1995). Descriptive flora of Puerto Rico and adjacents Islands (Spermatophyta). Volumen IV. Melastomataceae a Lentibulariaceae. Editorial de la Universidad de Puerto Rico, Rio de Piedra, Puerto Rico. 517 pp.
- Lloyd D. G. (1992). Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Science* 153: 370-380.
- Machado I., L. Barros y E. V. Sampaio. (1997). Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-69.

- Marcelis L. F. M., E. Heuvelink, L. R. Baan Hofman-Eijer, J. D. Bakker y L. B. Xue. (2004). Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *Journal of Experimental Botany* 55: 2261-2268.
- Maschinski J., J. E. Baggs y C. F. Sacchi. (2004). Seedling recruitment and survival of an endangered limestone endemic in its natural habitat and experimental reintroduction sites. *American Journal of Botany* 91: 689-698.
- McLellan T. (1990). Development of differences in leaf shape in *Begonia dregei* (Begoniaceae). *American Journal of Botany* 77: 323-337.
- Moles A. T. y M. Westoby. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Morrey D. R., K. Balkwill, M. J. Balkwill y S. Williamson. (1992). A review of some stadies of the serpentine flora of southern Africa. En: Baker A. J., J. Proctor, R. D. Reeves (eds). *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*. Pp. 147-158. Intercept Limited, Andover, MA.
- Newstrom L. E., G. W. Frankie y H. G. Baker. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NOAA. (2005). Period of record monthly climate summary. <http://cirrus.dnr.state.sc.us/cgi-bin/sercc/cliMAIN.pl?pr5908>.
- Numata S., M. Yasuda, T. Okuda, N. Kachi, y N. S. Noor . (2003). Temporal and spatial patterns of mass flowerings on the Malay Peninsula. *American Journal of Botany* 90: 1025-1031.
- Patel A. (1997). Phonological patterns of *Ficus* in relation of other forest trees in southern India. *Journal of Tropical Ecology* 13: 681-695.
- Peterson R. y Rendig V. (2003). Effects of solution nitrogen and plant density on annual grass seed biochemistry and progeny phenotypic plasticity. *Journal of Plant Nutrition* 26: 1131-1148.
- Post E. y N. C. Stenseth. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80: 1322-1339.
- Primack R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA. 564 pp.

- Quesada M., E. J. Fuchs y J. A. Lobo. (2001). Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *American Journal of Botany* 88: 2113-2118.
- Raguapathy K. y A. J. Douglas. (1999). Fenología de la fructificación y la conservación del gran cálao pintado (*Buceros bicornis*) en el Ghats occidental del sur de la India. *Biotropica* 31: 167-177.
- Ramírez N. (2002). Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan central plain. *American Journal of Botany* 89: 836-842.
- Reich P. (1995). Phenology of a tropical forest: Patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Reich P. B. y Borchert R. (1982). Phenology and ecophysiology of the tropical tree: *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 1065-1074.
- Reveal J. (1981). The concepts of rarity and population threats in plant communities. En: L. E. Morse y M. S. Henifin (eds). *Rare plant conservation: Geographical data organization*. Pp 41-47. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Rey P. J. y J. M. Alcántara. (2000). Recruitment dynamics of the fleshy-fruit plant (*Olea europaea*) connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Ricklefs R. 1990. *Ecology*. 3rd ed. Freeman and Company, New York.
- Roberts B. A. (1992). The serpentinized areas of Newfoundland, Canada: A brief review of their soils and vegetation. En: Baker A. J., J. Proctor, R. D. Reeves (eds). *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*. Pp. 53-66. Intercept Limited, Andover, MA.
- Rohlf F. J. (1990). Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 299-316.
- Rojas G. M. (1994). Reproductive and population ecology of *Polygala cowellii* (Britton) Blake (Polygalaceae). M. S. thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez Campus. 155 pp.
- Ryser y P. y L. Eek. (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87: 402-411.

- Sakai S., K. Momose y T. Yumoto. (1999). Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86: 1414-1436.
- Santiago V., E. (1995). Reproductive and population ecology of *Goetzea elegans* Wydler (Solanaceae or Goetzeaceae). M. S. thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez Campus. 174 pp.
- SAS for Windows 9.1.3 Service Pack 3 XP Home Platform. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Sazima M., S. Buzato y I. Sazima. (1999). Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- Silvertown J. W. y Lovett J. (1993). Introduction to plant population biology. Blackwell Science Ltd., Oxford 210 pp.
- Simkin S. M., W. K. Michener y R. Wyatt. (2004). Mound microclimate, nutrients and seedling survival. *American Midland Naturalist* 152: 12-24.
- Spírito-Santo M., B. Madeira, F. Neves, M. Faria, M. Fagundes y G. Fernández. (2003). Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a tropical dioecious shrub. *Annals of Botany* 91: 13-19.
- Stebbins G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Stebbins G. L. (1980). Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82: 77-86.
- Steege H. y C. A. Persaud. (1991). The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Vegetatio* 95: 177-198.
- Stiling P. (1999). Ecology: Theories and applications. 3rd ed. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, NJ.
- Sullivan J. R. (1984). Pollination biology of *Physalis viscosa* var. *cinerascens* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 71: 815-820.
- Thiebaut M. (2000). A foliar morphometric approach to the study of Salicaceae. *The Botanical Review* 66: 423-439.
- U. S. Fish & Wildlife Service. (2001). The endangered species listing program. <http://www.fws.gov/endangered/listing/index.html>.

- Van Schaik C. P., J. W. Terborgh y 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.
- Verger J. P. (1992). Vegetation and soils in the valle d'Aosta (Italy). En: Baker A. J., J. Proctor, R. D. Reeves (eds). *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*. Pp. 175-196. Intercept Limited, Andover, MA.
- Walters M. B. y P. B. Reich. (2000). Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81: 1887-1901.
- Weinig C. (2000). Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution* 54: 441-451.
- Weltzin J. F. y G. R. McPherson. (1999). Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.
- Whittaker R. H. (1954). The ecology of serpentine soils. I. Introduction. *Ecology* 35: 258-259.
- Yap S. K. y H. T. Chan. (1990). Phenological behavior of some *Shorea* species in peninsular Malaysia. En: Bawa K. S. y M. Hadley (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Pp. 21-35. Unesco and the Parthenon Publishing Group, Paris.
- Young A. G. y A. H. Brown. (1996). Comparative population genetic structure of the rare woodland shrub *Daviesia suaveolens* and its common congener *D. mimosoides*. *Conservation Biology* 10: 1220-1228.
- Young J. P. y R. F. Horton. (1985). Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid. *Annals of Botany* 55: 899-902.
- Young J. P., T. A. Dickinson y N. G. Dengler. (1995). A morphometric analysis of heterophyllous leaf development in *Ranunculus flabellaris*. *International Journal of Plant Science* 156: 590-602.
- Young L. W., R. W. Wilen y P. C. Bonham-Smith. (2004). High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *Journal of Experimental Botany* 55: 485-495.

TABLAS

Tabla 1. Características abióticas ambientales de *B. densifolia*. Asp = aspecto, Pen = pendiente, Hum = humedad, M = máximo, m = mínimo, Pro = promedio, y P = profundidad.

<i>población</i>	<i>Característica</i>											
	Asp (Grados)		Pen (Grados)		pH		Hum		P.Suelo (cm)		P.hojarasca (cm)	
	m	M	M	Pro	m	M	m	M	M	Pro	m	Pro
Descanso	72	80			6.7	3.5			33		7	
			68				4.3		12.8			2.8
Aislado 1	45	50			6.5	3.3			0		0	
Guamá	58	85			6.2	3.5			7		0	
Aislado 2	240	70	70		6.7	10			40		13	
					4	4	5.8		3	15.8	1	6.4
Km 10.9	245	70			5.2	8			42		5	
Km 10.9	85	60			6.7	7			22		12	
			47.7				4.9		11.5			6
	52	45			5.8	3.5			4		3	

Tabla 2. Especies de plantas leñosas asociadas a *B. densifolia* en la población del Alto del Descanso.

<i>Familia</i>	<i>Especie</i>
Bignoniaceae	<i>Tabebuia haemantha</i> (Bert.) DC.
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.
Fabaceae	<i>Poitea punicea</i> (Urb.) Lavin
Myrtaceae	<i>Eugenia confusa</i> DC.
Polygalaceae	<i>Pimenta racemosa</i> (Mill.) J. W. Moore var. <i>grisea</i> (Kiaersk.) Fosb.
	<i>Polygala penaea</i> L.
Rubiaceae	<i>Guettarda pungens</i> Urb.
	<i>Guettarda scabra</i> (L.) Vent.
	<i>Neolaugeria resinosa</i> (Vahl.) Nicolson
Sapotaceae	<i>Randia aculeata</i> L.
	<i>Rondeletia inermis</i> (Spreng.) Krug & Urb.
	<i>Sideroxylon cubense</i> (Griseb.) Penn.

Tabla 3. Especies de plantas leñosas asociadas a *B. densifolia* en la población del camino Guamá.

<i>Familia</i>	<i>Especie</i>
Bignoniaceae	<i>Tabebuia haemantha</i> (Bert.) DC.
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.
Combretaceae	<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aubl.) R.A.Howard
Fabaceae	<i>Poitea punicea</i> (Urb.) Lavin
Flacourtiaceae	<i>Homalium racemosum</i> Jacq.
Gesneriaceae	<i>Gesneria pauciflora</i> Urb.
Lauraceae	<i>Ocotea leucoxylon</i> (Sw.) Laness.
Melastomataceae	<i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L. O. Williams
Myrtaceae	<i>Eugenia confusa</i> DC.
	<i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg
Oleaceae	<i>Chionanthus domingensis</i> Lam.
Polygonaceae	<i>Coccoloba sintenisii</i> Urb. ex Lindau
Rubiaceae	<i>Guettarda ovalifolia</i> Urb.
	<i>Guettarda pungens</i> Urb.
	<i>Guettarda scabra</i> (L.) Vent.
	<i>Neolaugeria resinosa</i> (Vahl) Nicolson
	<i>Randia aculeata</i> L.
Sapotaceae	<i>Sideroxylon cubense</i> (Griseb.) Penn.
Ulmaceae	<i>Trema lamarckianum</i> (Roem. & Schult.)

Tabla 4. Especies de plantas leñosas asociadas a *B. densifolia* en la población del Km 10.9 sobre la carretera 120.

<i>Familia</i>	<i>Especie</i>
Asteraceae	<i>Eupatorium polyodon</i> Urb.
Bignoniaceae	<i>Tabebuia haemantha</i> (Bert.) DC.
Clusiaceae	<i>Calophyllum calaba</i> L. <i>Clusia rosea</i> Jacq.
Fabaceae	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit <i>Poitea punicea</i> (Urb.) Lavin
Myrtaceae	<i>Eugenia confusa</i> DC.
Rubiaceae	<i>Pimenta racemosa</i> (Mill.) J.W.Moore var. <i>grisea</i> (Kiaersk.) Fosb. <i>Guettarda ovalifolia</i> Urb. <i>Guettarda pungens</i> Urb. <i>Guettarda scabra</i> (L.) Vent. <i>Neolaugeria resinosa</i> (Vahl) Nicolson <i>Rondeletia inermis</i> (Spreng.) Krug & Urb.
Rutaceae	<i>Amyris elemifera</i> L.
Sapindaceae	<i>Allophylus crassinervis</i> Radlk.
Sapotaceae	<i>Sideroxylon cubense</i> (Griseb.) Penn.
Solanaceae	<i>Cestrum laurifolium</i> L.

Tabla 5. Distribución de individuos de *B. densifolia* entre plántulas, juveniles, adultos.

	<i>Número de individuos</i>	<i>Porcentaje</i>
Plántulas	360	71.43
Juveniles	35	6.94
Adultos	109	21.63
Total	504	100

Tabla 6. Distribución de plántulas, juveniles y adultos entre las diferentes poblaciones de *B. densifolia*.

<i>Población</i>	<i>Alto del descanso</i>	<i>Aislada Maricao Afuera</i>	<i>Camino Guamá</i>	<i>Aislada camino Guamá</i>	<i>Km 10.9</i>
Plántulas	186	0	31	106	37
Juveniles	0	0	18	6	11
Adultos	10	1	70	1	27
Total	196	1	119	113	75

Tabla 7. Distribución de clases de alturas para plántulas por localidad.

<i>Población</i>	<i>Clase</i>	<i>Número de Individuos</i>	<i>Valor Porcentual (%)</i>
Alto del Descanso	1.8-10.04	161	86.56
	10.05-18.29	24	12.9
	18.3-26.54	0	0
	26.55-34.79	0	0
	34.8-43	1	0.54
Camino Guamá	4.9-13.92	22	70.97
	13.93-22.95	1	3.23
	22.96-31.98	2	6.45
	31.99-41.01	5	16.13
	41.02-50	1	3.23
Aislado 2	3.5-11.6	54	50.94
	11.7-19.8	27	25.47
	19.9-28	10	9.43
	28.1-36.2	13	12.26
	36.3-44	2	1.89
Km 10.9	4.5-13.6	23	62.16
	13.7-22.8	3	8.11
	22.9-32	4	10.81
	32.1-41.2	4	10.81
	41.3-50	3	8.11

Tabla 8. Distribución de clases de alturas para juveniles por localidad.

