

---

# LAS RELACIONES LIANA-ÁRBOL: REPERCUSIONES SOBRE LAS COMUNIDADES ARBÓREAS Y SOBRE LA EVOLUCIÓN DE LOS ÁRBOLES

EDGARDO I. GARRIDO-PÉREZ, RAFAEL DURÁN  
y GERHARD GEROLD

---

## RESUMEN

Las lianas (bejucos leñosos) comprenden 10-40% de los individuos y especies vegetales de las selvas tropicales, proliferan con el cambio global y reducen diferencialmente la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los árboles, por lo que se ha propuesto que intervienen en el balance competitivo entre especies arbóreas y que hay árboles con adaptaciones anti-liana. Sin embargo, también hay muchas evidencias de efectos neutros y positivos de las lianas sobre los árboles. Por eso formulamos un modelo de regresión múltiple sobre el rol de las lianas en las comunidades arbóreas, el cual es una expansión de la hipótesis diferencial del efecto de las lianas sobre los árboles. El

rol de las lianas en el balance competitivo entre árboles puede paliarse y difundirse entre especies arbóreas debido a las asociaciones difusas e impredecibles entre especies de lianas y árboles, y a sus cambios en cortos tiempos y espacios. Ello es consistente con estudios evolutivos que indican que las lianas no son un factor de selección natural en favor de adaptaciones arbóreas anti-liana; dichas características tienen otras funciones. Más estudios que combinen Ecología y Evolución explicarán mejor las relaciones entre los dos principales componentes de la flora leñosa tropical: lianas y árboles.

Las lianas (Figura 1) son plantas trepadoras leñosas que comprenden entre 10 y 40% de las especies vegetales de los bosques tropicales de tierras bajas (Lex *et al.*, 1998; Gentry, 1991; Schnitzer y Bongers, 2002). Las semillas de estas plantas germinan en el suelo (no son epífitas), y las plántulas y brinzales crecen de modo independiente a veces hasta ~1.5m de altura. Luego los individuos no pueden sostenerse a sí mismos debido a la flexibilidad de sus tallos (Putz, 1984a; Caballé, 1998). Por ello, las lianas han desarrollado adaptaciones como zarcillos, ganchos, tallo y ramas

volubles y otras estructuras con que se anclan sobre los árboles, lo que les permite seguir desarrollándose hasta llegar al dosel donde obtienen luz y dispersan mejor su polen y semillas (Putz, 1984a; Isnard y Silk, 2009).

Dado que las lianas logran eso anclándose sobre los árboles, se considera que son parásitas estructurales de éstos (Stevens, 1987) y que compiten con ellos por la luz y los recursos del suelo (Whigham, 1984; Clark y Clark, 1990), perjudicando a algunas especies arbóreas más que a otras (Wright *et al.*, 2005). De esto se ha deducido que las lianas son una fuerza estructuradora que contribuye a alterar la abun-

dancia relativa de las especies arbóreas mediante cambios en el balance competitivo entre estas especies (Pérez-Salicrup, 2001; Schnitzer y Bongers, 2002). Otros estudios sugieren que la presión selectiva de las lianas provocó la evolución de adaptaciones 'anti-liana' en ciertos árboles; por ejemplo, que el quiebre de las ramas ayuda a los árboles a desprenderse de las lianas (ver revisiones en Hegarty, 1991 y en Paul y Yavitt, 2011). Las perspectivas ecológica y evolutiva de las relaciones liana-árbol no han sido todavía integradas, a pesar de que Ecología y Evolución se complementan y unifican a las ciencias biológicas (Begon *et al.*, 2006), y

---

**PALABRAS CLAVE / Abundancia Relativa / Bejucos Leñosos / Cambios Espacio-Temporales / Competencia Liana-Árbol / Evolución / Regresión Múltiple /**

Recibido: 06/06/2011. Modificado: 20/02/2012. Aceptado: 27/02/2012.

**Edgardo I. Garrido-Pérez:** Doctor en Ciencias Naturales, Universität Göttingen (Uni-Göttingen), Alemania. Doctor en Ecología, Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), México). Investigador, Uni-Goettingen, Alemania. Dirección: Geographisches Institut, Abt. Landschaftsoekologie, Georg-August Universität Göttingen, PLZ 37077, Göttingen, Alemania. e-mail: egarrid@gwdg.de

**Rafael Durán:** Doctor en Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Investigador, CICY, México.

**Gerhard Gerold:** Doctorado en Geografía Física, Universität Hannover, Alemania. Profesor, Universitaet Göttingen, Alemania.

---



Figura 1. La liana *Davilla sp* (Dilleniaceae) en el Parque Nacional Soberanía, República de Panamá. Foto©: E.I. Garrido-Pérez.

a pesar del creciente rol de las lianas en relación con el cambio global (Schnitzer y Bongers, 2011). Por ejemplo, las lianas colonizan vigorosamente los claros que se forman al caer un árbol y las selvas secundarias, por lo que la tala selectiva, la aceleración del crecimiento y caída de los árboles vinculado a un incremento del CO<sub>2</sub> atmosférico y el abandono de tierras de cultivos contribuyen a su proliferación (ver revisión en Schnitzer y Bongers, 2011).

