

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	41 (1986)
Heft:	1
Artikel:	Ritmos de reproducción en el estrato arbóreo del Arborétum Jenaro Herrera (Provincia de Requena, departamento de Loreto, Perú) : contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana : X
Autor:	Gautier, Laurent / Spichiger, Rodolphe
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879993

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ritmos de reproducción en el estrato arbóreo del Arborétum Jenaro Herrera (provincia de Requena, departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana. X.

LAURENT GAUTIER
&
RODOLPHE SPICHIGER

RÉSUMÉ

GAUTIER, L. & R. SPICHIGER (1986). Rythmes de reproduction dans la strate arborée de l'Arborétum Jenaro Herrera (province de Requena, département de Loreto, Pérou). X^e contribution à l'étude de la flore et de la végétation de l'Amazonie péruvienne. *Candollea* 41: 193-207. En espagnol, résumés français et anglais.

Ce travail présente l'analyse d'observations phénologiques effectuées pendant 10 ans sur les arbres d'une réserve d'Amazonie péruvienne, mises en relation avec les principaux facteurs climatiques du milieu. Trente-quatre espèces appartenant à 12 familles ont été réparties en 4 groupes (monomodales strictes, monomodales de transition, bimodales, arythmiques) en fonction de leurs périodes de floraison. Les avantages et inconvénients des diverses stratégies ont été étudiés. La comparaison avec d'autres études phénologiques d'Amazonie a permis de mettre en évidence des particularités des arbres de la région considérée quant à leur reproduction.

ABSTRACT

GAUTIER, L. & R. SPICHIGER (1986). Rhythms of reproduction in the tree canopy layer of Jenaro Herrera Arboretum (province of Requena, department of Loreto, Peru). Xth contribution to the study of the flora and vegetation of the Peruvian Amazonia. *Candollea* 41: 193-207. In Spanish, French and English abstracts.

This paper analyzes the phenological observations on trees carried out during ten years in an arboretum situated in Peruvian Amazonia. Thirty-four species belonging to twelve families were separated in four groups (strictly monomodals, transitional monomodals, bimodals, arhythmics) according to their flowering seasons. Advantages and disadvantages of each strategy are discussed. A comparison with other phenological studies in the Amazon basin shows the particular characters of the study area with regard to the reproduction of its trees.

Introducción

El estudio de la fitofenología en regiones frías, templadas o tropicales, permite demostrar, en la mayoría de los casos, que la reproducción, al estar sometida a coacciones estacionales importantes, se efectúa según un ritmo anual regular, muchas veces exactamente calcado en el ciclo anual de los factores del medio ambiente.

Hemos intentado conocer lo que sucede en una región donde los factores climáticos no son tan dispares, en particular el fotoperíodo cuya variación anual, dada la proximidad del Ecuador, no supera los 35 minutos.

Con este fin, hemos estudiado las relaciones entre ciertos parámetros climatológicos y las observaciones fenológicas obtenidas en el Arborétum Jenaro Herrera entre 1974 y 1983, es decir, durante un período de observación de diez años.

Plan de estudio

Situación (fig. 1)

Los datos se han recopilado en el Centro de Investigaciones Agroforestales de Jenaro Herrera ($73^{\circ}45'W$ — $4^{\circ}55'S$) situado a 3 km tierra adentro en la margen derecha del Río Ucayali y a 200 km de Iquitos, capital del departamento de Loreto, en la Amazonia peruana.

En Jenaro Herrera hay una reserva natural de nueve parcelas contiguas de una hectárea cada una, en bosque ombrófilo primario, alto, es decir, no inundado por el río, sobre suelo aluvial arenoso-limoso. Según la clasificación de ENCARNACIÓN (1985), se trata de un “Bosque de terraza”.

Clima

Los datos meteorológicos recogidos entre 1974 y 1983 indican que se trata de un clima típicamente ecuatorial.

Temperatura (fig. 2)

La temperatura media anual es de $26,5^{\circ}$; oscila a lo largo del año entre $25,4^{\circ}$, media del mes de julio, y $27,0^{\circ}$, media de noviembre y diciembre. Los valores extremos son de $24,3^{\circ}$ (julio 1976) y $28,1^{\circ}$ (enero y marzo de 1983).

Las temperaturas absolutas más elevadas (hasta $37,6^{\circ}$) se pueden encontrar en dos épocas: en enero, febrero, marzo y en agosto, septiembre, octubre. Las más bajas (hasta $11,4^{\circ}$) aparecen casi cada año en julio, algunas veces en junio, agosto o septiembre.

Precipitaciones (fig. 3)

Las precipitaciones mensuales varían entre 53,7 mm (enero 1979) y 537,7 mm (febrero 1977). Aunque el ritmo anual no está bien marcado, al considerar los valores medios de cada mes se comprueba que hay una estación menos pluviosa en junio, julio agosto y septiembre. Esta estación “principal seca” (más exactamente “menos pluviosa”) fue particularmente flagrante en 1976, 1978, 1979 y 1983. Además de esta estación seca, que consideramos más importante, puede haber otro período seco también, pero más corto, que se sitúa entre los meses de diciembre y marzo: diciembre de 1974, enero de 1977, enero de 1979, febrero y diciembre de 1980, febrero-marzo de 1983.

El total de la precipitación anual es por término medio de 2521 mm. Los años 1977 y 1982 fueron los más pluviosos (más de 2800 mm), el año 1979 el más seco (1836 mm).

Horas de sol (fig. 4)

Varían entre 56,2 (marzo 1979) y 217,4 (julio 1983). La presencia de un ritmo anual es aquí mucho más evidente. El número de horas de sol es más bajo en febrero, marzo y abril (casi 100 h) que en los meses de julio, agosto y septiembre (alrededor de 170 h).

Por término medio hay 1652 horas de sol al año. Los años 1974 y 1977 fueron los menos soleados (unas 1500 h), mientras que el año 1983 tuvo el máximo de horas de sol (1876 h).

* * *

En resumen, el clima se caracteriza por tener una estación relativamente seca y soleada — más importante unos años que otros — durante los meses de junio, julio, agosto y septiembre, época cuando se registran las temperaturas más bajas debido a la afluencia de aire polar procedente del sur. El resto del año es más húmedo, con menos sol y un poco más caliente; pero puede haber otra estación seca más corta entre diciembre y marzo.

Según MARMILLOD (1982), la región considerada se sitúa en la zona oeste-amazónica — dos estaciones secas (subclima oeste-amazónico) — no lejos de la frontera climática con la Amazonía central de una sola estación seca (subclima de Manaus).