<i>Población</i>	<i>Clase</i>	<i>Número de Individuos</i>	<i>Valor Porcentual (%)</i>
Camino Guamá	60-95	9	50
	96-131	3	16.67
	132-165	6	33.33
Aislado 2	55-75	4	66.67
	76-96	0	0
	97-115	2	33.33
Km 10.9	55-70	5	45.45
	71-86	1	9.09
	87-100	5	45.45

Tabla 9. Distribución de clases diamétricas para adultos por localidad.

<i>Población</i>	<i>Clase</i>	<i>Número de Individuos</i>	<i>Valor Porcentual (%)</i>
Alto del Descanso	1-7.59	7	70
	7.6-14.19	2	20
	14.2-20.78	1	10
Camino Guamá	1-7.38	66	94.29
	7.39-13.77	3	4.29
	13.78-20.16	2	2.86
Km 10.9	1-3.34	20	74.07
	3.35-5.69	4	14.81
	5.7-8.03	3	11.11

Tabla 10. Comparación del DAP entre individuos adultos que produjeron estructuras reproductivas y los que o las produjeron.

<i>Fuente</i>	<i>GL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Cuadrado medio</i>	<i>F</i>	<i>P > F</i>
Diámetro	1	53730.6511	53730.6511	106.74	<.0001
Error	107	53860.8489	503.3724		
Total	108	107591.5000			

Tabla 11. Estadísticos descriptivos para el largo de las hojas (cm) colectadas de *B. densifolia* para el experimento de morfometría.

Población	Individuo	Estadístico			
		Min	Max	media	DE
Aislado 1	601	0.60	10.50	7.93	1.71
	603	0.35	7.00	5.16	1.20
C. Guamá	605	0.60	11.30	8.60	2.01
	608	0.35	8.40	5.92	1.32
	611	0.40	9.50	7.30	1.59
	639	0.40	11.00	7.35	1.69
	641	0.46	10.10	7.14	1.48
	643	0.50	10.80	8.32	0.95
	648	0.40	10.31	7.22	1.80
	664	0.49	8.40	6.73	1.07
	694	0.55	10.95	7.81	1.52
	702	0.45	10.90	9.02	1.14
Aislado 2 Km 10.9	711	0.30	11.10	7.77	2.00
	710	0.50	13.80	9.08	3.01
	612	0.50	10.40	8.37	1.36
	614	0.50	11.00	9.27	1.91
	625	0.30	10.00	8.51	1.06
	626	0.39	10.70	8.41	1.34
	634	0.40	11.50	8.70	1.16
	636	0.30	9.70	7.38	1.39
638	0.35	10.90	9.29	1.19	

Tabla 12. Estadísticos descriptivos para el ancho de las hojas (cm) colectadas de *B. densifolia* para el experimento de morfometría.

<i>Población</i>	<i>Individuo</i>	<i>Estadístico</i>			
		Min	Max	Media	DE
Aislado 1	601	0.60	1.05	0.79	0.13
	603	0.35	0.75	0.57	0.12
Descanso	605	0.60	7.00	1.17	1.62
	608	0.35	0.68	0.53	0.11
	611	0.40	0.75	0.62	0.10
	639	0.40	0.95	0.62	0.14
	641	0.46	0.85	0.70	0.11
	643	0.50	0.80	0.59	0.07
	648	0.40	0.77	0.60	0.13
	664	0.49	0.70	0.62	0.07
	694	0.55	0.90	0.71	0.10
	702	0.45	0.77	0.63	0.11
C. Guamá	711	0.30	0.65	0.45	0.12
	710	0.50	1.00	0.69	0.15
	612	0.50	0.85	0.63	0.09
	614	0.50	0.85	0.63	0.11
	625	0.30	0.60	0.48	0.09
	626	0.39	0.60	0.47	0.06
	634	0.40	0.75	0.60	0.09
	636	0.30	0.65	0.49	0.08
	638	0.35	0.52	0.43	0.04
	Aislado 2				
Km 10.9					

Tabla 13. Estadísticos descriptivos para la relación largo/ancho de las hojas colectadas de *B. densifolia* para el experimento de morfometría.

<i>Población</i>	<i>Indiviuo</i>	<i>Estadístico</i>			
		Min	Max	Media	DE
Aislado 1	601	6.80	15.00	9.44	2.43
	603	5.93	12.25	9.50	2.08
C. Guamá	605	5.64	15.00	11.77	2.58
	608	9.55	15.27	11.08	1.61
	611	9.55	15.27	11.08	1.61
	639	9.86	18.73	13.23	2.94
	641	9.60	20.60	15.57	2.99
	643	14.00	23.75	18.00	2.63
	648	13.75	20.89	17.83	1.86
	664	11.20	18.00	14.67	2.10
	694	12.15	20.44	13.88	2.66
	702	17.88	26.50	21.78	2.19
Aislado 2 Km 10.9	711	7.26	19.64	12.18	4.12
	710	7.88	15.17	10.00	1.72
	612	10.64	18.00	14.00	1.60
	614	6.68	18.75	12.67	3.46
	625	7.44	17.14	10.90	2.38
	626	7.29	16.85	9.76	3.10
	634	11.30	19.04	13.73	2.30
	636	7.45	18.00	12.50	2.98
638	8.13	24.33	18.50	4.75	

Tabla 14. Prueba de LSMeans con ajuste de Tukey para determinar entre qué poblaciones existían diferencias significativas.

<i>Localidad</i>		<i>GL</i>	<i>P > t (ajuste Tukey)</i>
Alto del Descanso	Aislado 1	16	0.7736
Alto del Descanso	Aislado 2	16	0.4689
Alto del Descanso	Camino Guamá	16	0.1875
Alto del Descanso	Km 10.9	16	0.0020
Aislado 1	Aislado 2	16	0.4254
Aislado 1	Camino Guamá	16	0.2861
Aislado 1	Km 10.9	16	0.0254
Aislado 2	Camino Guamá	16	0.9898
Aislado 2	Km 10.9	16	0.1855
Camino Guamá	Km 10.9	16	0.0120

Tabla 15. Prueba de ANOVA para contrastes con modelo mixto usando el método de estimación REML (máxima verosimilitud restringida). Den GL= Denominador de los grados de libertad.

<i>Población</i>	<i>GL</i>	<i>Den GL</i>	<i>Valor de F</i>	<i>P > F</i>
Alto del Descanso	3	16	2.72	0.079
Camino Guamá	7	16	11.46	<0.0001
Km 10.9	6	16	15.20	<0.0001

Tabla 16. Forma de las hojas de acuerdo a la población.

<i>Población</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>Media</i>	<i>SD</i>
Alto del Descanso + Aislado 1	5.643	15.273	10.704	2.2390
Camino Guamá + Aislado 2	6.681	24.333	13.006	3.7139
Km 10.9	9.6	26.5	16.585	3.5958

Tabla 17. Correlación de Spearman entre la abundancia de las diferentes estructuras y los promedios de precipitación y temperatura, y precipitación acumulada. El valor de arriba es el de la correlación y el de abajo el de la probabilidad.

<i>Estructura</i>	<i>Coefficiente de correlación</i>		
	<i>Precipitación promedio</i>	<i>Precipitación acumulada</i>	<i>Temperatura promedio</i>
Yemas florales	0.55	0.56	0.36
	<0.0001	<0.0001	0.011
Flores	0.52	0.54	0.37
	<0.0001	<0.0001	0.013
Frutos inmaduros	0.39	0.38	0.34
	0.0049	0.0053	0.02
Frutos maduros	0.13	0.12	-0.009
	0.3536	0.41	0.9

Tabla 18. Estadística descriptiva del largo (cm) los frutos maduros de *B. densifolia*.

<i>Estadístico</i>	<i>Valor</i>
Media	2.164286
Error estándar	0.084909
Mediana	2.15
Moda	1.75
Desviación estándar	0.317701
Varianza	0.100934
Máximo	2.6
Mínimo	1.75

FIGURAS



Figura 1. Mapa de localización de las poblaciones de *B. densifolia* (puntos rojos) de los individuos aislados (puntos amarillos) y de los transectos (puntos azules) dentro del Bosque Estatal de Maricao.

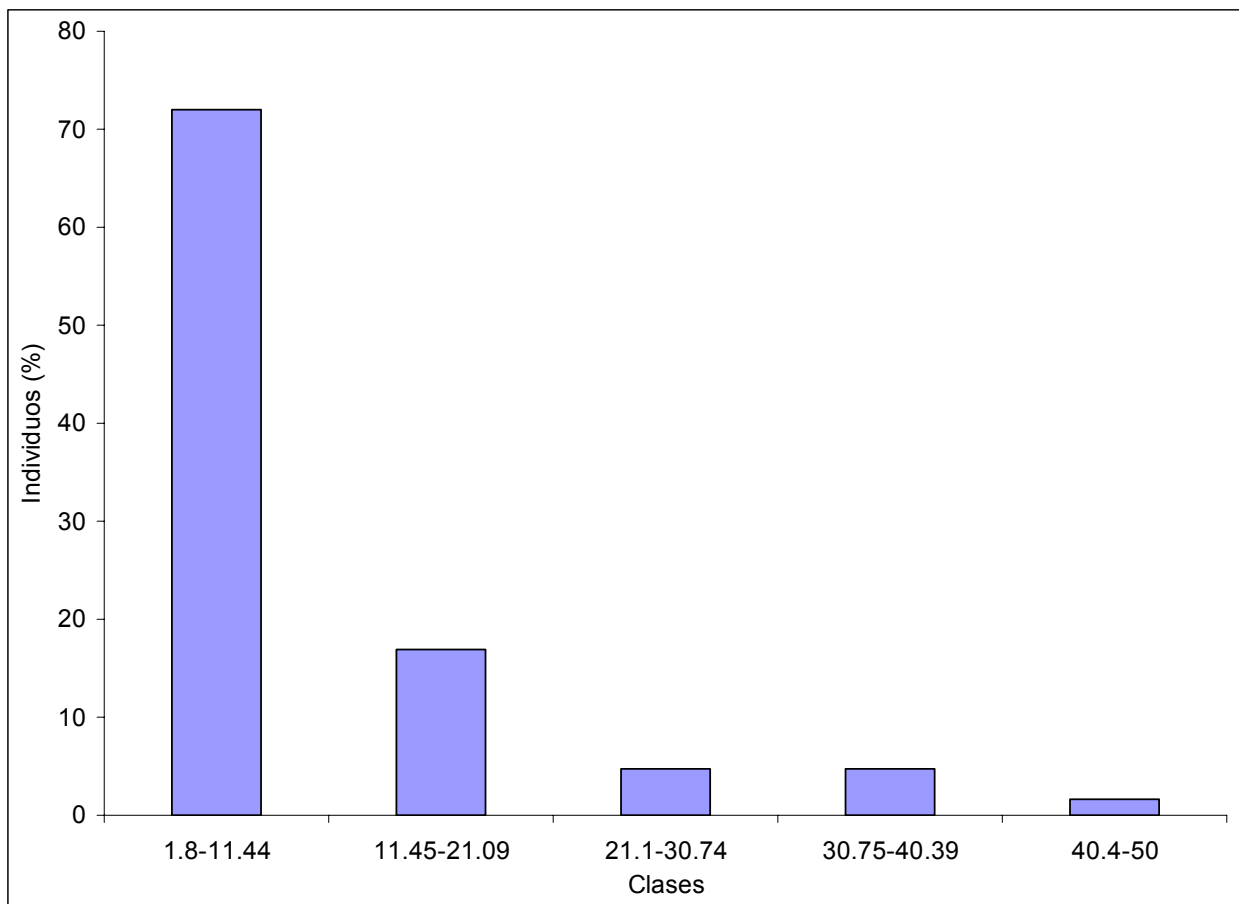


Figura 2. Distribución de clases de altura en 360 plántulas.