En la presente revisión se propone que, así como hay evidencias que indican que las lianas reducen el crecimiento y reproducción de los árboles (ver Lex *et al.*, 1998 y Schnitzer y Bongers, 2002), también hay evidencias de efectos positivos y neutros (Dillenburg *et al.*, 1993a; Wright *et al.*, 2005, Garrido-Pérez y Gerold, 2009), que amplían el conocimiento actual sobre el rol de las lianas en las comunidades arbóreas. Estudios recientes indican que la evolución de las relaciones liana-árbol no condujo a adaptaciones arbóreas anti-liana, sino que esas características tienen otras funciones y que las relaciones entre especies de lianas y árboles son difusas y generalistas (Garrido-Pérez y Burnham, 2010). Si esto es así, entonces las lianas no son un factor de selección capaz de generar adaptaciones en los árboles y los efectos positivos y neutros que tienen las lianas sobre los árboles deben neutralizar los efectos negativos.

Las preguntas a abordar en esta revisión son: 1) ¿Son los efectos positivos y neutros de las lianas sobre los árboles tan frecuentes como los efectos negativos? Y 2) ¿Cómo puede la alternancia espacio-temporal de dichos efectos alterar la estructura de las comunidades arbóreas y la evolución de adaptaciones arbóreas contra las lianas? Inicialmente se examina cómo se ha privilegiado a la competencia interespecífica como el mecanismo por excelencia de interacción entre lianas y árboles, lo que tal vez sesgó a los ecólogos a pensar que los efectos de las lianas sobre los árboles siempre son deletéreos. Luego se examinan las evidencias que indican que los efectos de las lianas sobre los árboles no sólo son deletéreos, sino también positivos y neutros, y que estos efectos pueden alternarse espacial y temporalmente. Después se integran estas nociones en un modelo matemático de regresión múltiple capaz de describir los efectos de las lianas sobre las comunidades arbóreas en una variedad de tiempos y espacios. Finalmente, se discute cómo el rol ecológico de las lianas difícilmente repercute en la evolución de adaptaciones de los árboles contra éstas.

### Competencia Liana-Árbol

Se ha documentado que altas cargas de lianas reducen el crecimiento y la reproducción de los árboles,

probablemente mediante competencia por la luz; que las lianas aumentan la mortalidad de los árboles, y que el sobrepeso de las lianas puede llegar a quebrar las ramas y troncos de los árboles (Putz, 1984a; Stevens, 1987; Clark y Clark, 1990; Wright *et al.*, 2005; Kainer *et al.*, 2006; Ingwell *et al.*, 2010; Schnitzer y Carson, 2010). No conocemos estudios experimentales que averigüen si las lianas pueden ser mutualistas o comensales de los árboles, lo que probablemente se debe a que la sola comparación morfológica y anatómica entre lianas y árboles indica que las lianas compiten exitosamente contra éstos. Las lianas pueden sobreponer sus hojas sobre las de los árboles (Ávalos y Mulkey, 1999; Schnitzer y Bongers, 2002) y se ha propuesto que los órganos de anclaje de las lianas pueden apretar el tallo y las ramas delgadas de los árboles, interrumpiendo el flujo de savia elaborada y reducir así la producción de flores y frutos del árbol (Stevens, 1987). Muchas lianas producen raíces profundas y amplios vasos xilemáticos, lo que les permite obtener y transportar agua más eficientemente que los árboles; aun en la estación seca (Gartner *et al.*, 1990; Ewers *et al.*, 1991; Phillips *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2005; Schnitzer, 2005). Aunque se han documentado casos en los que lianas y árboles de diámetro similar comparten densidades de flujo de savia similares (Andrade *et al.*, 2005), predomina la idea de que las lianas ganan la competencia contra los árboles por los recursos del suelo, retardando el crecimiento de éstos; experimentos y observaciones apoyan esta interpretación (ver más adelante) pero lo anterior no es válido para todas las especies de lianas. Por ejemplo, la Leguminosae es una de las familias más especiesas de lianas (Gentry, 1991) y muchas plantas de esta familia se asocian a bacterias fijadoras de nitrógeno, con lo que le prestan un servicio favorable a los árboles que ha sido reconocido desde hace más de cuarenta años (Stewart, 1969). También, mediante su hojarasca, las lianas redistribuyen el nitrógeno y fósforo en los bosques (Cai y Bongers, 2007), fertilizando así el suelo para los árboles. Sin embargo, no hay comparaciones morfológicas, anatómicas y funcionales entre especies de lianas y entre lianas y árboles, ni estudios experimentales sobre el efecto de distintas especies de lianas sobre los árboles.

Se han hecho experimentos cavando trincheras, quitando las lianas de la copa de los árboles o brinzales, y sembrando éstos en sitios con muchas lianas. Con tales métodos se confirmó que *Liquidambar styraciflua* (L.), *Ter-*

*minalia superba* Engl. & Diels, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Khaya anthotheca* (C.DC.) y *Nauclea diderrichii* Merr. crecen menos cuando co-existen con las lianas (Whigham, 1984; Dillenburg *et al.*, 1993b; Schnitzer *et al.*, 2005; Toledo-Aceves y Swaine, 2007; 2008a, b). Es probable que esto se deba a la competencia de las lianas por los recursos del suelo; por ejemplo, para *L. styraciflua* dicha competencia fue por el nitrógeno, mientras que el agua parece no ser un factor limitante en la plantación donde se realizó el estudio (Dillenburg *et al.*, 1993a). Por su parte, Schnitzer *et al.* (2005), quienes trabajaron en una selva con una marcada estación seca y alta disponibilidad de luz, proponen que, cuando el suministro de agua decrece, las lianas compiten exitosamente contra los árboles por agua y nutrientes.