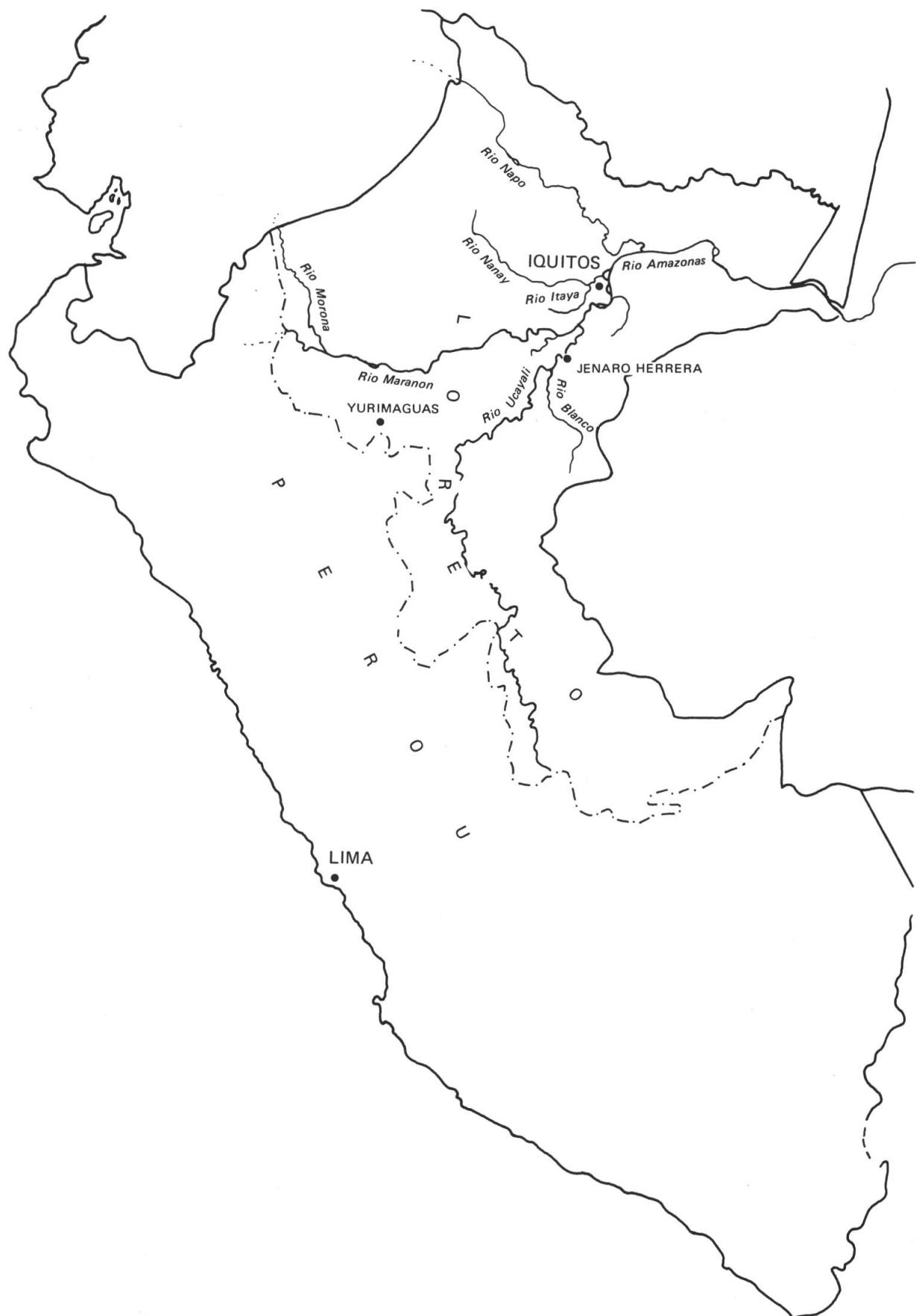


Fig. 1. — Mapa del Perú (con el departamento de Loreto).

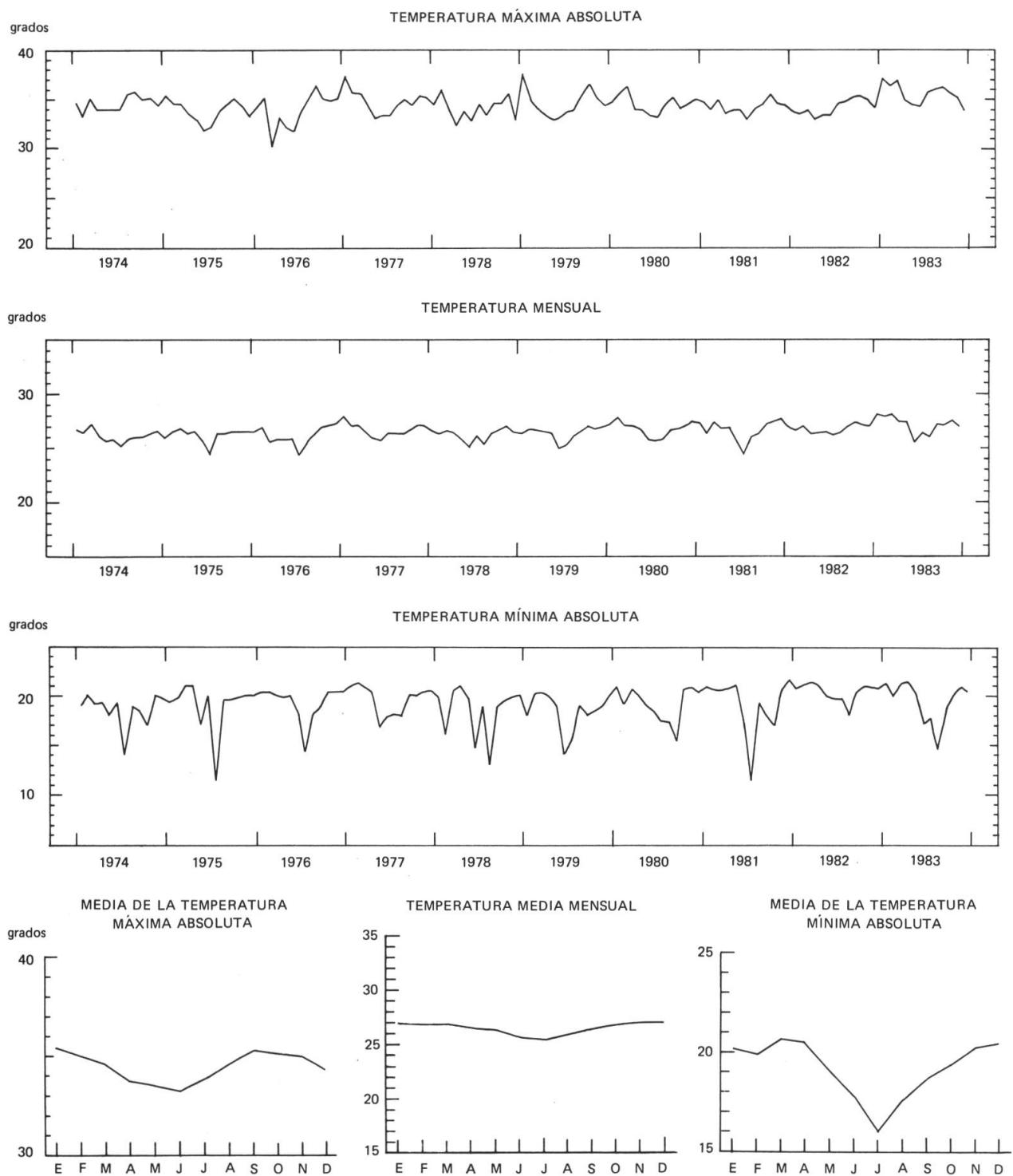


Fig. 2. — Temperaturas máxima y mínima absolutas.