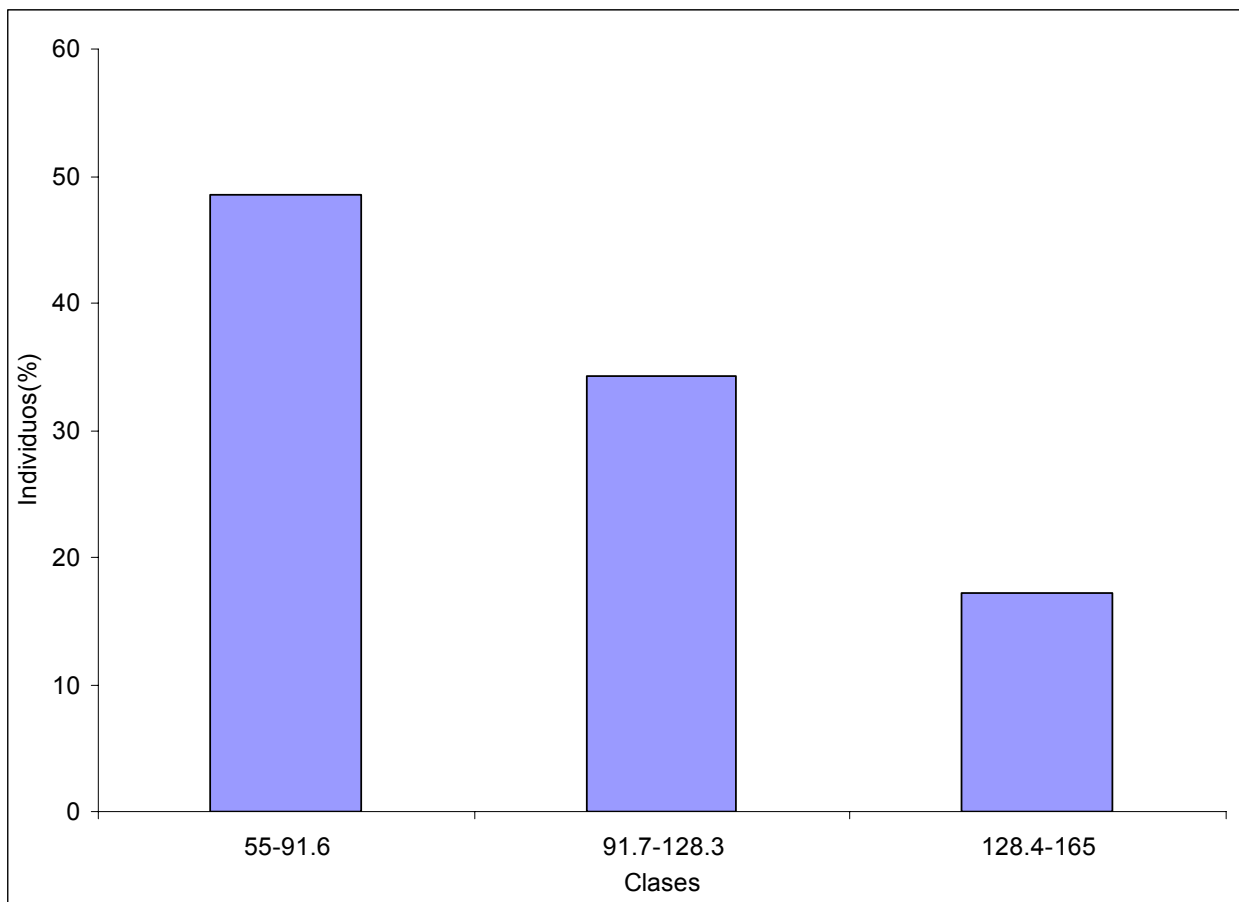


Figura 3. Distribución de clases de altura en 35 juveniles.

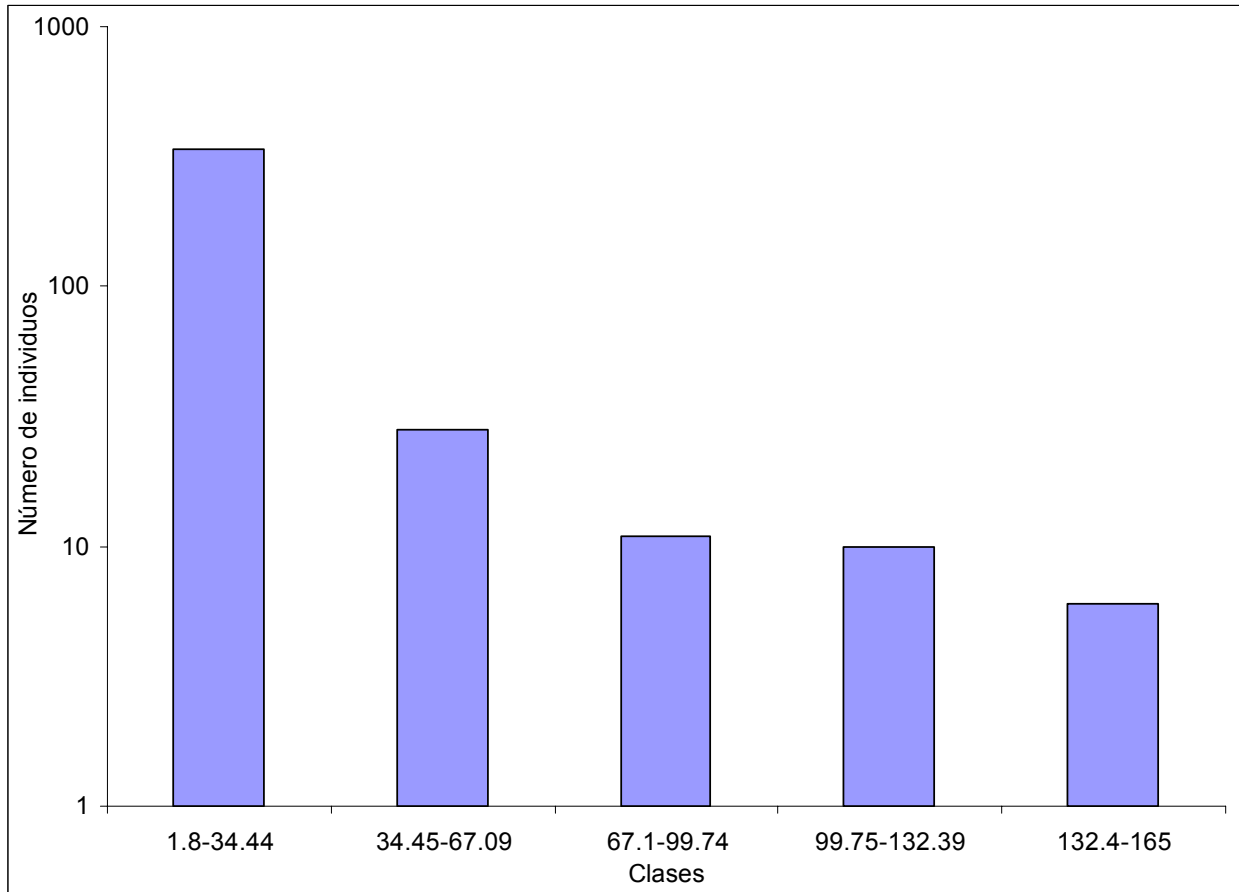


Figura 4. Distribución de clases de altura de los individuos inmaduros (plántulas y juveniles).

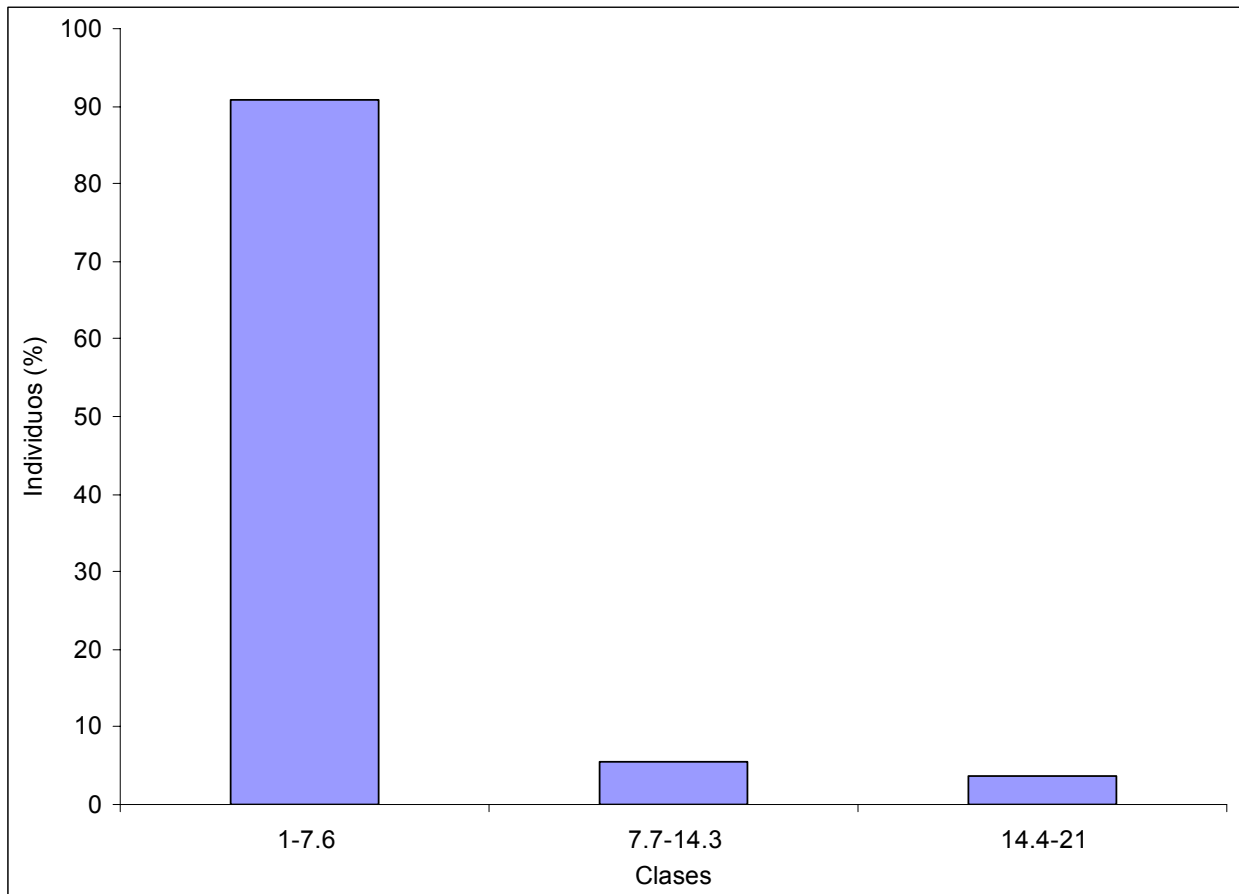


Figura 5. Distribución diamétrica de clases en 109 plantas adultas.

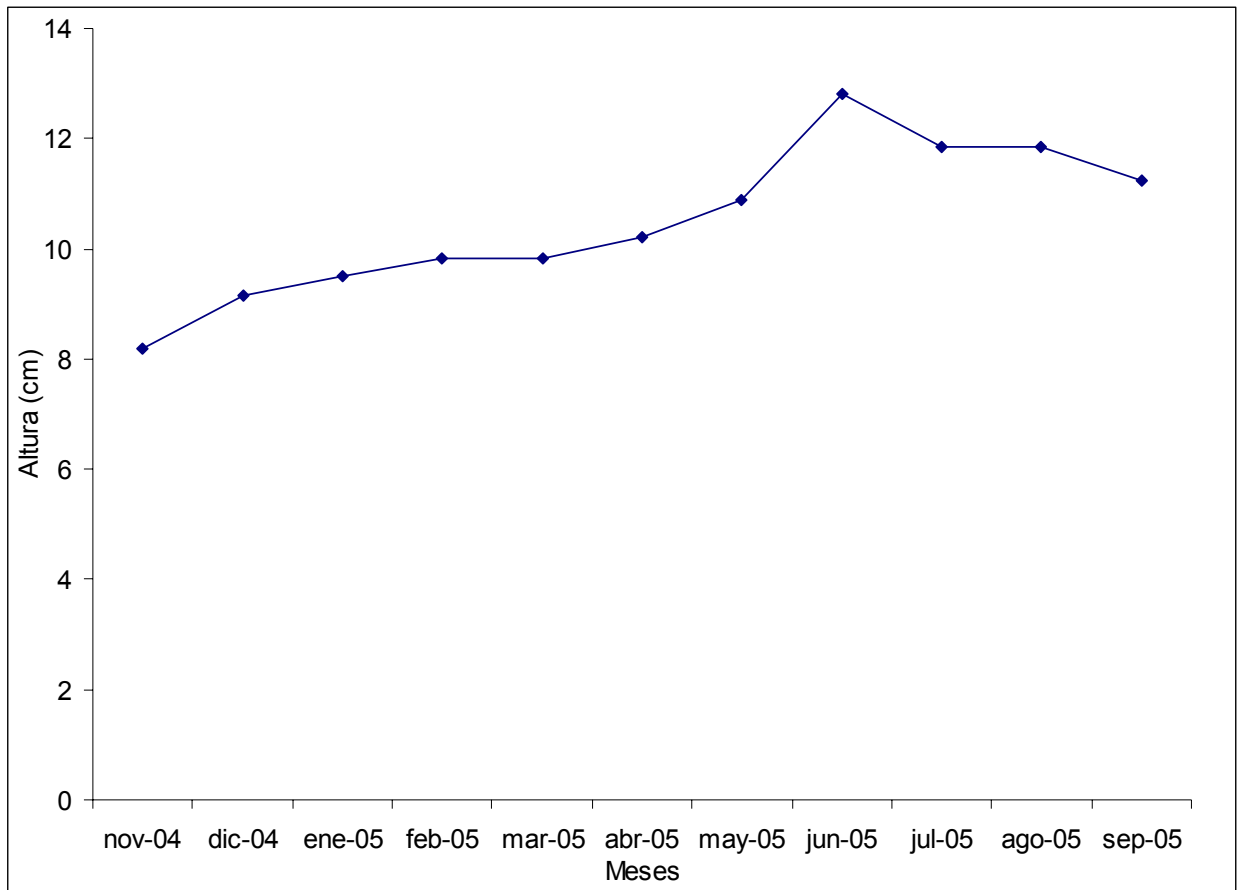


Figura 6. Altura de plántulas de *B. densifolia* del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.