En sitios amazónicos con una pronunciada estación seca, la corta de lianas y otras formas de manejo favorecieron al crecimiento de: *Senna multijuga* (Rich.), *Clarisia ilicifolia* (Spreng.), *Astronium fraxinifolium* Schott, *Tachigali paniculata* (Ducke), y árboles de distintas especies analizadas colectivamente (Pérez-Salicrup y Barker, 2000; Gerwing, 2001; Pérez-Salicrup, 2001; Vidal *et al.*, 2002). Algo similar ocurre para *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) y *Nectandra megapotamica* Mez. en una selva subtropical en Argentina (Campanello *et al.*, 2007). Los árboles de *Prioria copaifera* Griseb. (Leguminosae) crecen menos en un bosque inundable a causa de la liana leguminosa *Dalbergia brownei* (Jacq.) (Grauel y Putz, 2004). La competencia entre lianas y árboles es hasta ahora la explicación más aceptada y plausible a estos resultados (Figura 2a). Sin embargo, es preciso señalar que muchos de estos estudios no evalúan si esa competencia es real o aparente (*sensu* Connell, 1990; Figura 2b).

Después de cortar las lianas puede haber un incremento en el crecimiento de una especie arbórea  $A_1$ , que aparentemente indica que las lianas compiten con dicha especie. Si la competencia es real, las lianas agotan gran parte de los recursos limitantes (R), lo cual perjudica a la especie arbórea  $A_1$  (Figura 2a) y se refleja en un mejor crecimiento y/o adecuación de  $A_1$ . Sin embargo, en el mismo lugar puede haber

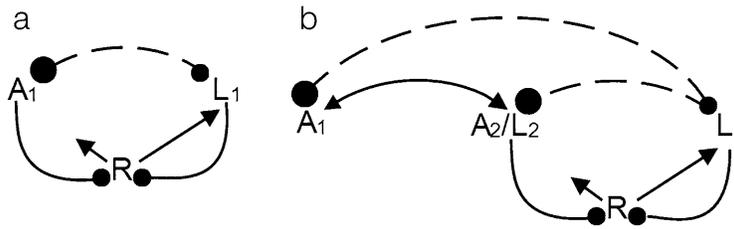


Figura 2. Competencia real (a) y competencia aparente (b) entre una especie de árbol ( $A_1$ ) y una especie de liana ( $L_1$ ) por un recurso (R, adaptado de Connell, 1990). Líneas sólidas: interacciones directas, líneas discontinuas: interacciones indirectas, círculos: especies desfavorecidas o muy desfavorecidas (círculos grandes), puntas de flechas curvas: especies favorecidas. Las flechas rectas indican plantas que explotan la mayoría del recurso (flechas largas) o la minoría del recurso.  $A_2$  es una segunda especie de árbol.  $L_2$  es una segunda

otra especie arbórea  $A_2$ , o incluso otra especie de liana  $L_2$ , que faciliten el crecimiento o la adecuación de la especie  $A_1$ , pero que a la vez compiten con la liana  $L_1$  (Figura 2b). Puesto que  $A_2$  (o  $L_2$ ) y  $A_1$  son mutualistas, al competir con  $A_2$  o con  $L_2$ , la liana  $L_1$  perjudica indirectamente a  $A_1$ . En experimentos de corta de lianas, se puede favorecer y aumentar el desempeño de  $A_2$  o  $L_2$ . Esto a su vez favorece a  $A_1$ , lo cual hace creer que las lianas compiten contra  $A_1$ . Así, el mayor crecimiento de la especie  $A_1$  después de cortar las lianas no demuestra que las lianas compiten con dicha especie por algún recurso; otra especie de árbol o liana puede mediar en este efecto. Por eso la competencia entre la liana  $L_1$  y la especie  $A_1$  es, según Connell (1990), aparente: aparece como resultado del experimento de corta, pero no refleja una competencia real (ver más detalles y ejemplos en Connell, 1990).

Se considera que una consecuencia evolutiva de la competencia real es la diferenciación entre genotipos y taxa competidores, lo cual conduce a un reparto de nichos ecológicos (Begon *et al.*, 2006). Si la competencia entre lianas y árboles es aparente o menos importante que otros factores de selección natural, dicha diferenciación no debería ocurrir y las raíces profundas de las lianas (Andrade *et al.*, 2005; Schnitzer *et al.*, 2005) deben tener una explicación diferente de la competencia liana-árbol. Las raíces profundas de las lianas debieron surgir en respuesta a la sequía y a la alta evapo-transpiración que ocurre en los bordes y otros microhábitats donde muchas lianas se originaron antes de convertirse en trepadoras.

### El Efecto Diferencial de las Lianas sobre los Árboles

En 2001 Pérez-Salicrup formuló y publicó evidencias en favor de

su hipótesis de que “las lianas perjudican a unas especies arbóreas más que a otras”. Un corolario de eso es que “las lianas alteran el balance competitivo entre especies arbóreas través del tiempo”. Ambos planteamientos se apoyan en muchas evidencias a nivel de brinzales, árboles juveniles y árboles adultos. Así lo sugieren experimentos de corto plazo de corta de lianas (Barker y Pérez-Salicrup, 2000; Pérez-Salicrup y Barker, 2000; Pérez-Salicrup, 2001), de siembra experi-

mental (Schnitzer *et al.*, 2005; Toledo-Aceves y Swaine, 2008a, b), y mediciones de largo plazo (Putz, 1984a; Clark y Clark, 1990; Ingwell *et al.*, 2010). El efecto deletéreo de las lianas es menor entre las especies pioneras que para las tolerantes a la sombra (Putz, 1984a; Clark y Clark, 1990; Schnitzer y Carson, 2010), las cuales sufren una merma de más de un 45% de su crecimiento, reclutamiento y riqueza de especies de brinzales en los claros dominados por lianas (Schnitzer y Carson, 2010). Existen especies pioneras que sufren una mayor infestación y posiblemente merma de su crecimiento por lianas con respecto a otras, y eso se repite para algunas especies tolerantes a la sombra (Ingwell *et al.*, 2010). Wright *et al.* (2005) encontraron que el efecto de las lianas sobre la reproducción de árboles co-existentes varía entre especies arbóreas. Por ello, asumiendo que los árboles que crecen, sobreviven y se reproducen menos tendrán menor adecuación o *fitness*, se ha planteado como corolario que las lianas son una fuerza que altera el balance competitivo de especies arbóreas a través del tiempo (Pérez-Salicrup, 2001; Schnitzer y Bongers, 2002; Wright *et al.*, 2005).