Material

Observaciones

Después de haber dado un número de orden a cada árbol, las observaciones fenológicas — que se llevaron a cabo en el Centro bajo la dirección de diferentes ingenieros forestales — fueron anotadas en fichas provistas de casillas, una por semana y por árbol. Un punto indica que el árbol estaba en flor en el momento de la observación, una "F" que tenía frutos, y una casilla en blanco quiere decir que el árbol considerado no tenía ni frutos ni flores.

Hay que tener en cuenta que los árboles numerados en el Arborétum han pasado de unos 1500 en 1974 a cerca de 5000 en 1983; por esto, las observaciones, atentas y precisas al principio, después se realizaron de forma más descuidada y a intervalos mayores. Algunas veces, por esta misma razón aparecen en los registros períodos de algunas semanas sin observaciones. En otros casos, un árbol figura sin flores durante varios meses, sobre todo si se trata de un árbol de floración poco llamativa, y más tarde en la casilla correspondiente comporta la letra "F" indicando que se trata de un árbol con frutos.

Por las razones expuestas, ha sido necesario trabajar a nivel del mes y, en ciertas ocasiones, hemos tenido que estimar la época de la florescencia comparando con las informaciones provenientes de otros árboles de la misma especie.

Además, durante el año 1981, solamente se observaron los árboles de tres familias (*Annonaceae*, *Lauraceae*, *Myristicaceae*).

A pesar de esos inconvenientes, nos parece que los años de observación así como el número de árboles observados por especie compensan ampliamente todas esas deficiencias.

Especies estudiadas

Hemos tomado en consideración una especie solamente cuando hay tres individuos observados por lo menos y por un período de ocho años, como mínimo, de los diez de observación. De esta manera se han retenido 34 especies pertenecientes a 12 familias. Se puede considerar que esta colección de muestras representa bien la flora arbórea de este tipo de bosque.

ANNONACEAE:

Annona excellens R. E. Fries
Diclinanona tessmannii Diels

APOCYNACEAE:

Parahancornia peruviana Monachino
Rhigospira quadrangularis (Muell.-Arg.) Miers

BOMBACACEAE:

Quararibea ochrocalyx (K. Schum.) Vischer

CARYOCARACEAE:

Caryocar glabrum (Aublet) Persoon

HUMIRIACEAE:

Vantanea tuberculata Ducke

LAURACEAE:

Mezilaurus synandra (Mez) Kostermans
Ocotea argyrophylla Ducke

LECYTHIDACEAE:

Cariniana decandra Ducke
Eschweilera bracteosa (Poeppig ex Berg) Miers
Eschweilera chartaceifolia Mori, sp. nov. ined.
Eschweilera tessmannii R. Knuth

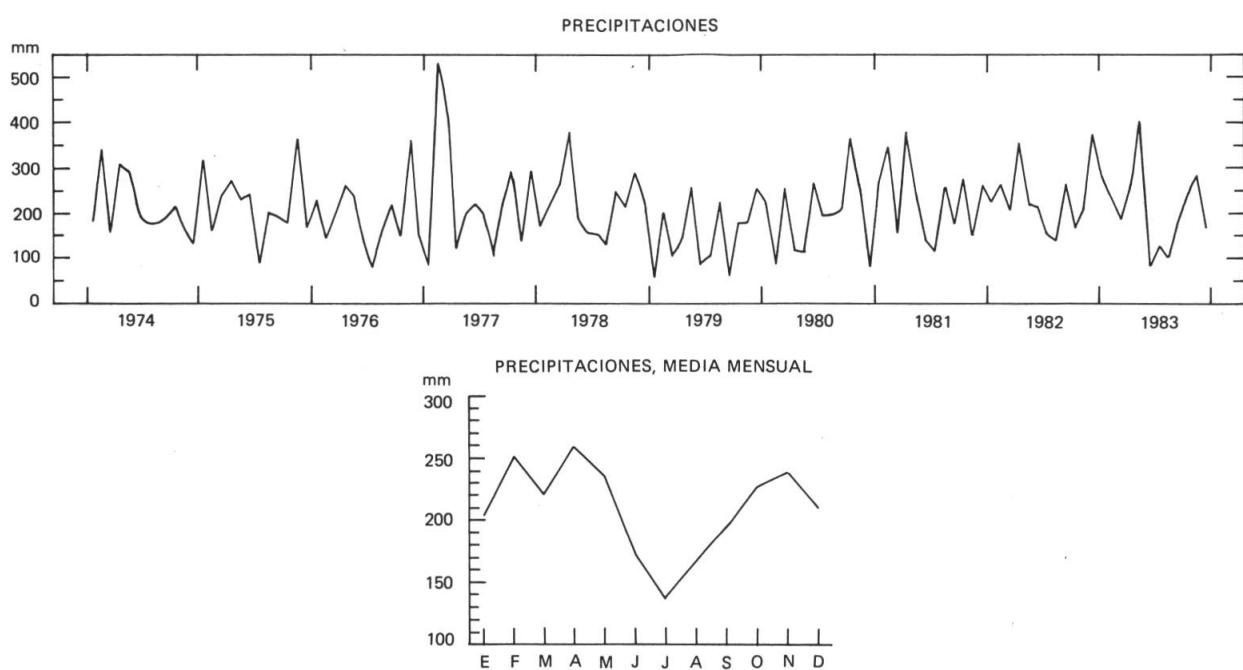


Fig. 3. — Precipitaciones.