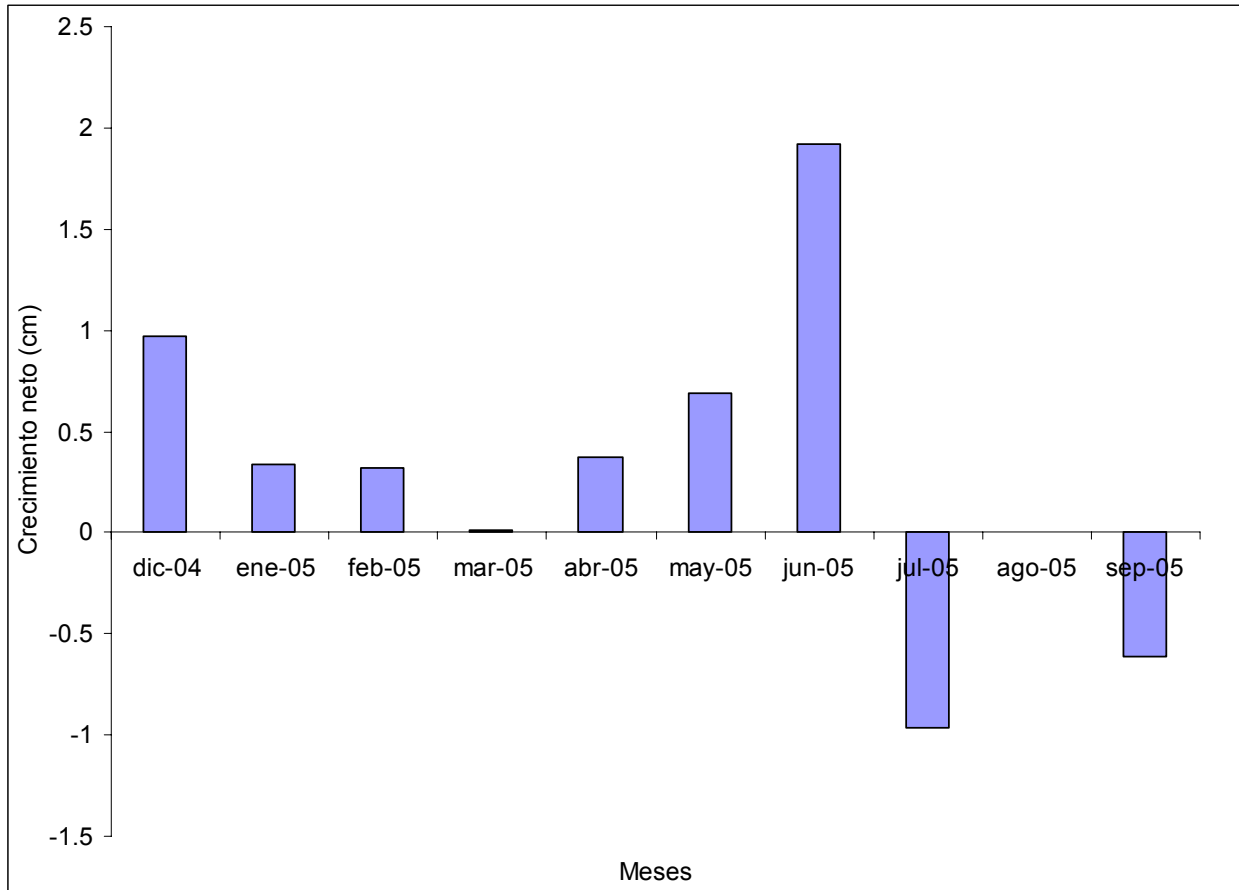


Figura 7. Crecimiento promedio neto de todas las plántulas de *B. densifolia* del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.

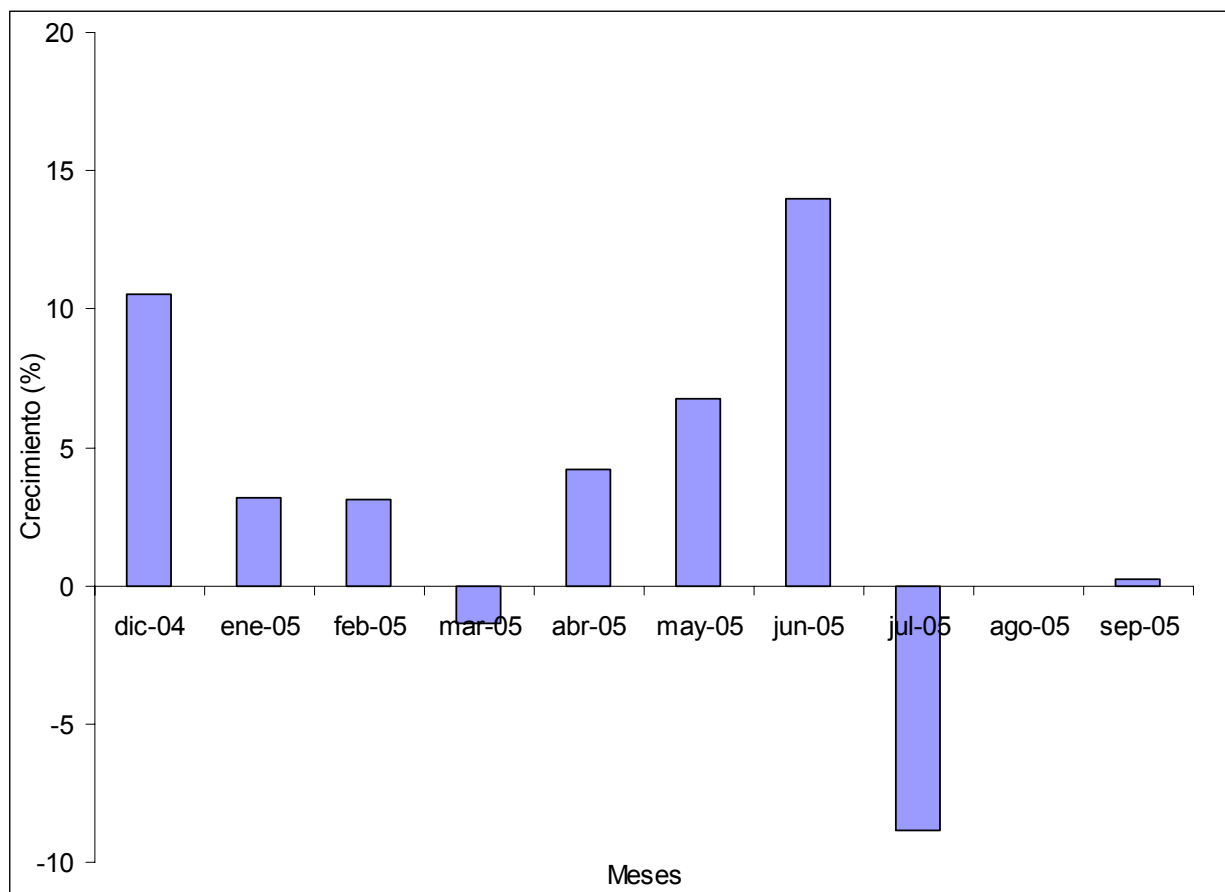


Figura 8. Tasa de crecimiento promedio de todas las plántulas de *B. densifolia* del montaje 1 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.

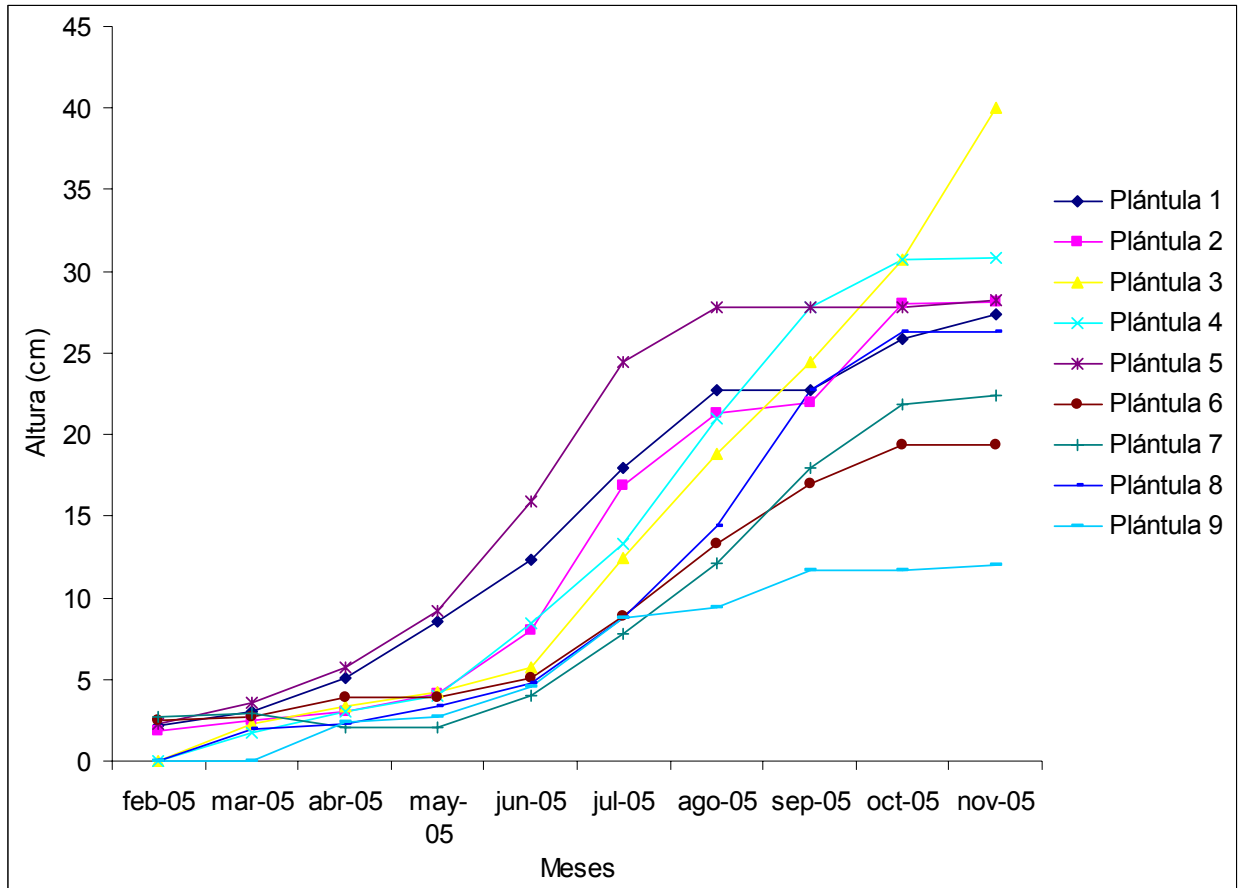


Figura 9. Altura de plántulas de *B. densifolia* del montaje 2 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.

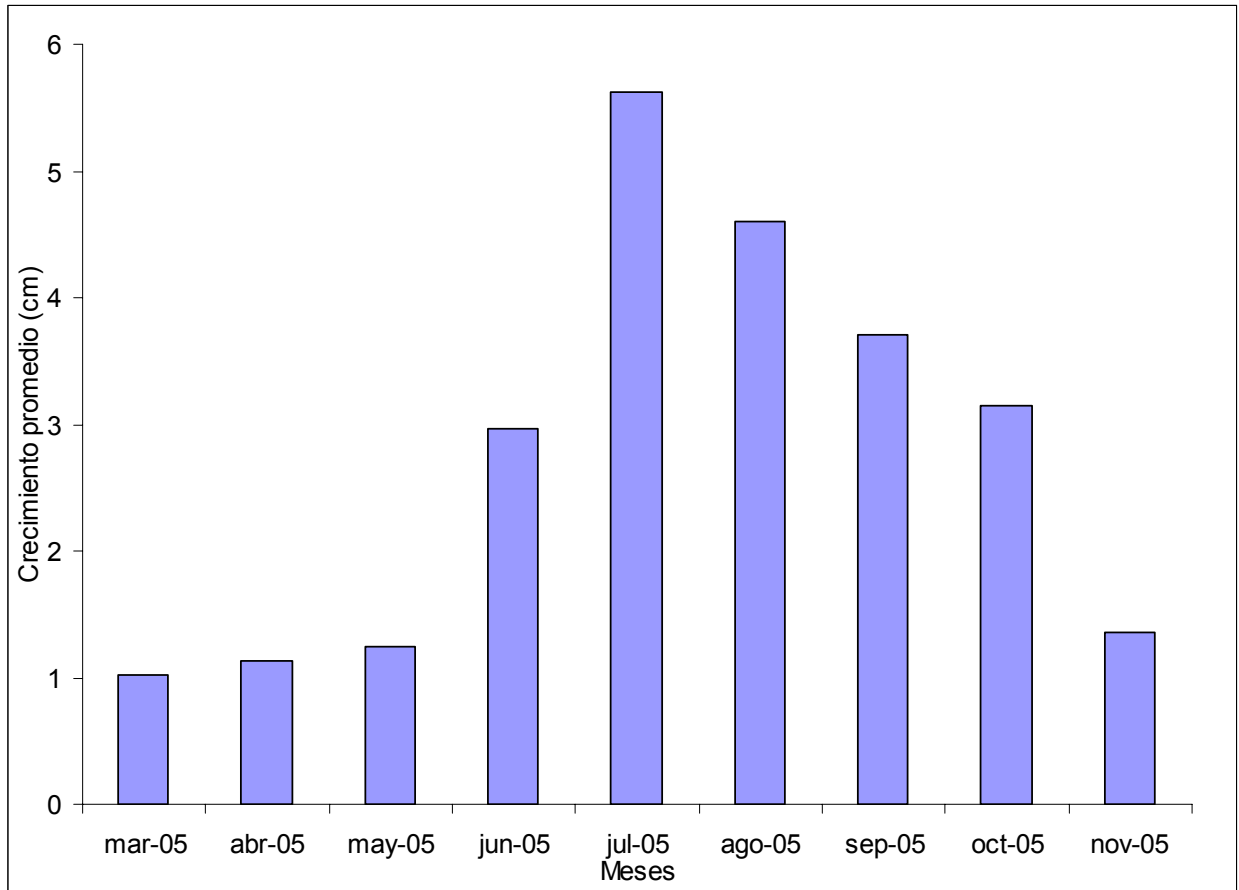


Figura 10. Crecimiento promedio de las plántulas de *B. densifolia* del montaje 2 en el invernadero del Bosque Estatal de Maricao.