La hipótesis diferencial no sólo se apoya en evidencias empíricas, también tiene la virtud de asimilar actualizaciones que consideran efectos positivos y neutros de las lianas sobre los árboles. Existen casos en los que altas abundancias de *Dalbergia glabra* (Standley; Leguminosae) no retardan y probablemente aceleran el crecimiento de los árboles (Garrido-Pérez y Gerold, 2009) y reducen la mortalidad de los árboles cuando azotan los huracanes (Garrido-Pérez *et al.*, 2008). Nueve de 16 especies de árboles no redujeron sus probabilidades de fructificación a causa de las lianas (Wright *et al.*, 2005). La liana local *Parthenocissus quinquefolia* (L., Vitaceae) no redujo el crecimiento

de *L. styraciflua* L (Hamamelidaceae), sino que esto lo hizo mayormente la liana introducida *Lonicera japonica* Wall.Cat.473 (Caprifoliaceae) (Dillenburg *et al.*, 1993b). El desempeño de tres especies arbóreas fue afectado por la liana *Acacia kamerunensis* Gand. (Leguminosae), no por la liana simpátrica *Loeseneriella rowlandii* Loes. (Celastraceae) (Toledo-Aceves y Swaine, 2008b). También la mortalidad de 2172 árboles luego de 11 años fue similar para árboles con infestaciones  $\leq 75\%$  del área de la copa con respecto a los árboles que no hospedaban lianas y además hubo especies cuya infestación por lianas cambió a través del tiempo (Ingwell *et al.*, 2010).

Una especie arbórea puede tener altas cargas de lianas y sufrir efectos negativos durante un periodo determinado en un lugar dado, pero después esos efectos cambian (Ingwell *et al.*, 2010). Todo esto ocurre, por ejemplo, si cambia el grado de infestación por lianas debido al crecimiento de cada árbol, la mortalidad de las lianas (Phillips *et al.*, 2005) y el desprendimiento de éstas de los árboles. Las lianas son un componente 'hiperdinámico' cuyas poblaciones sufren un rápido reemplazo de individuos muertos por individuos nuevos en periodos tan cortos como 13-18 años (Phillips *et al.*, 2005), además de que se desplazan vigorosamente a través de las selvas mediante el alargamiento de sus tallos (Peñalosa, 1984; Putz, 1984a), todo lo cual difunde los efectos de las lianas sobre los árboles en tiempo y espacio. Es más, dos tercios de las lianas grandes mueren como consecuencia de la caída de los árboles a los que derriban (Phillips *et al.*, 2005), lo cual regula los efectos que éstas tienen en las selvas (Lex *et al.*, 1998). Todo ello puede explicar por qué las lianas tienen diferentes abundancias y efectos en selvas y árboles de diferentes edades (Garrido-Pérez y Gerold, 2009;

Letcher y Chazdon, 2009; Ingwell *et al.*, 2010).

Si bien hay zonas en las que una especie es perjudicada por las lianas, otras lianas pueden favorecer o no afectar a la especie en otros sitios. Todos esos individuos pueden pertenecer a subpoblaciones que intercambien genes, incluso sobre grandes distancias (Nason *et al.*, 1998; Apsit *et al.*, 2001; Nathan, 2006), paliándose así el efecto negativo de las lianas. Por ejemplo, en Quintana Roo, México, existen parches de selvas dominados por lianas Bignonaceae y Sapindaceae y los árboles crecen menos y mueren más cuando soplan los huracanes que en parches muy cercanos, algunos de ellos contiguos, que están dominados por la liana *Dalbergia glabra* (Standl., Leguminosae) (Garrido-Pérez *et al.*, 2008; Garrido-Pérez y Gerold, 2009). En la Amazonía, en la región Lacandona de México y en Sabah

(Malasia) existen paisajes que incluyen zonas cercanas dominadas por distintas especies de lianas debido a diferencias edáficas (Gentry, 1991; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002; Phillips *et al.*, 2003; DeWalt *et al.*, 2006). Mediante investigaciones empíricas se puede determinar si las especies arbóreas perjudicadas en unos sitios son favorecidas en otros y si el flujo génico entre parches de esos paisajes amortigua el efecto de las lianas sobre los árboles.

En síntesis, los efectos de las lianas sobre los árboles no sólo son deletéreos, sino que pueden ser neutros, e incluso positivos. Esos efectos dependen de la especie de liana, cambian temporal y espacialmente, y pueden ser difusos en vez de enfocarse sobre especies arbóreas particulares.