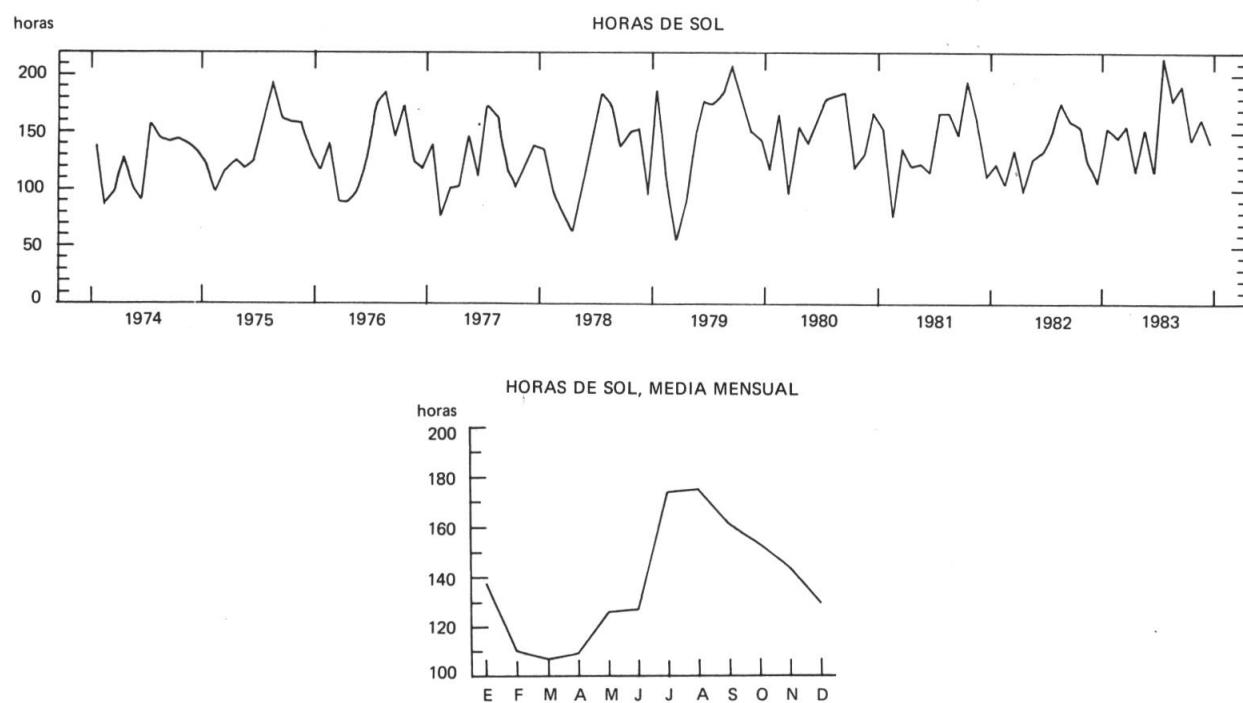


Fig. 4. — Horas de sol.

LEG. — CESALPINIOIDEAE:

Dialium guianense (Aublet) Sandwith
Macrolobium gracile Spruce ex Benth.
Swartzia cardiosperma Spruce ex Benth.
Swartzia cuspidata Spruce ex Benth.

LEG. — MIMOSOIDEAE:

Parkia igneiflora Ducke

MORACEAE:

Helicostylis elegans (Macbride) C. C. Berg
Helicostylis scabra (Macbride) C. C. Berg
Pourouma folleata Macbride
Pourouma minor Benoist
Pourouma ovata Trécul
Pourouma tomentosa Martius ex Miq.
Pseudolmedia laevigata Trécul

MYRISTICACEAE:

Observación. — Existen divergencias de orden taxonómico y nomenclatural entre W. A. Rodrigues (según comunicación personal) y BERNARDI & SPICHIGER (1980) sobre ciertas especies de *Myristicaceae*. Con el fin de poder comparar nuestras muestras con los trabajos realizados en la Amazonia brasileña, hemos utilizado los nombres dados por Rodrigues, poniendo entre paréntesis los nombres propuestos por Fernardi en 1981 utilizados todavía en la reserva.

Iryanthera tricornis Ducke, (*I. juruensis* Warb.)
Osteophloeum platyspermum (A. DC.) Warb.
Virola calophylla Warb., (*V. calophylloidea* Markgraf)
Virola duckei A. C. Smith, (*V. albidiflora* Ducke)
Virola elongata (Benth.) Warb.
Virola pavonis (A. DC.) A. C. Smith, [*V. surinamensis* (Rol.) Warb., *V. pavonis* (A. DC.) A. C. Smith]

OLACACEAE:

Tetrastylidium peruvianum Sleumer

VOCHysiaceae:

Qualea paraensis Ducke
Ruizterania trichanthera (Spruce ex Warm.) Marcano Berti

Método*Estudio de un fenómeno de reproducción para cada especie considerada*

Se han calculado los valores medios de:

- el período de la floración,
- el intervalo entre la florescencia y el principio de la fructificación,
- el período de la fructificación.

Se ha averiguado también, para cada especie, la frecuencia de las floraciones, por árbol y por año, así como el número de árboles que habiendo florecido llegaron a fructificar.

Análisis del comienzo de la floración (fig. 5)

Después de haber reunido por mes los árboles iniciando en este mes un ciclo de reproducción, se han trazado dos gráficos por especie. Uno que representa por mes, a lo largo de los diez años,

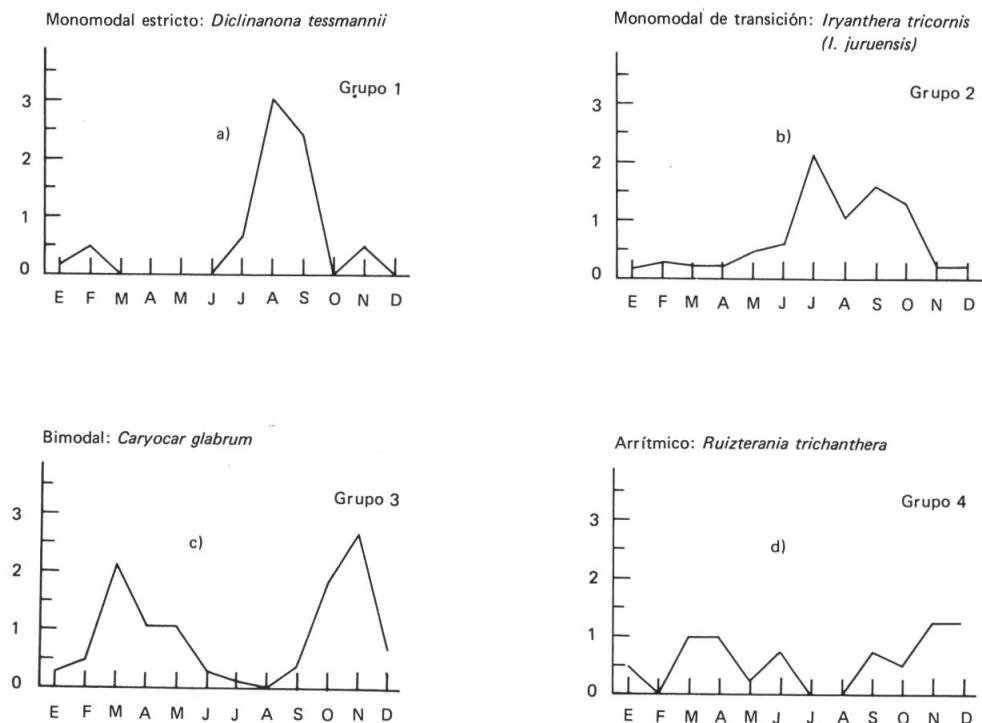


Fig. 5. — Cuatro ejemplos de comportamiento fenológico.