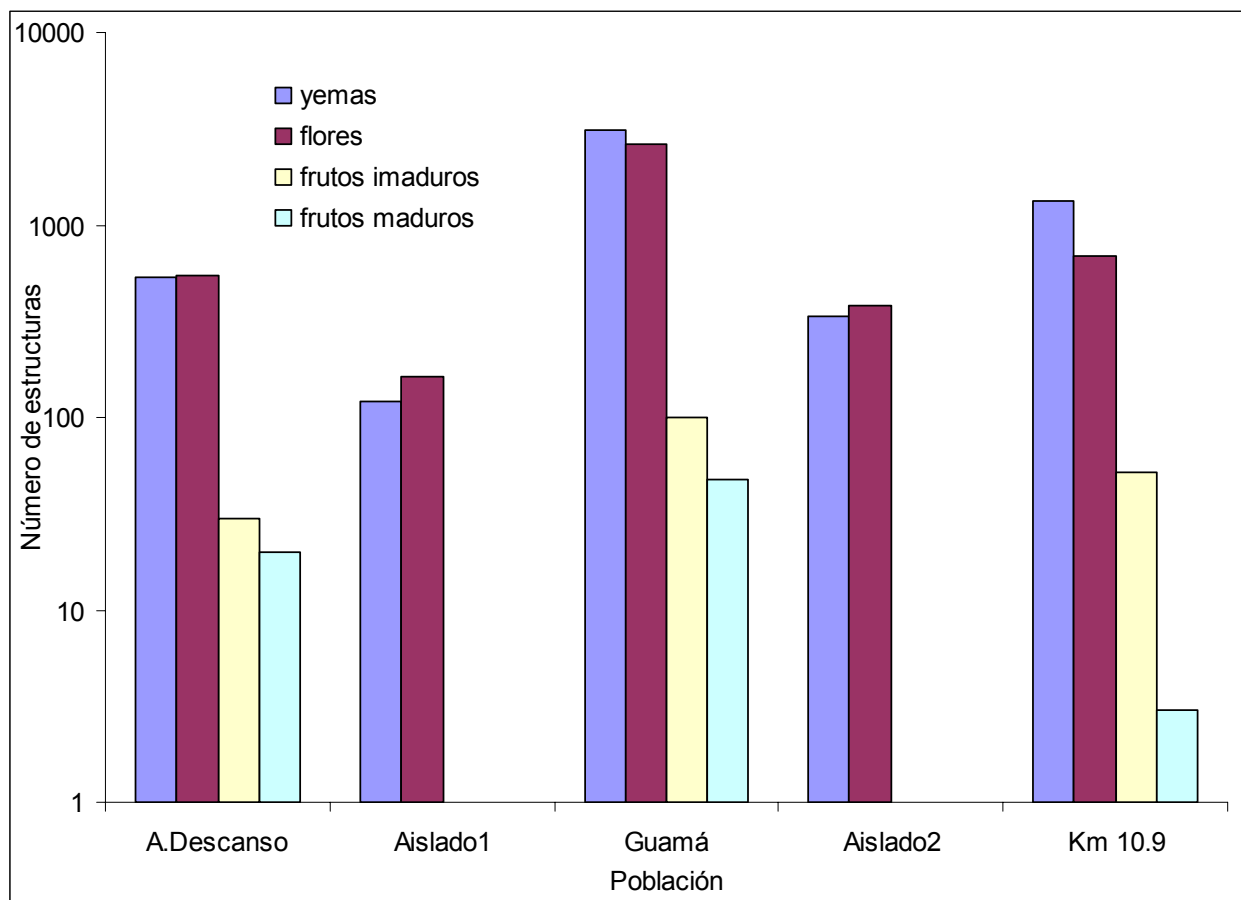


Figura 11. Comparación de la producción total de estructuras reproductivas entre las diferentes poblaciones de *B. densifolia*.

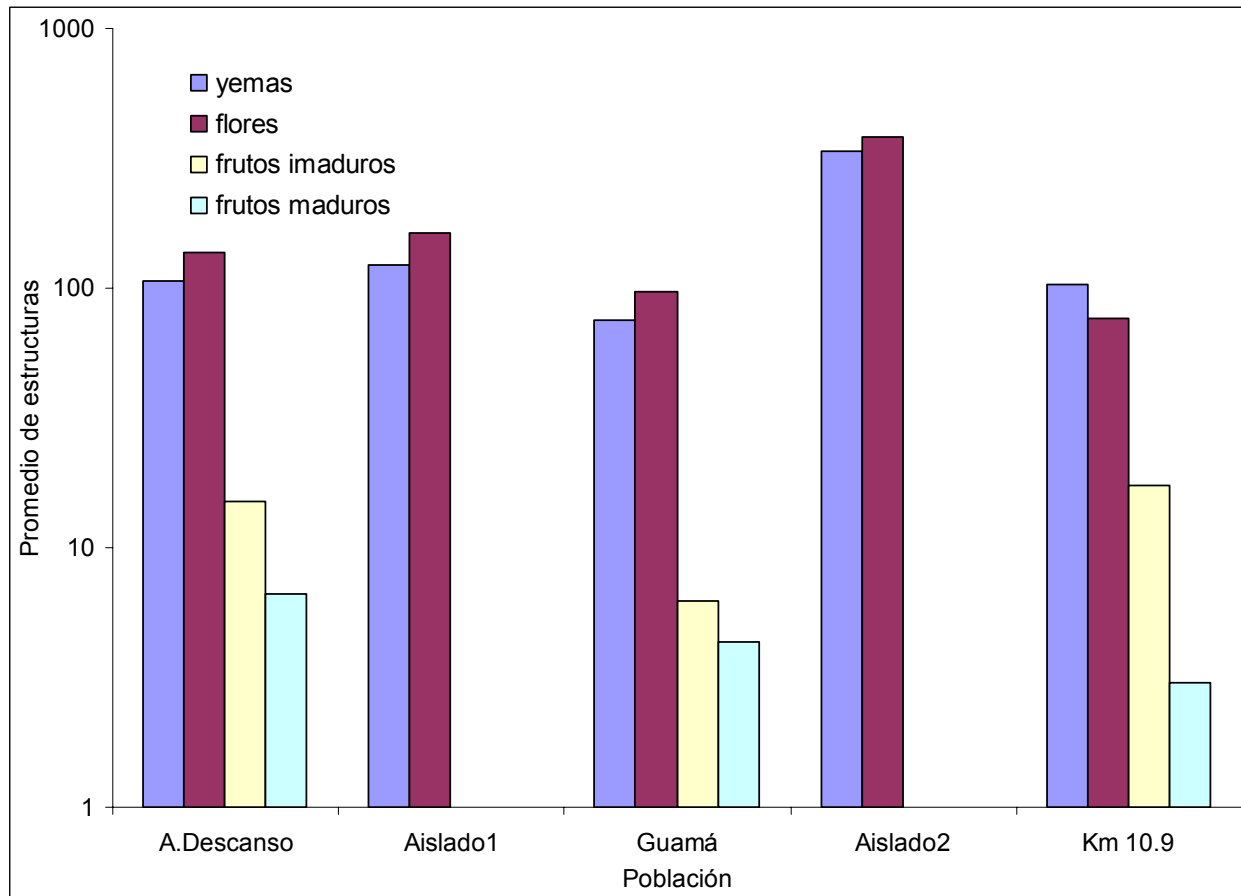


Figura 12. Comparación de la producción promediada de estructuras reproductivas entre las diferentes poblaciones de *B. densifolia*.

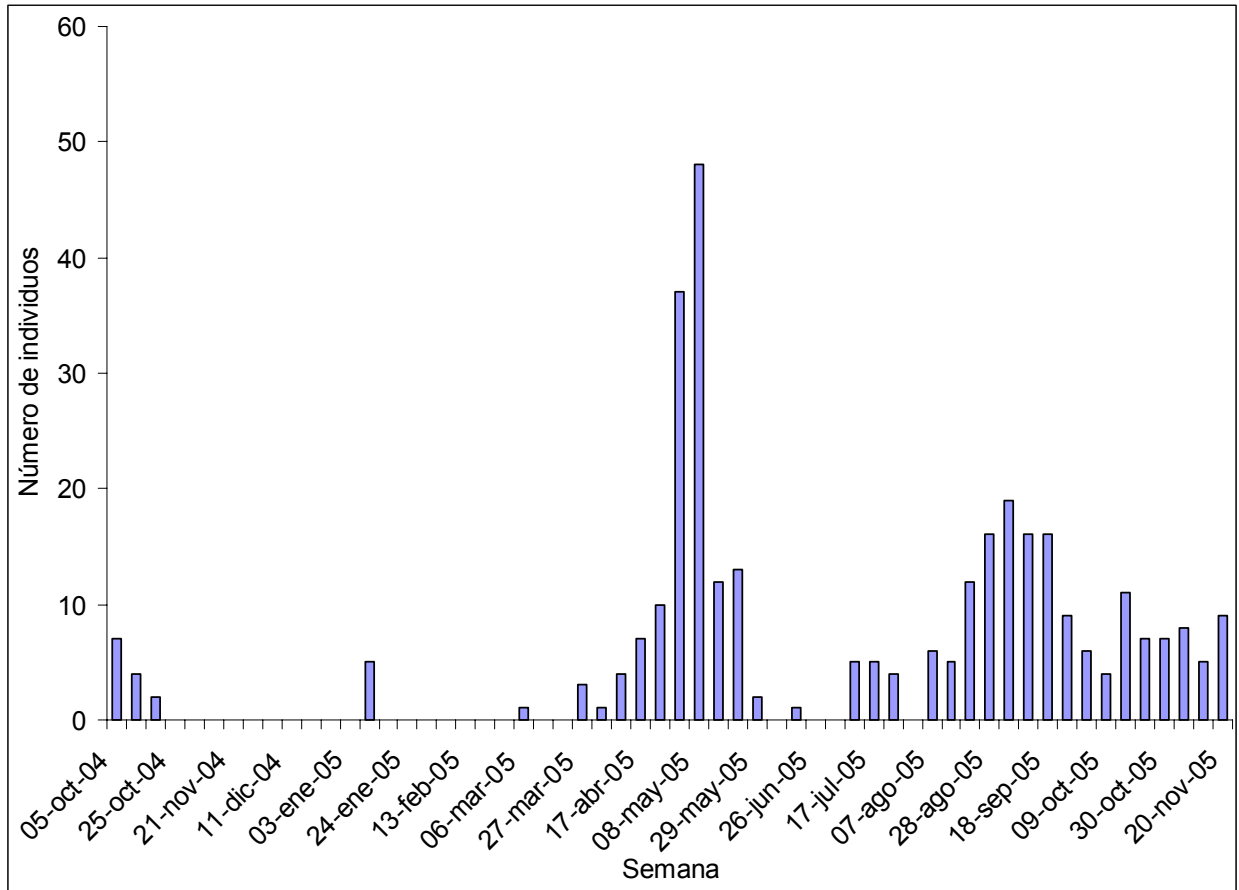


Figura 13. Número de individuos de *B. densifolia* que produjeron yemas florales en el Bosque Estatal de Maricao.