### Modelando los Efectos de las Lianas en Árboles Co-existentes

La hipótesis diferencial se puede expresar en forma de regresión lineal múltiple  $Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_p X_p + \epsilon$ , donde la variable dependiente Y es un indicador de desempeño arbóreo (crecimiento, supervivencia, reproducción, o una combinación de todos ellos), representado por el eje vertical de la Figura 3. Esta variable de respuesta varía en función de variables explicativas ( $X_1, X_2, \dots, X_p$ ) tales como la densidad de lianas en el vecindario o el área basal de dichas lianas; tales variables explicativas se van agregando para cada sitio particular en un momento dado (Figura 3b, c) y pueden cambiar entre sitios y tiempos (Figura 3c, d). Es más, se puede usar el área basal de especies particulares de lianas o bien de grupos particulares de lianas (e.g. todas las que tengan madera suave y xilema ancho) para averiguar cuáles son mejores descriptores del desempeño de los árboles (Garrido-Pérez y Gerold, 2009). Como en toda regresión lineal,  $\beta$  es el coeficiente de regresión

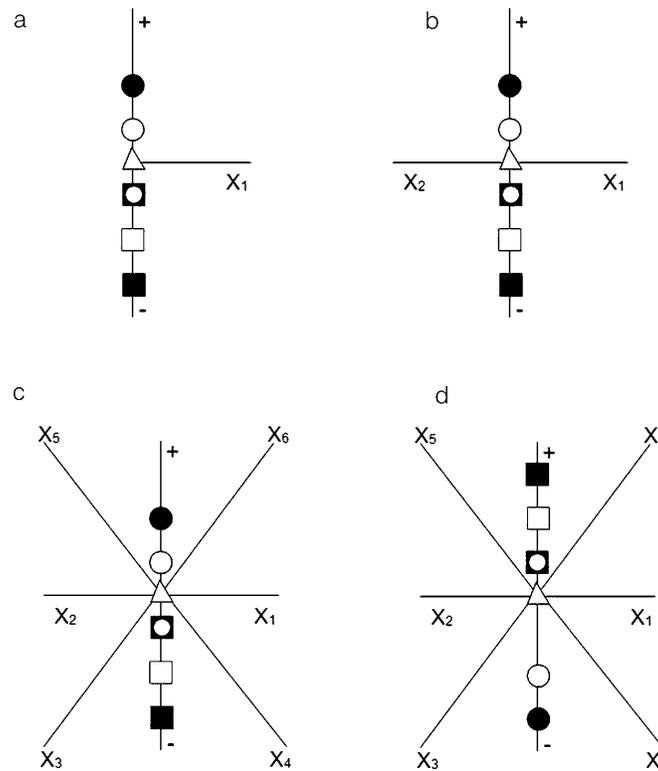


Figura 3. Variación de la adecuación de especies arbóreas co-existentes (eje vertical) según diferentes indicadores de abundancia de lianas en el vecindario (múltiples ejes X). Cada símbolo representa una especie de árbol. (a): Modelo de regresión de los efectos negativos, positivos o neutros a causa de un indicador de abundancia de las lianas ( $X_1$ ) tal como el número de individuos de lianas con xilema ancho por hectárea. (b): El modelo agrega otro indicador -tal como el número de individuos de lianas con xilema estrecho. (c): El modelo incorpora un mayor número de variables explicativas perjudicando a algunas especies y favoreciendo a otras en un determinado tiempo y lugar. (d): Las mismas variables incorporadas en c en otro tiempo o lugar se asocian a un mejor desempeño de especies previamente desfavorecidas.

y  $\epsilon$  denota los errores aleatorios, y se asume que las variables tienen un comportamiento lineal, por lo que cuando no sea así habría que realizar transformaciones (e.g. logarítmicas). Aunque este modelo no se refiere a los mecanismos por los cuales las lianas alteran el desempeño arbóreo, sí describe las variaciones de dicho desempeño entre especies de árboles co-existentes en asociación con las lianas. Es más, la presencia de otros árboles también puede alterar el crecimiento de cada árbol (competencia entre árboles), por lo que el modelo también permite que se incluyan atributos de los árboles circundantes como variables explicativas.

Muchas especies de lianas tienen características anatómicas similares tales como la conductancia, la dureza de la madera y el módulo de elasticidad de Young ( $\epsilon$ ), el cual representa la capacidad de las lianas de regresar a su forma original después de ser dobladas (Putz y Holbrook, 1991; Rowe *et al.*, 2004). Este último se mide cortando pedazos de lianas de especies conocidas a niveles estandarizados (e.g. a 1,3m sobre el nivel del suelo) y sometiendo a fuerzas de deformación conocidas. Así, se pueden agrupar especies de lianas con valores similares de elasticidad, conductancia y dureza de la madera para explorar los efectos de las lianas con características biomecánicas, fisiológicas y anatómicas similares sobre los árboles, usando la abundancia de dichas lianas en el modelo. Como el modelo se enriquece con valores empíricos, se le puede aplicar en diferentes lugares y tiempos usando métodos de campo estandarizados. Esto permitirá explorar cuáles lianas son perjudiciales para los árboles, cuáles no, dónde, cuándo y para cuáles árboles; así como qué porcentaje de la varianza del desempeño de los árboles es explicado por la abundancia de cuáles lianas (e.g. de vasos xilemáticos amplios vs estrechos).