- a) Grupo 1: Monomodal estricto (*Diclinanona tessmannii*); b) Grupo 2: Monomodal de transición (*Iryanthera tricornis (I. juuensis)*); c) Grupo 3: Bimodal (*Caryocar glabrum*); d) Grupo 4: Arrítmico (*Ruizterania trichanthera*).

la fracción de árboles que iniciaron la floración. Otro que representa por cada mes del año el número de árboles, por término medio, que comenzaron una floración. Estos dos gráficos han sido estudiados colocando sobre ellos las diferentes curvas climatológicas.

Por razones de edición, presentamos solamente el gráfico de la especie que hemos tomado como modelo para cada uno de los grupos propuestos.

Resultados (cuadro 1)

Floración

La floración varía entre 0.7 y 2.4 meses, por término medio dura 1.3 meses. Los valores más altos corresponden a las especies de floración menos sincronizada (particularmente ciertas *Myristicaceae*).

Intervalo entre la florescencia y el principio de la fructificación

Varía entre 1.1 y 2.6 meses, por término medio dura 1.7 meses.

Debemos precisar aquí que el dato de las fichas que indica el principio de la fructificación, en realidad se refiere a la primera vez que el fruto fue observado. Este valor es suficiente para dar una idea del tiempo que dura la fructificación, pero no es lo bastante preciso para situar el principio de la fructificación respecto al final de la floración.

Período de la fructificación

Dura entre 1.1 y 6.1 meses, con una media de 3.4 meses. El período más largo de fructificación se encuentra en: *Parahancornia peruviana* (*Apocynaceae*), en *Quararibea ochrocalyx* (*Bombacaceae*), en *Parkia igneflora* y *Macrolobium gracile* (*Leguminosae*) y en *Mezilaurus synandra* (*Lauraceae*). El período de fructificación más corto hay que buscarlo entre las *Moraceae* (*Pourouma tomentosa*, *Helicostylis scabra*) y entre las *Myristicaceae* (*Virola pavonis*, *Virola duckei*).

Frecuencia de floraciones, por árbol y por año

Varía entre 0.26 y 1.15. Las especies que florecen más veces son: *Caryocar glabrum* (*Caryocaraceae*), *Vantanea tuberculata* (*Humiriaceae*), *Mezilaurus synandra* y *Ocotea argyrophylla* (*Lauraceae*), *Virola calophylla* y *Virola duckei* (*Myristicaceae*) y *Swartzia cardiosperma* (*Leguminosae*). Las especies que florecen menos veces son principalmente dos *Moraceae* (*Pourouma tomentosa*, *Pseudolmedia laevigata*), dos *Lecythidaceae* (*Eschweilera tessmannii*, *Eschweilera bracteosa*) y una *Leguminosa* (*Swartzia cuspidata*).

Porcentaje de fructificación tras la floración

El porcentaje de fructificación varía entre el 20% y el 100%, con una media del 69%. Los valores más bajos se han encontrado en las *Myristicaceae*, sin duda a causa de su carácter dioico, así como en las *Vochysiaceae*, en este caso debido, quizás, a una falsa observación, ya que es una familia de árboles de gran tamaño y frutos bastante pequeños.

Análisis del principio de la floración para cada especie considerada

Hemos comparado entre las especies, los gráficos de la fracción mensual media de individuos que comenzaron una floración, así como los de la fracción mensual de individuos que empezaron el mismo fenómeno, puestos en relación con las curvas climáticas. Este análisis ha permitido repartir las especies en cuatro grupos.

GRUPO 1 (fig. 5a)

Especies monomodales estrictas

Florecen cada año, o casi, durante la estación seca o después.

- *Parahancornia peruviana*
- *Diclinanona tessmannii*
- *Virola duckei* (*V. albidiflora*)
- *Pourouma ovata*

GRUPO 2 (fig. 5b)

Especies monomodales de transición

Florecen preferentemente durante la gran estación seca o después, pero pueden florecer también en otras épocas del año. Están clasificadas, en orden creciente, según la importancia de las floraciones que tienen lugar fuera de la gran estación seca; y representan una transición entre el grupo uno, por un lado, y las bimodales o las especies arrítmicas por otro.

- *Osteophloeum platyspermum*
- *Iryanthera tricornis* (*I. juruensis*)
- *Virola pavonis* (*V. pavonis*, *V. surinamensis*)
- *Annona excellens*
- *Helicostylis elegans*
- *Pourouma tomentosa*
- *Cariniana decandra*
- *Qualea paraensis*
- *Pourouma folleata*
- *Vantanea tuberculata*
- *Pourouma minor*
- *Helicostylis scabra*
- *Swartzia cardiosperma*
- *Rhigospira quadrangularis*
- *Eschweilera chartaceifolia*

Este orden refleja también una dependencia creciente del balance hídrico para el inicio de la floración.

Cuadro 1. — Estudio de un fenómeno de reproducción, término medio, para cada especie considerada