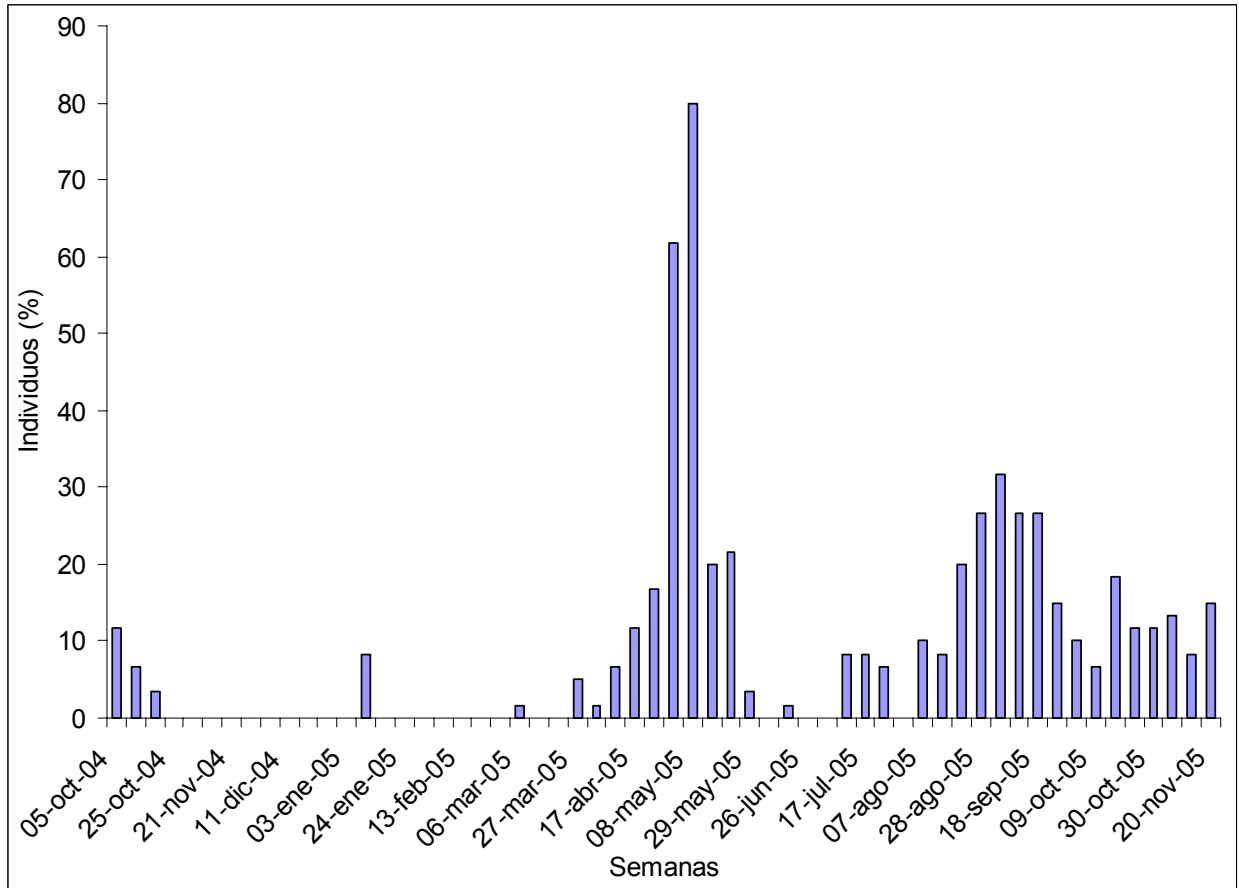


Figura 14. Porcentaje de individuos de *B. densifolia* que produjeron yemas florales en el Bosque Estatal de Maricao.

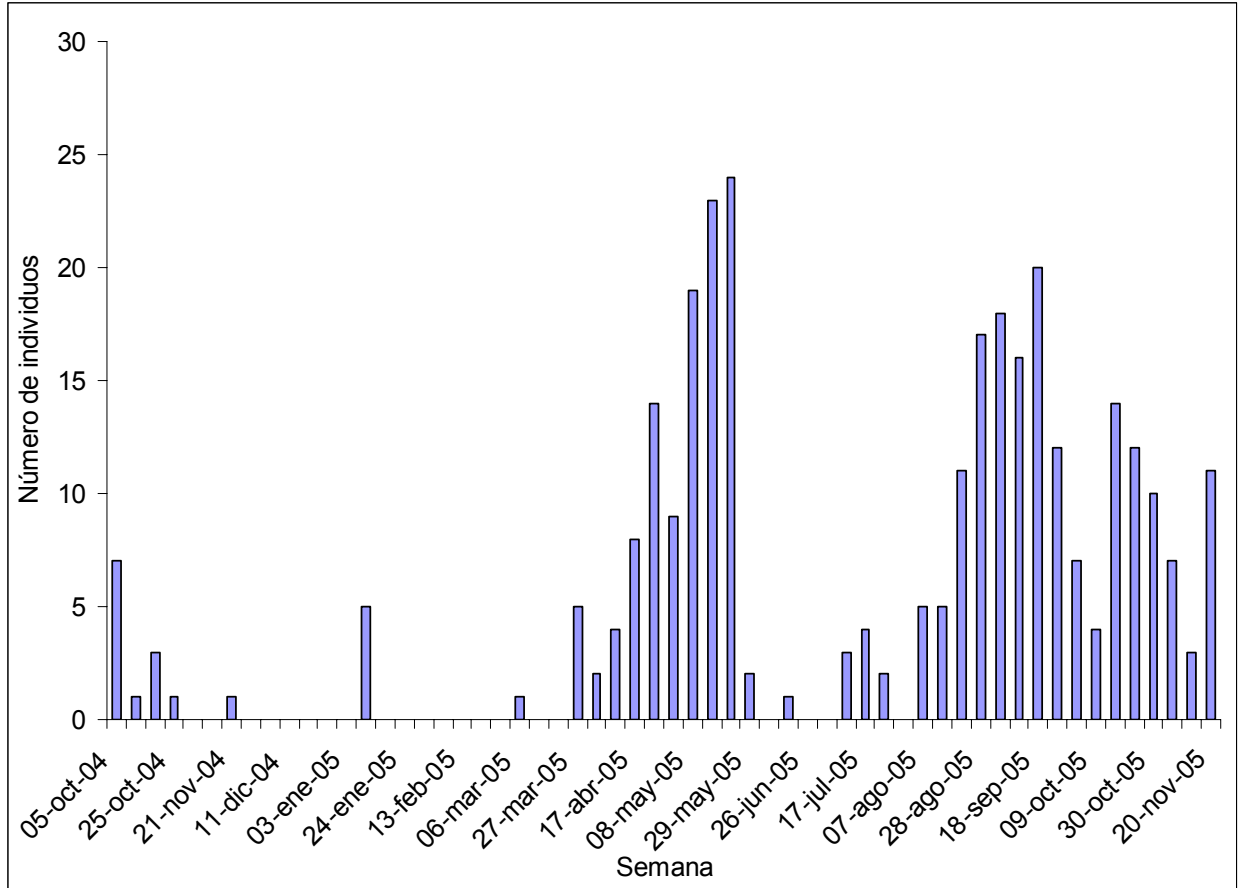


Figura 15. Número de individuos de *B. densifolia* que produjeron flores en el Bosque Estatal de Maricao.

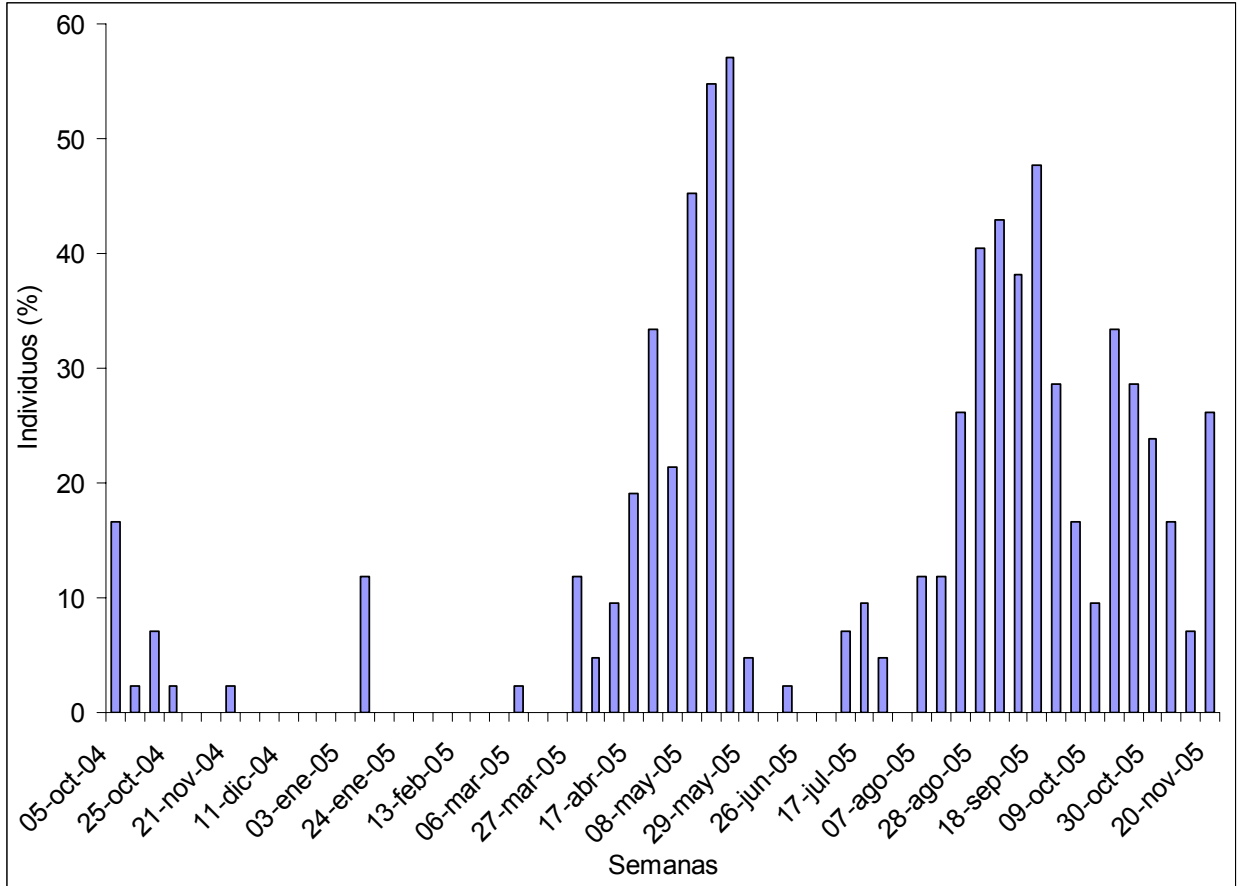


Figura 16. Porcentaje de individuos de *B. densifolia* que produjeron flores en el Bosque Estatal de Maricao.

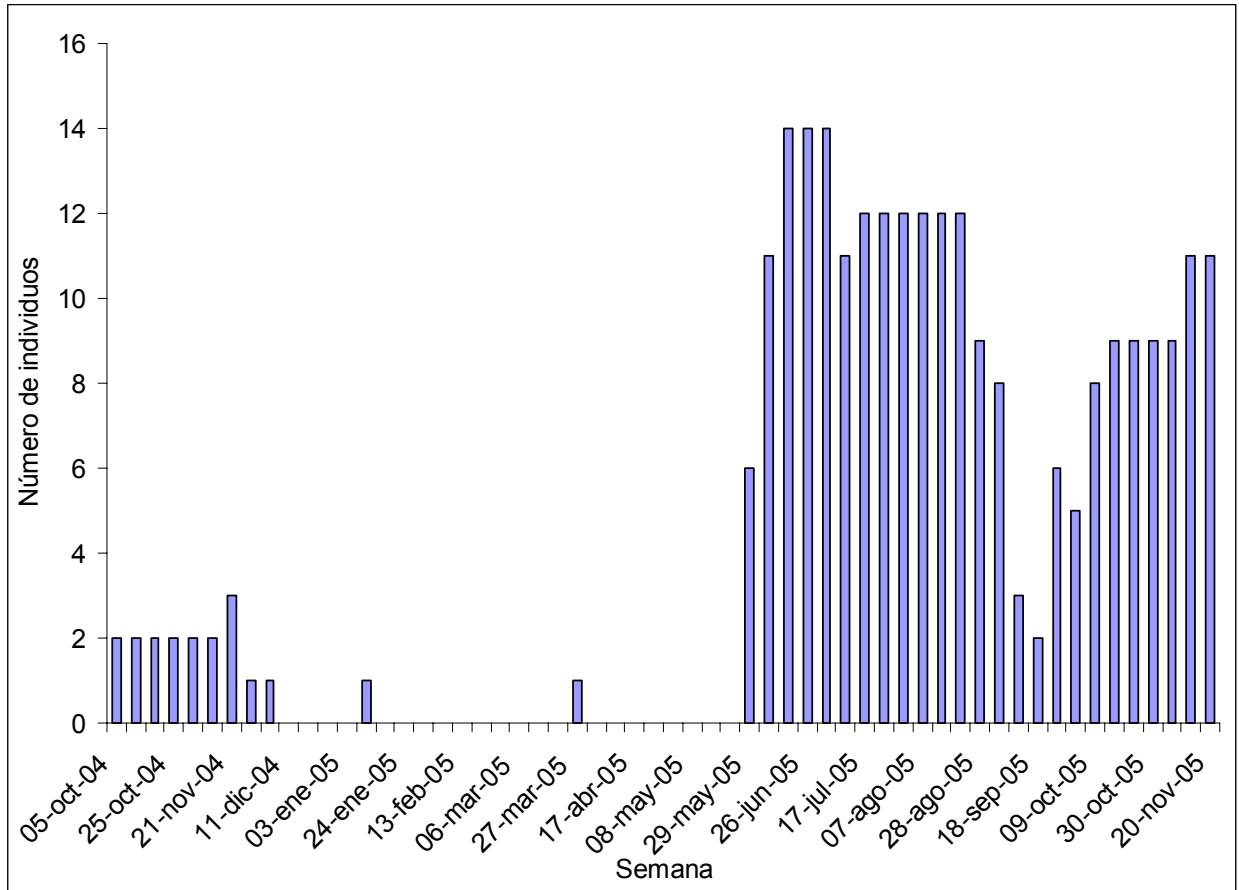


Figura 17. Número de individuos de *B. densifolia* que produjeron frutos inmaduros en el Bosque Estatal de Maricao.