### El Efecto Diferencial de las Lianas y la Evolución de los Árboles

Si los efectos de las lianas varían en cortos tiempos y espacios, y si además de ser desfavorables son favorables y neutros para los árboles, entonces los efectos de las lianas se difunden entre especies y entre genotipos de cada especie arbórea, lo cual hace inverosímil la idea del surgimiento de adaptaciones arbóreas anti-liana. Para que esto último ocurra, una misma subpoblación arbórea debe estar sometida a la presión selectiva de las

lianas en amplios espacios durante muchas generaciones (Garrido-Pérez y Burnham, 2010; Thorpe *et al.*, 2011). Contrariamente, en las selvas de la actualidad no hay asociaciones especie-especie entre lianas y árboles; sino que éstas se entablan de modo aleatorio con respecto a la identidad taxonómica de los árboles (Pérez-Salicrup *et al.*, 2001; Pérez-Salicrup y De Meijere, 2005; Malizia y Grau, 2006). El cuerpo de cada liana adulta es muy largo, se asocia a más de un árbol, casi siempre de especies diferentes. La variedad de especies arbóreas tropicales es tan alta en cada vecindario que las probabilidades de que cualquier liana se hospede sobre dos árboles de la misma especie es muy baja y se reduce exponencialmente a lo largo de las generaciones (Garrido-Pérez y Burnham, 2010).

Esto debió ser así en el pasado porque los orígenes y procesos de diversificación de las lianas ocurrieron mucho después que los de los árboles y arbustos. De hecho, las lianas evolucionaron de poblaciones ancestrales mayormente compuestas por individuos arbóreos y arbustivos (Gentry, 1991; Gianoli, 2004; Pace *et al.*, 2009) y pocas familias arbóreas han producido especies trepadoras en comparación con las que no lo hicieron (Gentry, 1991), así que, desde sus orígenes, las lianas se enfrentaron a vecindarios arbóreos altamente diversos (Garrido-Pérez y Burnham, 2010). El registro fósil lo apoya; los fósiles de lianas angiospermas más antiguos que se conocen datan del Cretácico (hace  $\sim 145 \times 10^6$  años; Burnham, 2009), en cambio, la colonización del ambiente terrestre por las plantas se inició hace alrededor de  $410 \times 10^6$  años, e incluyó el surgimiento temprano de formas autoportantes como los árboles y arbustos, mucho antes de que las lianas aparecieran y proliferaran (Stewart y Rothwell, 1993; Bateman *et al.*, 1998). Además, cualquier tendencia de las lianas y árboles a formar asociaciones específicas fue repetidamente interrumpida por la extinción masiva de las especies de lianas y árboles (McElwain y Punyasena, 2007; Burnham, 2009; Garrido-Pérez y Burnham, 2010).

Las características arbóreas consideradas adaptaciones 'anti-liana' cumplen mejor con otras funciones. La corteza caediza y la textura lisa del tronco de árboles como *Bursera simarouba* no impide la infestación por lianas (Stevens, 1987); más bien favorece el intercambio gaseoso entre el medio y las células fotosintéticas del tallo de esa especie. El quiebre de las ramas y tallos de los árboles fuertemente in-

festados por lianas no ocurre en zonas de abscisión, lo cual sería una adaptación contra las lianas, sino que resulta del sobrepeso de éstas (Garrido-Pérez y Burnham, 2010). Las zonas de abscisión de las hojas de las palmas, consideradas adaptativas contra las trepadoras (Putz, 1984b; Rich *et al.*, 1987), también existen en todas las demás monocotiledóneas, lo que indica que surgieron independientemente de las interacciones entre palmas y lianas. El rápido crecimiento y alargamiento de los árboles pioneros es parte de una estrategia de historia de vida apta para llegar rápidamente al dosel y expandirse allí (Martínez-Ramos, 1994), y las hojas compuestas ayudan a la ventilación y refrigeración de éstas (Nobel, 2005). El que algunos individuos arbóreos con dichas características se asocien con menos lianas puede simplemente ser un beneficio adicional de dichas características (Garrido-Pérez y Burnham, 2010).

En síntesis, los efectos de las lianas varían según la especie de liana, cambian y se difunden entre especies arbóreas y se alternan espacial y temporalmente, haciendo improbable que la selección natural de las lianas genere adaptaciones arbóreas contra ellas. Mientras el cambio global está aumentando la abundancia de las lianas con respecto a los árboles, más investigaciones que incluyan consideraciones evolutivas mejorarán el entendimiento de cómo interactúan los dos principales componentes de la flora leñosa tropical: lianas y árboles.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Juan Manuel Dupuy, Roger Orellana, Víctor Parra, Luz María Calvo y Stefan Schnitzer sus importantes críticas a manuscritos previos. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), la Organización de Estados Americanos (OEA), el Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) y la Universidad de Göttingen, Alemania, financiaron esta investigación.

### REFERENCIAS

- Andrade JL, Meinzer R, Goldstein G, Schnitzer SA (2005) Water uptake and transport in lianas of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19: 282-289.
- Apsit VJ, Hamrick JL, Nason JD (2001) Breeding population size of a fragmented population of a Costa Rican dry forest. *J. Hered.* 92: 415-420.
- Ávalos G, Mulkey SS (1999) Seasonal changes in liana cover in the upper canopy of a neotropical dry forest. *Biotropica* 31: 186-192.