Especie	Nombre vernáculo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ANNONACEAE											
<i>Annona excellens</i>	Anonilla, Sacha annona	inf.	—	3	9	1,2	1,3	3,2	0,56	100	2
<i>Diclinanona tessmannii</i>	Tortuga blanca	inf.	+	7	9	1,5	2,0	2,8	0,71	49	1
APOCYNACEAE											
<i>Parahancornia peruviana</i>	Naranjo podrido	sup.	—	4	9	1,4	2,3	6,1	0,92	88	1
<i>Rhigospira quadrangularis</i>	Chicle	med.	—	3	8	0,9	1,2	4,2	0,88	95	2
BOMBACACEAE											
<i>Quararibea ochrocalyx</i>	Machín sapote	med.	—	6	8	1,2	1,6	6,0	0,77	84	3
CARYOCARACEAE											
<i>Caryocar glabrum</i>	Almendro blanco/colorado	med.	—	13	8	1,2	1,3	2,9	1,15	88	3
HUMIRIACEAE											
<i>Vantanea tuberculata</i>	Manchari caspi	sup.	—	8	9	1,1	1,3	4,1	1,04	81	2
LAURACEAE											
<i>Mezilaurus synandra</i>	Palto moena	med.	—	3	9	1,3	1,6	5,0	1,07	40	4
<i>Ocotea argyrophylla</i>	Moena de hoja marrón	med.	—	3	9	1,2	2,0	3,0	0,93	33	4
LECYTHIDACEAE											
<i>Cariniana decandra</i>	Papelillo caspi	sup.	—	6	8	0,9	2,0	3,4	0,57	65	2
<i>Eschweilera bracteosa</i>	Machimango	sup.	—	4	8	1,1	1,8	2,8	0,29	100	—
<i>Eschweilera chartaceifolia</i>	Machimango blanco	med.	—	4	8	0,8	1,8	3,0	0,57	65	2
<i>Eschweilera tessmannii</i>	Machimango	sup	—	15	8	0,9	1,6	4,9	0,43	70	3
LEGUMINOSAE, CESALPINIOIDEAE											
<i>Dialium guianense</i>	Palo de sangre	sup.	—	4	8	1,4	1,6	4,6	0,85	86	4
<i>Macrolobium gracile</i>	Pashaco cutanillo	med.	—	5	8	1,4	1,6	4,9	0,40	94	—
<i>Swartzia cardiosperma</i>	Palo de sangre	med.	—	9	8	1,3	1,3	2,8	1,03	85	2
<i>Swartzia cuspidata</i>	Palo de sangre	inf.	—	4	8	0,8	1,4	3,4	0,26	76	—
LEGUMINOSAE, MIMOSOIDEAE											
<i>Parkia igneflora</i>	Goma pashaco	sup.	—	4	8	1,4	1,6	5,1	0,72	95	3
MORACEAE											
<i>Helicostylis elegans</i>	Misho chaqui	med.	+	3	8	1,1	2,0	3,0	0,69	94	2
<i>Helicostylis scabra</i>	Misho chaqui	med.	+	3	8	0,7	1,9	1,7	0,54	83	2
<i>Pourouma folleata</i>	Sacha uvillos	med.	—	5	8	1,0	1,2	2,8	0,81	83	2
<i>Pourouma minor</i>	Sacha uvillos	med.	+	4	8	0,9	1,4	2,4	0,79	81	2
<i>Pourouma ovata</i>	Chullachaqui blanco	med.	+	14	8	1,0	1,5	3,3	0,60	79	1
<i>Pourouma tomentosa</i>	Sacha uvillos	med.	+	6	8	1,0	1,6	1,8	0,42	64	2
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	Chimicua	sup.	—	3	8	0,7	1,1	1,3	0,48	50	—
MYRISTICACEAE											
<i>Iryanthera tricornis</i>	Pucuna caspi	sup.	+	24	10	2,1	2,5	4,0	0,84	59	2
<i>Osteophloeum platyspermum</i>	Cumala blanca	sup.	+	9	10	1,5	1,9	4,4	0,77	75	2
<i>Virola calophylla</i>	Cumala blanca	med.	+	17	9	2,4	2,5	3,2	1,01	43	4
<i>Virola duckei</i>	Aguano cumala	sup.	+	4	9	1,3	2,2	2,5	0,69	41	1
<i>Virola elongata</i>	Cumala blanca	med.	+	6	10	1,9	2,2	3,3	1,03	73	3
<i>Virola pavonis</i>	Cumala blanca	med.	+	5	9	2,1	2,4	1,1	0,88	30	2
OLACACEAE											
<i>Tetrastylidium peruvianum</i>	Yutubanco	inf.	—	6	8	1,2	1,2	3,4	0,72	97	4
VOCHysiaceae											
<i>Qualea paraensis</i>	Yesca caspi	sup.	—	7	9	1,0	1,5	2,9	0,49	20	2
<i>Ruizterania trichanthera</i>	Moena sin olor	sup.	—	5	8	1,0	1,6	3,0	0,67	42	4

- 1 = Estrato ocupado.
- 2 = Dioecia.
- 3 = Individuos observados.
- 4 = Años de observación.
- 5 = Duración de la floración, en meses.
- 6 = Intervalo entre el principio de la floración y el principio de la fructificación, en meses.
- 7 = Duración de la fructificación, en meses.
- 8 = Frecuencia de la floración, por árbol y por año.
- 9 = Porcentaje de fructificación (de las floraciones observadas).
- 10 = Grupo (ver: Resultados, punto 2).

GRUPO 3 (fig. 5c)

Especies bimodales

Estas especies presentan dos períodos de floración, tan importante uno como otro.

- *Caryocar glabrum*
- *Eschweilera tessmannii*
- *Quararibea ochrocalyx*

Estas tres especies pueden florecer tanto después de las dos estaciones secas, la larga y la corta, con arreglo a la intensidad de las mismas, como solamente después de una de ellas.

- *Parkia igneiflora*

Esta especie presenta también dos períodos de floración, pero en otras épocas. Una en el mes de enero, la otra en mayo. Al revés de lo que sucede en no pocas especies, ésta florece en los meses que siguen las grandes lluvias.

- *Virola elongata*

Tiene también dos períodos de floración, pero que coinciden parcialmente, uno en mayo y el otro en septiembre.

GRUPO 4 (fig. 5d)

Especies arrítmicas

Estas especies no presentan períodos privilegiados de floración bien definidos y, además, no hemos podido comprobar claramente la dependencia de la floración con respecto a los factores climáticos.

- *Mezilaurus synandra*
- *Ocotea argyrophylla*
- *Virola calophylla (V. calophylloidea)*
- *Tetrastylidium peruvianum*
- *Ruizterania trichanthera*
- *Dialium guianense*

Según parece, esta última especie puede florecer todo el año, pero la floración alcanza su auge después de la pequeña estación seca, en mayo.

Debido al escaso número de floraciones observadas no hemos podido clasificar cuatro especies: *Macrolobium gracile*, *Swartzia cuspidata*, *Eschweilera bracteosa*, *Pseudolmedia laevigata*.

Discusión

Al considerar el conjunto de especies que presentan un período privilegiado de floración — grupo 1 monomodal estricto y grupo 2 monomodal de transición, o sea el 63 % de especies consideradas — se observa que este período cae siempre entre junio y noviembre, es decir, a lo largo de toda la estación seca y al principio de la estación lluviosa que sigue. Numerosos autores en diferentes partes del mundo intertropical — ALENCAR & al. (1979), ARAUJO (1970) y DUCKE & BLACK (1953) en Brasil; DAUBENMIRE (1972) en Costa-Rica; HOLTTUM (1931) en Singapur; MEDWAY (1972) en Malaysia y NJOKU (1963) en Nigeria — han demostrado la relación que existe entre la estación seca y la floración en los bosques húmedos.

JANZEN (1967) relaciona este hecho con la caída de las hojas, que tiene lugar en la estación seca, generalmente un poco antes de la floración. Insinúa que, de esta manera, las flores son más visibles y atractivas para los animales polinizantes.