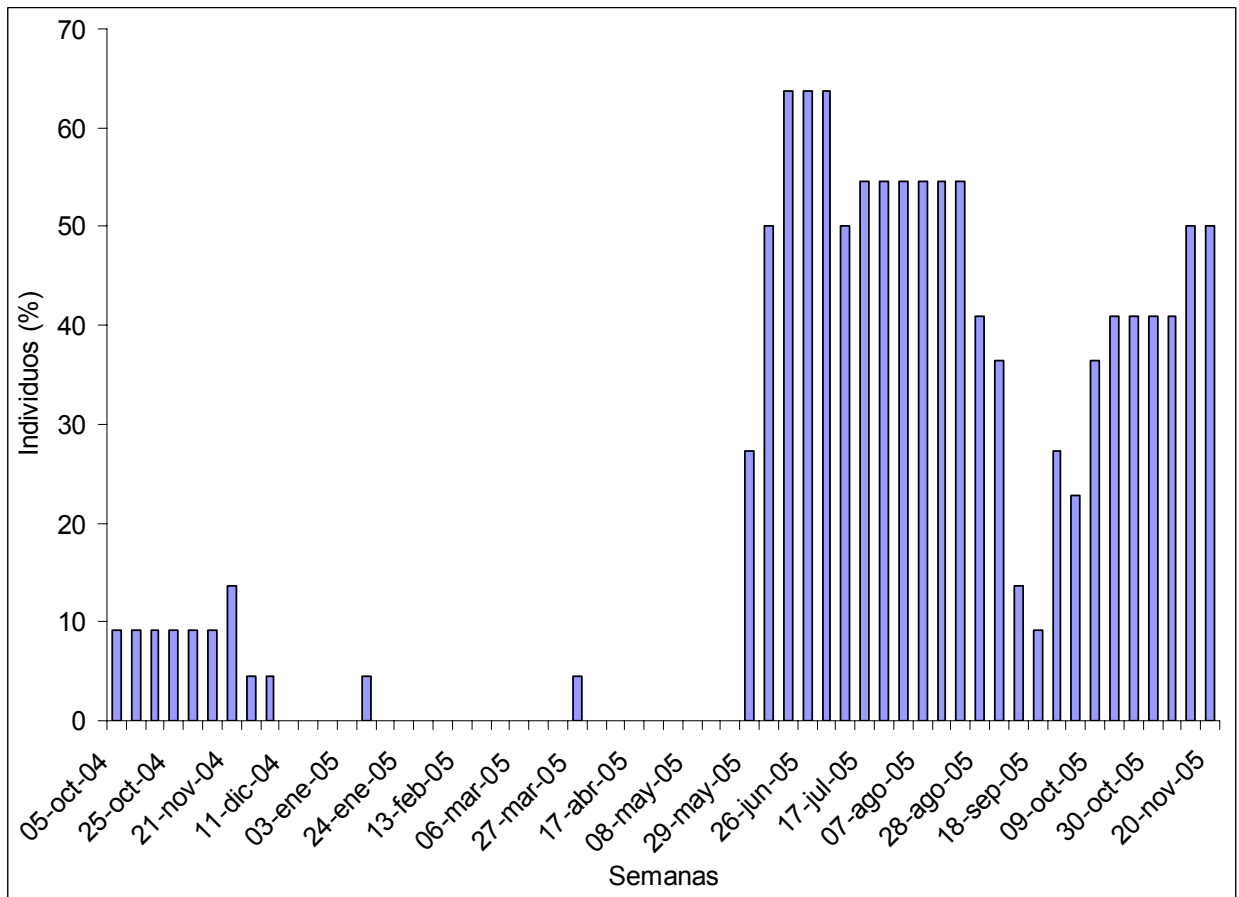


Figura 18. Porcentaje de individuos de *B. densifolia* que produjeron frutos inmaduros en el Bosque Estatal de Maricao.

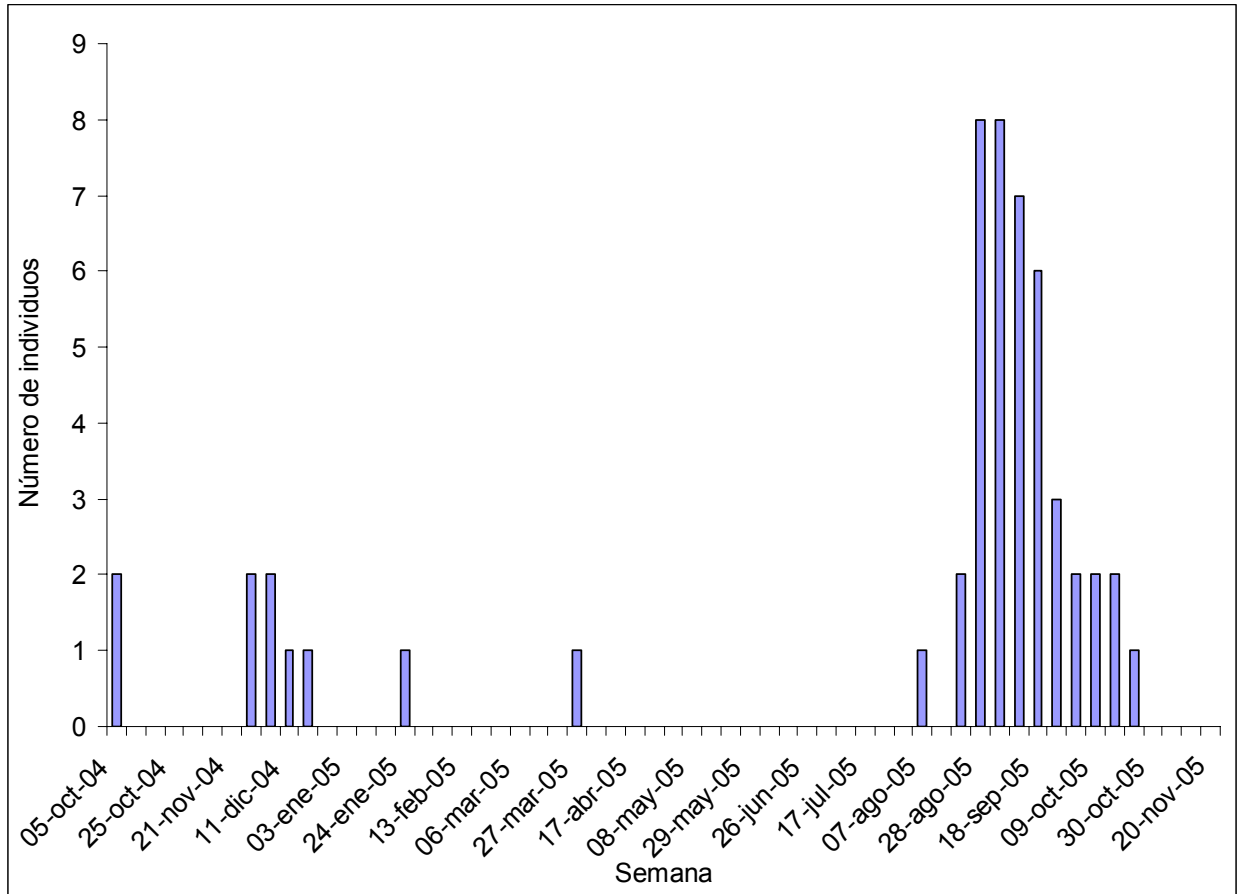


Figura 19. Número de individuos de *B. densifolia* que produjeron frutos maduros en el Bosque Estatal de Maricao.

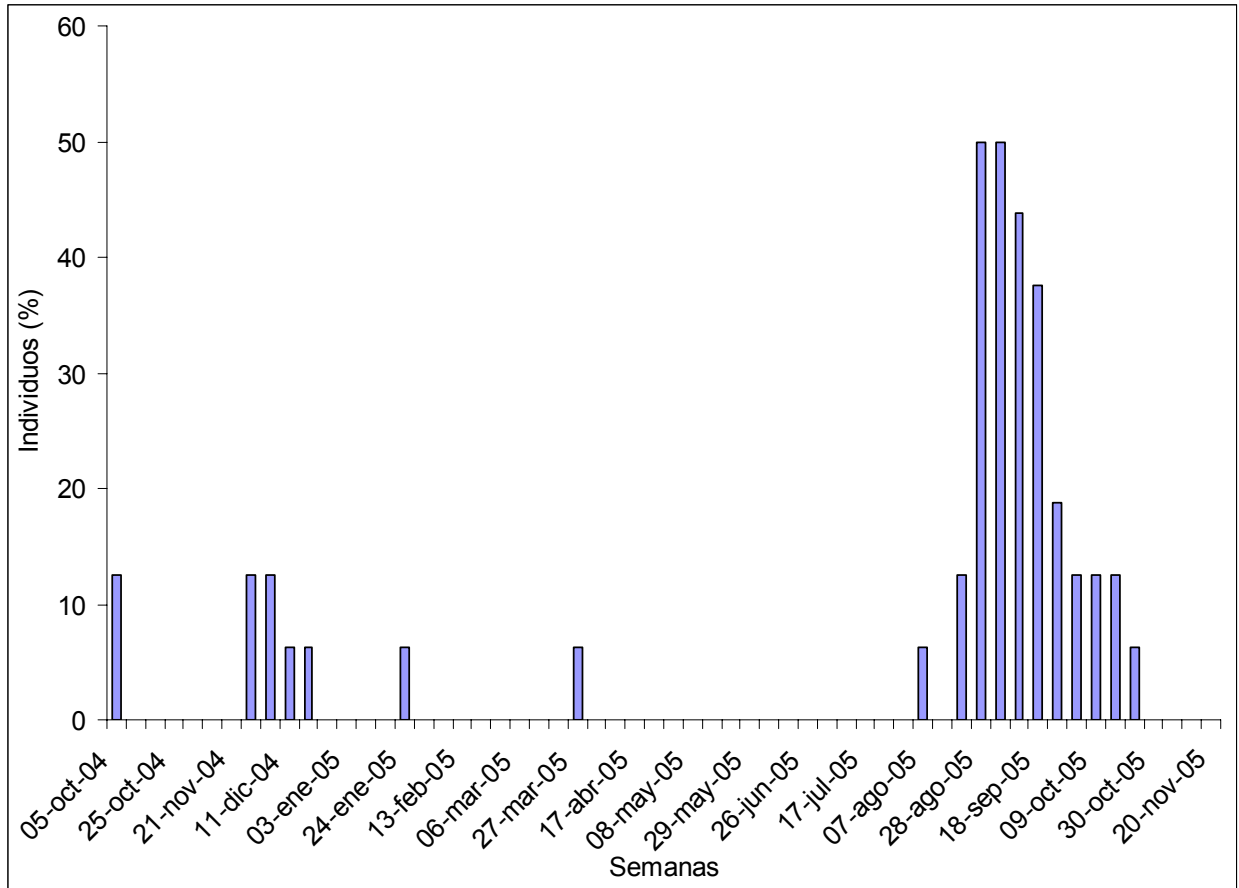


Figura 20. Porcentaje de individuos de *B. densifolia* que produjeron frutos maduros en el Bosque Estatal de Maricao.