- Barker MG, Pérez-Salicrup DR (2000) Comparative water relations of mature mahogany (*Swietenia macrophylla*) trees with and without lianas in a sub-humid seasonally dry forest in Bolivia. *Tree Physiol.* 20: 1167-1174.
- Bateman RM, Crane PR, DiMichele WA, Kenrick PR, Rowe NP, Speck T, Stein WE (1998) Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 263-292.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell. Cambridge, MA, EEUU. pp 3-29 y pp 227-265.
- Burnham RJ (2009) An overview of the fossil record of climbers: bejucos, sogas, trepadoras, lianas, cipós and vines. *Rev. Bras. Paleontol.* 12: 149-160.
- Caballé G (1998) Le port autoportant des lianes tropicales: une synthèse des stratégies de croissance. *Can. J. Bot.* 76: 1703-1716.
- Cai Z, Bongers (2007) Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China. *J. Trop. Ecol.* 23: 115-118.
- Campanello PI, Garibaldi JF, Gati MG, Goldstein G (2007) Lianas in a subtropical Atlantic forest: host preference and tree growth. *Forest Ecol. Manag.* 242: 250-259.
- Clark D, Clark D (1990) Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 321-331.
- Connell JH (1990) "Apparent" versus "Real" competition in plants. En Grace JB, Tillman D (Eds.) *Perspectives in Plant Competition*. Academic Press. San Diego, CA, EEUU. pp. 9-26.
- DeWalt SJ, Ickes K, Nilus R, Harms KE, Burslem DFRP (2006) Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecol.* 186: 203-216.
- Dillenburg LR, Whigham DF, Teramura AH, Forseth IN (1993a) Effects of below and above ground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* 93: 48-54.
- Dillenburg LR, Whigham DF, Teramura AH, Forseth IN (1993b) Effects of vine competition on availability of light, water and nitrogen to a tree host (*Liquidambar styraciflua*). *Am. J. Bot.* 80: 244-252.
- Ewers FW, Fischer JB, Fitchner K (1991) Water flux and xylem structure in vines. En Putz FE, Mooney HA (Eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp. 127-160.
- Garrido-Pérez EI, Burnham R (2010) The evolution of host specificity in liana-tree interactions. *Puente Biol.* 3: 145-157.
- Garrido-Pérez EI, Gerold G (2009) Land-use history and the origins and effects of lianas on tree-communities. *Erdkunde* 63: 211-227.
- Garrido-Pérez EI, Dupuy JM, Durán R, Ucan-May M, Schnitzer SA, Gerold G (2008) Effects of lianas and hurricane Wilma on tree damage in the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 24: 559-562.
- Gartner BL, Bullock SH, Mooney HA, Brown VB, Whitbeck JL (1990) Water transport properties of vines and tree stems in a tropical deciduous forest. *Am. J. Bot.* 77: 742-749.
- Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. En Putz FE, Mooney HA (Eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp 3-49.
- Gerwing JJ (2001) Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. *J. Appl. Ecol.* 38: 1264-1276.
- Gianoli E (2004) Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proc. R. Soc. Lond.* 271: 2011-2015.
- Grauel WT, Putz FE (2004) Effects of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darién, Panamá. *Forest Ecol. Manag.* 190: 99-108.
- Hegarty EE (1991) Vine-host interactions. En Putz FE, Mooney HA (Eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, RU. pp 357-375.
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M (2002) Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160: 91-112.
- Ingwell LL, Wright SJ, Becklund KK, Hubbell SP, Schnitzer SA (2010) The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panamá. *J. Ecol.* 98: 879-887.
- Isnard S, Silk WK (2009) Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21<sup>st</sup> century. *Am. J. Bot.* 96: 1205-1221.
- Kainer KA, Wadt LHO, Gomes-Silva DAP, Capanu M (2006) Liana loads and their association with *Bertholletia excelsa* fruit and nut production, diameter growth and crown attributes. *J. Trop. Ecol.* 22: 147-154.
- Letcher SG, Chazdon RL (2009) Lianas and self-supporting plants during tropical forest succession. *Forest Ecol. Manag.* 257: 2150-2156.
- Lex V, Batista RC, De Oliveira RE (1998) Ecología de lianas e o manejo de fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF* 12: 43-64.
- Malizia A, Grau R (2006) Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina. *J. Trop. Ecol.* 22: 331-339.
- Martínez-Ramos M (1994) Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 179-224.
- McElwain JC, Punyasena SW (2007) Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends Ecol. Evol.* 22: 548-557.
- Nason JD, Herre EA, Hamrick JL (1998) The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature* 391: 685-687.
- Nathan R (2006) Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786-788.
- Nobel PS (2005) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press. Amsterdam, Holanda. pp 321-342.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V (2009) The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evol. Dev.* 11: 465-479.
- Paul GS, Yavitt JB (2011) Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *Bot. Rev.* 77: 11-30.
- Peñalosa J (1984) Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* 16: 1-9.
- Pérez Salicrup DR (2001) Effect of liana-cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82: 389-396.
- Pérez-Salicrup DR, Barker MG (2000) Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oekologia* 124: 469-475.
- Pérez-Salicrup DR, De Meijere W (2005) Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37: 153-156.
- Pérez-Salicrup DR, Sork VL, Putz FE (2001) Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34-47.
- Phillips N, Oren R, Zimmermann R, Wright SJ (1999) Temporal patterns of water flux in trees and lianas in a Panamanian moist forest. *Trees* 14: 116-123.
- Phillips OL, Núñez Vargas O, Monteagudo Mendoza A, Peña Cruz A, Chuspe Zans M, Galino Sánchez W, Yli-Halla M, Rose S (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *J. Ecol.* 91: 757-775.
- Phillips OL, Vásquez Martínez R, Monteagudo Mendoza A, Baker TR, Núñez Vargas P (2005) Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86: 1250-1258.
- Putz FE (1984a) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz FE (1984b) How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16: 19-23.
- Putz FE, Holbrook NM (1991) Biomechanical studies of vines. En Putz FE, Mooney HA (Eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp 73-97.
- Rich P, Shawn L, Muñoz L, Quesada M (1987) Shedding of vines by the palms *Welfia georgii* and *Iriarteia gigantea*. *Principes* 31: 31-34.
- Rowe N, Isnard S, Speck T (2004) Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. *J. Plant Growth Regul.* 25: 108-128.
- Schnitzer SA (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *Am. Nat.* 166: 262-276.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol. Evol.* 17: 223-230.
- Schnitzer SA, Bongers F (2011) Increasing liana abundance and biomass in tropical for-