Aunque la caída de las hojas no tenga mucha importancia en la región considerada, es posible que los animales polinizantes, tan importantes en la selva ecuatorial, realicen una presión selectiva y que sea favorable para el árbol tener una floración en armonía con la fenología del polinizante.

Como no se han tomado en consideración los factores bióticos en este estudio, abordaremos la cuestión bajo otro punto de vista.

Si, para cada especie de los grupos 1 y 2, se desea conocer la época, por término medio, de la dispersión de los frutos, al añadir a la fecha de la florescencia la media de los meses necesarios para la maduración, se comprueba que esta dispersión tiene lugar siempre entre los meses de diciembre y marzo, y en el 74% de los casos entre enero y febrero, independientemente de la época de la florescencia, es decir, que el período de maduración es más largo en las especies que tienen una floración precoz (por ejemplo, *Parahancornia peruviana*) y a la inversa, cuanto más tardío sea el principio de la floración más corto será el período de maduración (*Swartzia cardiosperma*).

Por lo tanto, parece que sea conveniente para la planta el hecho de dispersar las semillas en esta época del año. La ventaja quizás resulte de las condiciones climáticas, más favorables para la germinación de la semilla y para el desarrollo de la plántula (mayor humedad, exceptuando eventualmente una corta estación seca, riesgo mínimo de bajas temperaturas) pero pudiera ser que esta ventaja esté relacionada con los factores bióticos, como un número más elevado de animales polinizantes o mayor actividad de los mismos (FRANKIE & al., 1974a).

Si se consideran las especies que presentan dos períodos predilectos de floración (grupo 3, o sea el 17% de las especies clasificadas), se observa que la diseminación tiene lugar, una vez en plena estación seca (julio-agosto), otra vez entre diciembre y abril. Una excepción: *Virola elongata* que las dos veces, al parecer, efectúa la dispersión de las semillas en período lluvioso.

En el caso de las especies sin período bien determinado de floración (grupo 4, o sea el 20% de las especies clasificadas), un cálculo parecido da, evidentemente, resultados repartidos durante todo el año.

El número elevado de diseminaciones que tienen lugar fuera de la estación húmeda (grupo monomodal de transición y, sobre todo, grupo bimodal o arrítmico) nos ha incitado a considerar las ventajas y los inconvenientes de esta manera de proceder. Según JANZEN (1970), esta estrategia quizás sea una reacción contra la destrucción masiva de las semillas por los animales. El hecho de que la dispersión intervenga en un período distinto del de las otras especies, quizás sea otra ventaja, al evitar así una competición interespecífica durante los primeros meses del desarrollo.

Pero este aspecto favorable tiene también sus inconvenientes. El primero es que una parte de las semillas es dispersada en un momento ligeramente menos favorable para su germinación desde el punto de vista climático.

El segundo inconveniente merece que nos detengamos un poco más. Se trata de la falta de sincronización de la floración dentro de la especie que, según la compilación de los registros de observación, resulta la mayoría de las veces de floraciones arrítmicas. Si, en no pocas especies, este inconveniente no influye más que en la mezcla genética menos veces realizada, hay dos categorías de plantas para las cuales las consecuencias son más fastidiosas, a saber, por un lado, las especies autoincompatibles (aunque hermafroditas o de flores unisexuales pero monoicas), cuya proporción desconocemos; por otro lado, las especies dioicas que son probablemente doce (el 40% de las especies clasificadas). Esas especies, si no están presentes en concentración suficiente en una región, corren el peligro de no poder llevar a término una fecundación si dos individuos de sexo opuesto no están en flor al mismo tiempo.

En efecto, al observar la distribución de las especies dioicas dentro de nuestros grupos, se comprueba que estas especies se encuentran sobre todo en los grupos rítmicos: 1 y 3, y en la primera parte del grupo 2. Tres excepciones no obstante:

- dos *Moraceae* (*Pourouma minor*, *Helicostylis scabra*), en la segunda parte del grupo 2 (transición hacia la arritmia), cuyas floraciones, aunque no intervienen siempre en la misma época del año, no obstante son muchas veces sincronizadas.
- una *Myristicacea* del grupo 4: *Virola calophylla*. Se distingue por el número elevado de floraciones y, sobre todo, por tener el más largo de los períodos medios de floración (2.4 meses). Estos dos hechos pueden ser interpretados como reacciones a esa falta de sincronización.

Si ahora intentamos conocer la razón por la cual nuestras especies inician la floración en los períodos que les son propios, tenemos que limitarnos a ciertas conjeturas y al razonamiento por falta de estadísticas detalladas [por ejemplo, faltan investigaciones sobre la correlación entre la floración y la climatología de las semanas que preceden la floración (LIEBERMANN, 1982)].

La regularidad de este fenómeno en el primer grupo presupone que un factor regular del medio ambiente rige el ritmo. Puede que se trate de las horas de sol o del fotoperíodo que, según NJOKU (1963), influye en la floración en los lugares donde su variación anual es todavía más débil.

Para los dos grupos, el monomodal de transición y el bimodal, parece ser que las floraciones fuera de la gran estación seca aparecen, la mayoría de las veces, después de períodos poco lluviosos y/o de períodos muy soleados, implicando así esos dos factores.

Para el cuarto grupo, no se ha podido demostrar la relación con los factores del medio ambiente, pero quizás intervengan también las precipitaciones y el sol.

Otra fuente de información sobre este problema podemos obtenerla comparando nuestros resultados con los de otros estudios fenológicos efectuados en condiciones similares, particularmente los realizados en los alrededores de Manaus ($3^{\circ}08'S$) por ARAUJO (1970) y por ALENCAR & al. (1979), así como los gráficos fenológicos tomados de una revisión de las especies brasileñas del género *Virola* por RODRIGUES (1980). Tres de estos gráficos, realizados con datos de herbario provenientes de Brasil, conciernen las especies de nuestro estudio: *Virola calophylla*, *V. elongata* y *V. pavonis*. Las dos primeras muestran una floración mucho más regular en el Brasil que en el Perú. Al revés, *Virola pavonis*, que en nuestro estudio tiene un período predilecto de floración bien determinado, en Brasil posee una floración muy irregular.

Hay otras tres especies que se encuentran en nuestro estudio y en los de Manaus. Si *Ostrophloeum platyspermum* demuestra una predilección por florecer en los dos lugares, en Manaus y en el Perú, después de la estación seca, no sucede lo mismo con *Caryocar glabrum* y *Mezilaurus synandra*, las dos son regulares en Manaus, mientras que en nuestro estudio la primera forma parte del tercer grupo (bimodal), la segunda del cuarto (arrítmico).