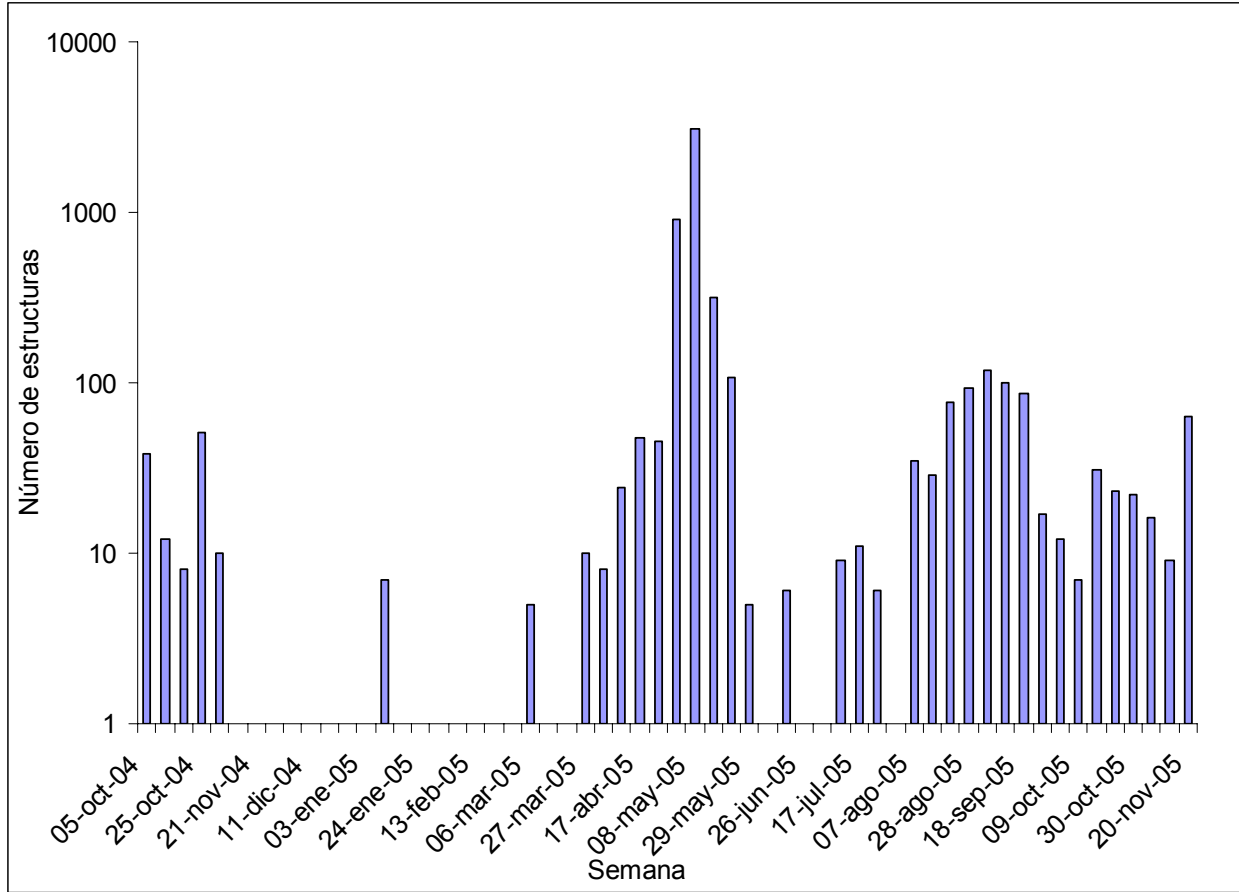


Figura 21. Número de yemas florales de *B. densifolia* producidas en el Bosque Estatal de Maricao.

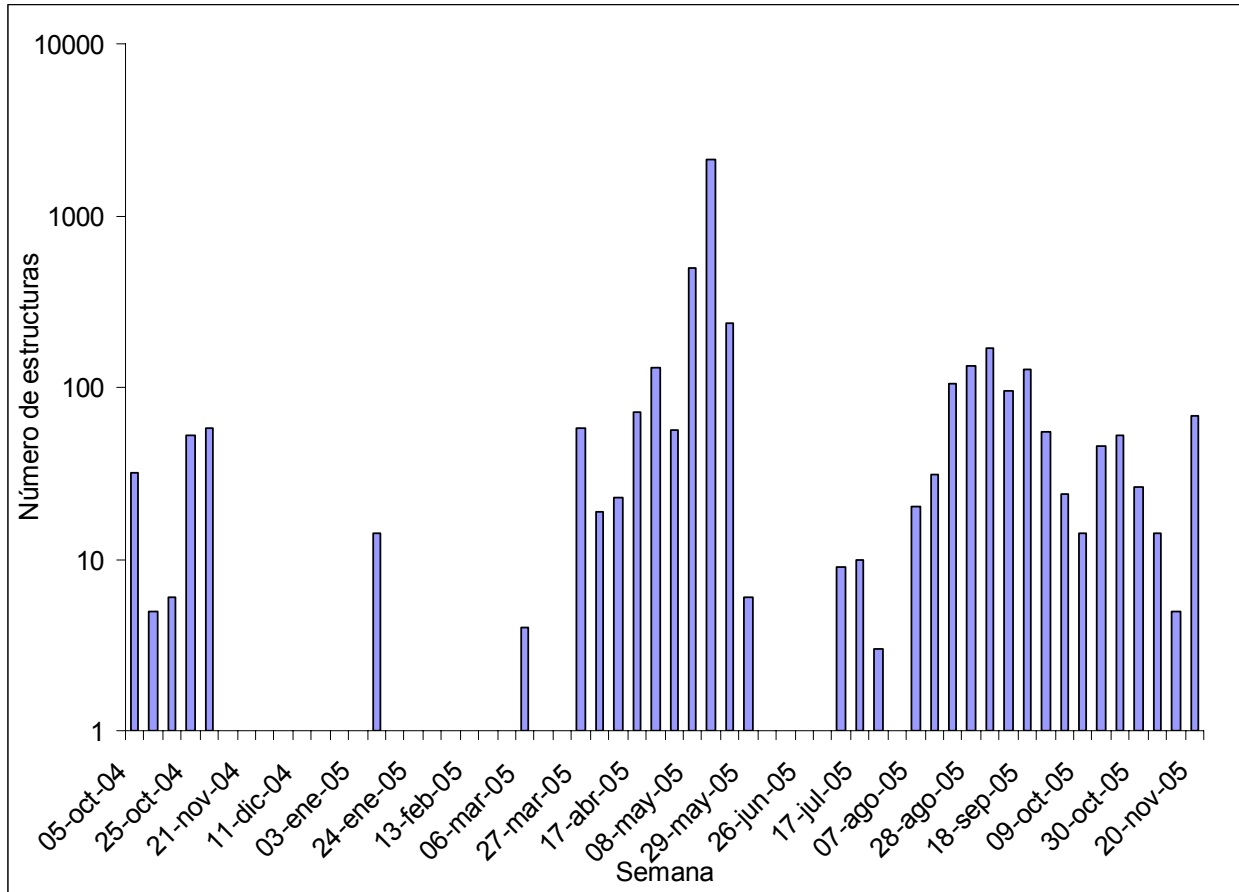


Figura 22. Número de flores de *B. densifolia* producidas en el Bosque Estatal de Maricao.

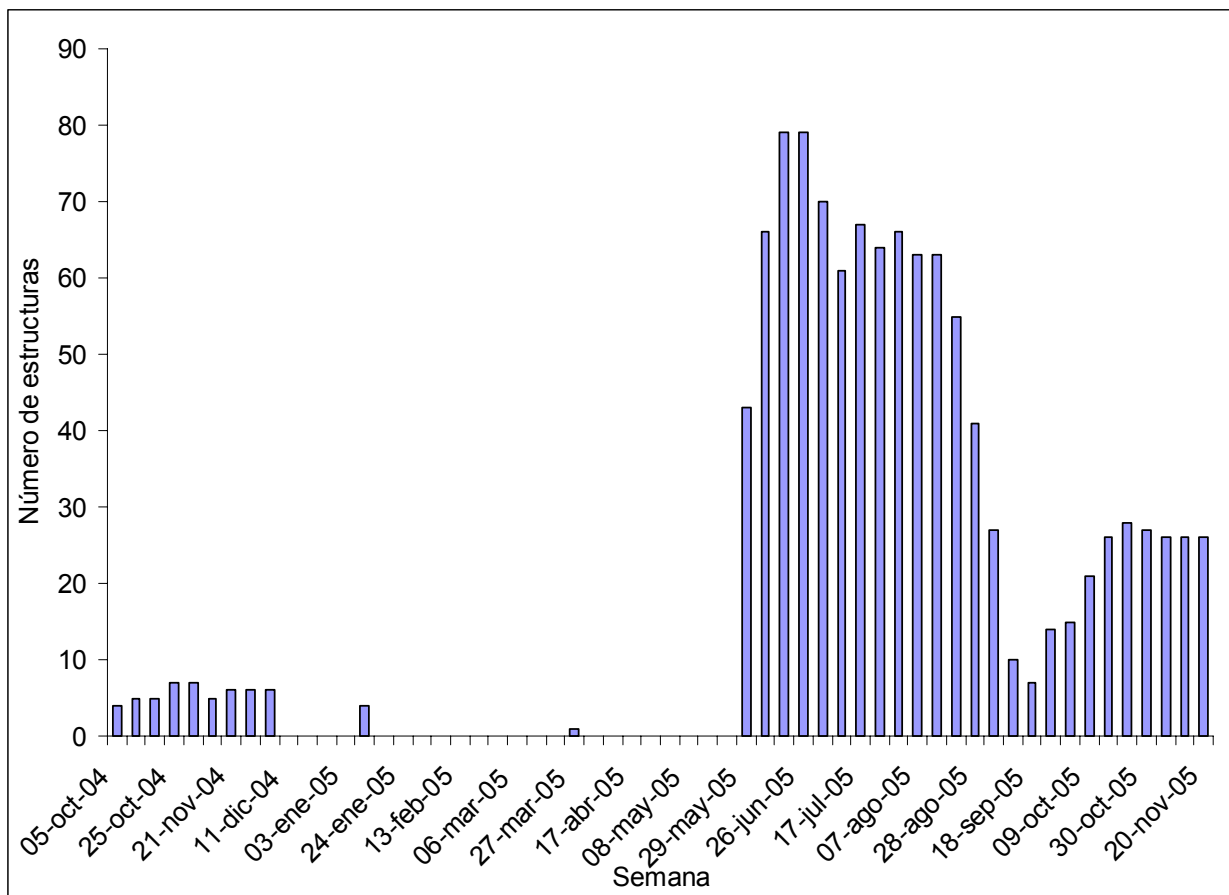


Figura 23. Número de frutos inmaduros de *B. densifolia* producidos en el Bosque Estatal de Maricao.

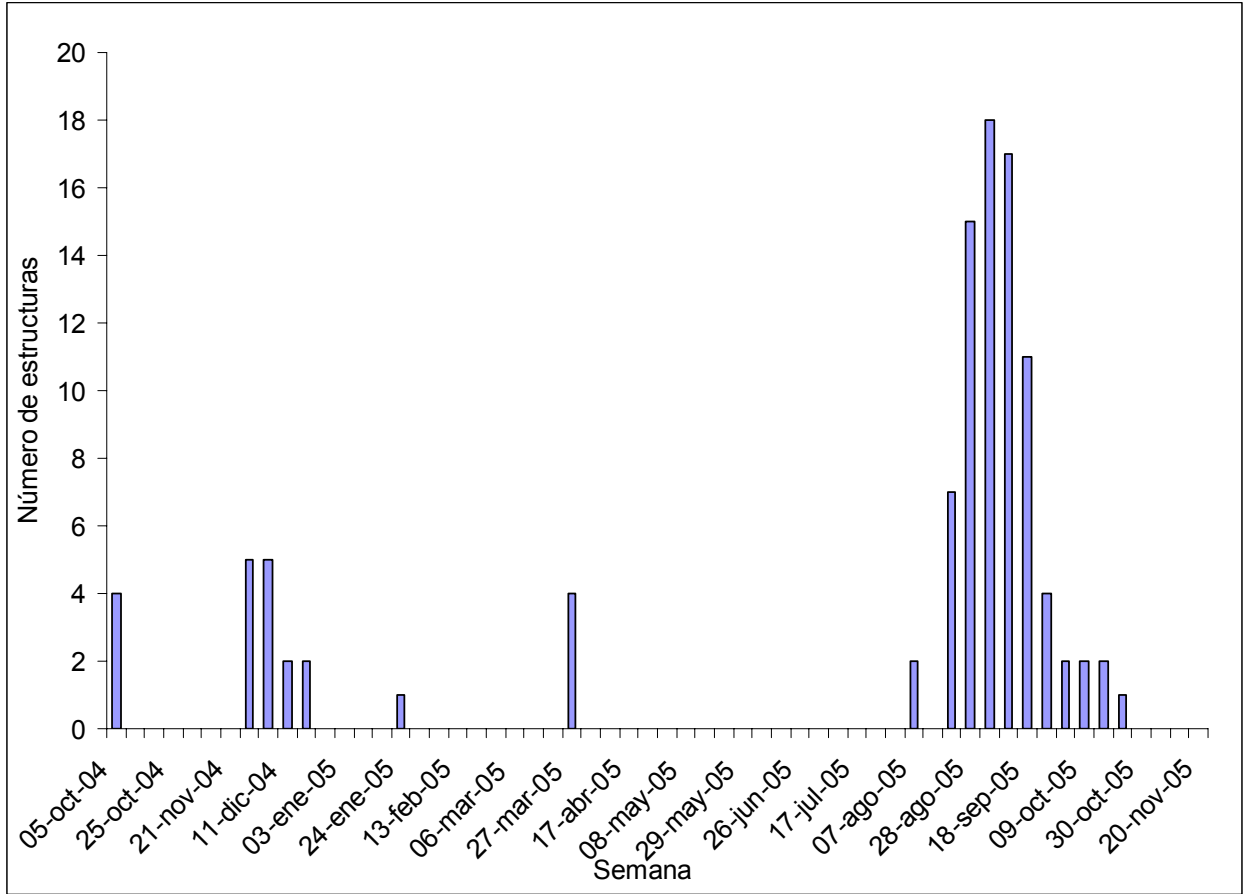


Figura 24. Número de frutos maduros de *B. densifolia* producidos en el Bosque Estatal de Maricao.