- ests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecol. Lett.* 14: 397-406.
- Schnitzer SA, Carson WP (2010) Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecol. Lett.* 13: 849-857.
- Schnitzer SA, Kuzee ME, Bongers F (2005) Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *J. Ecol.* 93: 1115-1125.
- Stevens G (1987) Lianas as structural parasites: the *Durán Durán* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Stewart WDP (1969) Biological and ecological aspects of nitrogen fixation by free-living microorganisms. *Proc. R. Soc. Lond. B* 172: 367-388.
- Stewart WN, Rothwell GW (1993) *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Caps. 21, 23, 25, 30 y 31. Cambridge University Press. Cambridge, RU.
- Thorpe AS, Aschehoug ET, Atwater DZ, Callaway RM (2011) Interactions among plants and evolution. *J. Ecol.* 99: 729-740.
- Toledo-Aceves T, Swaine MD (2007) Effect of three species of climber on the performance of *Ceiba pentandra* seedlings in gaps in a tropical forest in Ghana. *J. Trop. Ecol.* 23: 45-52.
- Toledo-Aceves T, Swaine MD (2008a) Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecol.* 196: 233-244.
- Toledo-Aceves T, Swaine MD (2008b) Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understorey in a tropical forest in Ghana. *J. Veg. Sci.* 19: 717-728.
- Vidal E, Viana VM, Ferreira JL (2002) Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de madeira com e sem manejo florestal na Amazônia oriental. *Sci. For.* 61: 133-143.
- Whigham D (1984) The influence of vines on the growth of *Liquidambar styraciflua* L. (sweetgum). *Can. J. Forest Res.* 14: 37-39.
- Wright SJ, Jaramillo MA, Pavón J, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2005) Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. *J. Trop. Ecol.* 21: 307-315.

## LIANA-TREE RELATIONSHIPS: CONSEQUENCES FOR TREE COMMUNITIES AND TREE EVOLUTION

Edgardo I. Garrido-Pérez, Rafael Durán and Gerhard Gerold

### SUMMARY

*Lianas (woody vines) comprise 10-40% of the individuals and species of tropical forests. They proliferate in response to global change and differentially reduce the survival, growth and reproduction of tree species. Indeed, it has been proposed that lianas alter the competitive balance among tree species and even that there are trees with adaptations to avoid and shed lianas. However, many evidences suggest that lianas also have neutral and positive effects on trees, and thus a multiple linear regression model is formulated on the role of lianas on tree communities. Such a model is an expansion of the differential hypothesis on the effect of lianas on trees. Liana's role in structuring tree communities can be reduced and diffused among tree species due to the diffuse, non-predictable associations among species of lianas and trees and to the rapid switch of such associations in time and space. That is consistent with evolutionary studies showing that lianas are not a major selective pressure favoring adaptations of trees to avoid and shed them; such characteristics have other functions. Further studies combining both Ecology and Evolution may better explain the relationships between the two main components of the woody flora of tropical forests: lianas and trees.*

*Lianas (woody vines) comprise 10-40% of the individuals and species of tropical forests. They proliferate in response to global change and differentially reduce the survival, growth and reproduction of tree species. Indeed, it has been proposed that lianas alter the competitive balance among tree species and even that there are trees with adaptations to avoid and shed lianas. However, many evidences suggest that lianas also have neutral and positive effects on trees, and thus a multiple linear regression model is formulated on the role of lianas on tree communities. Such a model is an expansion of the differential hypothesis on the effect of lianas on trees. Liana's role in structuring tree communities can be reduced and diffused among tree species due to the diffuse, non-predictable associations among species of lianas and trees and to the rapid switch of such associations in time and space. That is consistent with evolutionary studies showing that lianas are not a major selective pressure favoring adaptations of trees to avoid and shed them; such characteristics have other functions. Further studies combining both Ecology and Evolution may better explain the relationships between the two main components of the woody flora of tropical forests: lianas and trees.*

## AS RELAÇÕES LIANA-ÁRVORE: REPERCUSSÕES SOBRE AS COMUNIDADES ARBÓREAS E SOBRE A EVOLUÇÃO DAS ÁRVORES

Edgardo I. Garrido-Pérez, Rafael Durán e Gerhard Gerold

### RESUMO

*Os lianas (rattans ligneous) compreendem 10-40% dos indivíduos e das espécies vegetais das florestas tropicais, proliferam com a mudança global e o diferencialmente reduzem a sobre-experiência, o crescimento e a reprodução das árvores. Neste último um tem seted para fora de que os lianas fazem exame parte no contrapeso do competição entre a espécies do arvores e mesmo aquela é arvores com adaptações anti-liana. Não obstante também há umas evidências de efeitos neutros e positivos dos lianas nas árvores e de qual estes podem alternar em épocas e em espaços curtos. Para essa razão nós formulamos um modelo da regressão múltipla no rolo dos lianas nas comuni-*

*dades arboreal, que é uma expansão da hipótese do efeito diferencial dos lianas nas árvores. O rolo dos lianas no contrapeso do competidor entre árvores pode ser paliado e difuso entre espécies arboreal devido às associações difusas e imprevisíveis entre espécies dos lianas e árvores. É consistente com os estudos evolucionários que indicam que os lianas não são um fator da seleção natural no favor do adaptações arboreal anti-liana; estas características têm outras funções. Mais estudos do que combinam ecologia e a evolução explicam mais melhor as relações entre os componentes principais do flora ligneous tropical: lianas e árvores.*