Como las cincuenta especies que reúnen los dos estudios de Manaus se han elegido, lo mismo que las nuestras, según unos criterios independientes de su fenología, podemos comparar de manera global el inicio de la floración en los dos lugares.

	<i>Manaus</i>	<i>Jenaro Herrera</i>
Especies con un período de floración	88%	63%
Especies con dos períodos de floración	0%	17%
Especies sin períodos predilectos de floración	6%	20%
Especies monocárpicas	6%	0%

Se puede observar que la floración es mucho más rítmica en Manaus que en Jenaro Herrera, y que el hecho de tener dos períodos predilectos de floración, al parecer solamente se encuentra en nuestro estudio. Esto, a nuestra manera de ver, está en estrecha relación con la diferencia existente entre los dos climas. La pluviosidad tiene un ritmo anual mucho más marcado en Manaus, donde hay una sola estación seca mucho más intensa además, que en la Amazonia peruana.

Pudiera ser que ciertas especies estudiadas, encontrándose en Jenaro Herrera en un régimen inhabitual de precipitaciones, tengan, por consiguiente, un proceso de iniciación de la floración que no sea el mejor adaptado (floración mal sincronizada o escasa, diseminación, a veces, en estación seca etc.).

Por lo tanto, esto demuestra la importancia de las precipitaciones en los fenómenos que provocan la florescencia.

Hemos intentado además relacionar la estrategia de la reproducción de las especies con el estrato que ocupan y lo poco que se conoce de su área de repartición.

El grupo monomodal estricto comprende especies de todos los estratos, pero con una repartición más restringida, esto pudiera indicar que una floración regular en esas condiciones es privativa de especies relativamente locales. Al considerar el área de repartición de estas cuatro especies, hay que tener en cuenta que en dos casos raya y en los otros dos se extiende allende el Ecuador; por esta razón no se puede sostener la hipótesis de la regulación basada únicamente sobre el fotoperíodo.

Los grupos monomodal de transición y bimodal engloban especies de todos los estratos y de todas las áreas de repartición.

El grupo arrítmico comprende, más bien, especies de gran distribución, exceptuando *Tetrastylidium peruvianum*, especie local del estrato inferior.

No se ha podido comprobar la hipótesis, según la cual las especies que ocupan el estrato inferior tienen un comportamiento de floración menos rítmico que las otras (FRANKIE & al., 1974b), pero tampoco podemos rechazarla dado el número tan reducido de ellas en nuestro estudio.

Se puede observar que la correlación entre el área de repartición y el tipo de estrategia de reproducción de las especies, en términos generales, es poco importante. Bajo ese punto de vista, si entre las especies de amplia distribución, algunas de ellas parecen relativamente mal adaptadas, hay que notar que, en conjunto, su estrategia no es menos eficaz que la de especies de repartición más restringida. Esto depende, quizás, ya sea del hecho que la especie tiene un origen local y por consiguiente un mecanismo de floración adaptado a la región — eventualmente menos eficaz en otras partes (*Virola pavonis*, por ejemplo) — ya sea que la especie se ha diferenciado en otro lugar fuera de su área de repartición y que posee un mecanismo eficaz también en la Amazonía peruana, que éste funciona de la misma manera por doquier, o bien que se haya transformado con el fin de adaptarse a las condiciones locales, llegando de esta manera a la formación de un nuevo ecotipo que se podría calificar de “fenológico”.

Conclusión

Nuestro estudio ha puesto de manifiesto un cierto número de estrategias de reproducción. Respecto a conocer a qué fenómenos están adaptadas estas diferentes estrategias, en el caso de que lo estén, sugerimos algunos, pero no pretendemos haber solucionado el problema. Para ello se hubiera tenido que llevar a cabo un estudio sinecológico, particularmente en lo que concierne los animales polinizantes y deseminadores, así como su fenología.

Por otro lado, para poder comprender mejor los mecanismos que provocan el inicio de la floración, a nuestro parecer, sería necesario, además de llevar a cabo investigaciones estadísticas más detalladas, multiplicar esta clase de estudios en otros lugares a través de toda la Amazonía, esforzándose en encontrar el mayor número de especies comunes a esos lugares. Sería también muy interesante estudiar la fenología de especies amazónicas exportadas y cultivadas fuera de su área de repartición natural, como HOLTTUM (1931) pudo realizar en Singapur.

No hay que descartar la posibilidad de que tales estudios proporcionen indicaciones sumamente interesantes sobre el lugar de diferenciación de las especies consideradas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su gratitud a los empleados del Centro de Investigaciones Agroforestales de Jenaro Herrera, por el trabajo tan importante que ha representado la toma de datos de las observaciones, particularmente a Don Manuel Chota cuyos conocimientos de la selva son irremplazables. A J.-M. Mascherpa y a F. Métraux por la parte de informática. A T. Moruzzi-Bayo por la traducción del manuscrito.

El centro agro-forestal "Jenaro Herrera" se creó en 1966 como resultado de un acuerdo entre el Ministerio de Agricultura y Alimentación del Perú y la Cooperación Técnica del Gobierno Suizo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, J. C., R. A. ALMEIDA & N. P. FERNANDES (1979). Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9(1): 163-198.
- ARAUJO, V. C. (1970). Fenologia de essências florestais amazônicas. *Boletim do IMPA* 4: 25 pp.
- BERNARDI, L. & R. SPICHIGER (1980). Las Miristicáceas del Arborétum Jenaro Herrera. *Candollea* 35: 133-182.
- DAUBENMIRE, R. (1972). Phenology and others characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60(1): 147-170.
- DUCKE, A. & G. A. BLACK (1953). Phytogeographical notes on Brazilian Amazon. *Ann. Acad. Brasileira Ciencias* 25: 1-46.
- ENCARNACIÓN, F. (1985). Introducción a la flora y vegetación de la Amazonía peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. *Candollea* 40(1): 237-252.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER (1974a). Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: *Phenology and seasonality modeling*: 287-296. Chapman & Hall Limited, London.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER (1974b). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the Lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology* 62(3): 881-919.
- 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 trees species in tropical forest. *Amer. Naturalist* 104: 501-528.
- HOLTTUM, R. E. (1931). On periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore. *Gardens Bull., Singapore* 5: 173-206.
- LIEBERMAN, D. (1982) Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70(3): 791-806.
- MARMILLOD, D. (1982). *Methodik un Ergebnisse von Untersuchungen über Zusammensetzung und Aufbau eines Terrassenwaldes im peruanischen Amazon*. Gottingen.
- MEDWAY Lord (1972). Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 117-146.
- NJOKU, E. (1963). Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. *Journal of Ecology* 51: 617-624.
- RODRIGUES, W. A. (1980) Revisão taxonómica das espécies de Virola Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazonica* (suplemento) 10(1), 127 pp.

