

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION
ESCUELA DE POSTGRADO

**ESTUDIO DE POBLACIONES DE SEMILLAS Y SOTOBOSQUE EN
TRES BOSQUES HUMEDÓS EN LA TERCERA FASE DE LA
SUCESION SECUNDARIA, Y SU CONTRIBUCION A LA
BIODIVERSIDAD Y A LA REGENERACION DEL BOSQUE**

POR

LORENA TORTOS SANCHEZ



Turrialba, Costa Rica
1997

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

CATIE

2 JUN 1996

RECIBIDO
Luzmila C. B.

CATIE

PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION

**ESTUDIO DE POBLACIONES DE SEMILLAS Y SOTOBOSQUE EN
TRES BOSQUES HUMEDOS EN LA TERCERA FASE DE LA
SUCESION SECUNDARIA, Y SU CONTRIBUCION A LA
BIODIVERSIDAD Y A LA REGENERACION DEL BOSQUE**

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico Académico del Programa de Estudios de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar por el grado de

Magister Scientiae

por:

LORENA TORTOS SANCHEZ

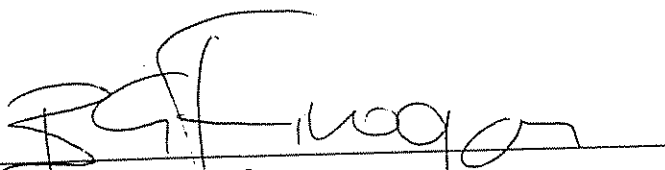
Turrialba, Costa Rica

1996

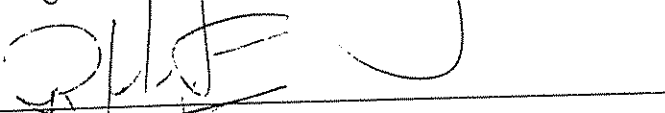
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

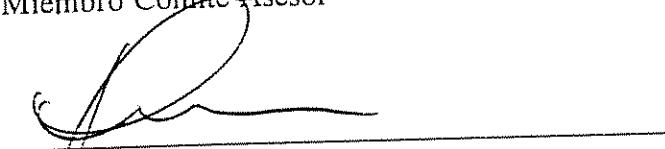
FIRMANTES:



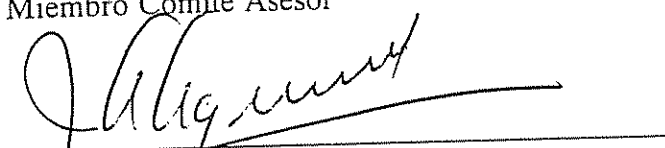
Bryan Finegan, Ph. D.
Profesor Consejero



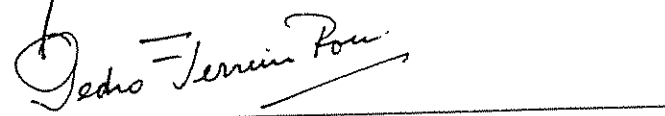
Rodolfo Salazar, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Diego Delgado, M. Sc.
Miembro Comité Asesor



Juan A. Aguirre, Ph. D.
Jefe, Area de Postgrado



Pedro Ferreira, Ph. D.
Director, Programa de Enseñanza



Lorena Tortós Sánchez
Candidato

Candidato

DEDICATORIA

A Nelson por su amor y constante apoyo y motivación

A mis papas: Ana y José Joaquín con especial cariño

A mis hermanos: Adriana, Priscilla, José Joaquín y Cristina

AGRADECIMIENTOS

Al Proyecto OLAFO por financiar parte de mi matrícula y así darme la oportunidad de realizar estudios de postgrado en CATIE, en especial a Alejandro Imbach y Jose Oduber Rivera, por su desinteresada colaboración.

Al Dr. Bryan Finegan, profesor consejero, por el tiempo dedicado, por su orientación, sus sugerencias, siempre acertados, acerca del desarrollo de la investigación.

Al Dr. Rodolfo Salazar, miembro del comité asesor, por sus sugerencias.

A Diego Delgado, por su constante aporte, desinteresada ayuda y su valiosa colaboración en la revisión del documento. Muchas gracias Diego.

A Jorge Arias, Vicente Herra y Marvin Saborio por su disposición e interés en el trabajo de campo.

A David Quirós, por sus sugerencias y el interés mostrado en el inicio del presente trabajo.

Al Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (CATIE-COSUDE) por el apoyo logístico y económico brindado para que el trabajo de campo fuera posible.

Al Banco de semillas del CATIE por brindarme sus instalaciones para una fase del trabajo.

A los compañeros de promoción por el enriquecedor intercambio cultural y por su valiosa amistad .

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	xi
SUMMARY	xiii
LISTA DE CUADROS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
ANEXOS	x
1 INTRODUCCIÓN	1
1.2 Objetivos	2
1.2 Objetivo general:	2
1.3 Objetivos específicos	3
1.4 Hipótesis	4
2 REVISION DE LITERATURA	5
2.1 Bosque tropical húmedo	5
2.2 Bosque secundario	6
2.2.1 Formación de bosques secundarios	8
2.2.2 Etapas de formación de un bosque secundario	9
a. Primera etapa	9
b. Segunda etapa	10
c. Tercera etapa	11
2.3 Los grupos ecológicos de especies forestales y los factores que influyen en su regeneración	12
A. Heliófitas efímeras	12
B. Heliófitas durables	13
C. Esciófitas	13
2.4 Factores que afectan la sucesión	15
2.5 Descripción de las comunidades vegetales	18
2.5.1 Caracterización de la composición florística en bosques húmedos tropicales de América	19
2.5.2 Metodología para el estudio de la riqueza florística en bosques tropicales	21
2.6 Características de polinización y diseminación de las especies arbóreas en bosques tropicales	22
2.6.1 Modos de polinización	22
2.6.2 Diseminación de diásporas	23
2.6.2.1 Diseminación por animales y aves	25
2.6.2.2 Diseminación por el viento	28
2.7 Banco de semillas	29
2.7.1 Latencia de las semillas	31
a: Latencia innata o endógena	32
b: Latencia inducida o secundaria.	32
c: Latencia impuesta o exógena	32
2.8 Lluvia de semillas	33
2.9 Factores que influyen en la regeneración	35

JUN 1998
 RECIBIDO
 Costa Rica

3	MATERIALES Y METODOS	39
3.1	Descripción de las áreas de estudio	39
3.1.1	Finca "El Cerro"	39
3.1.1.1	Vegetación	39
3.1.1.2	Clima	40
3.1.1.3	Suelos y topografía	40
	i. Consociación Quebradas	41
	ii. Consociación Cerros	41
	iii. Complejo Barrancos	41
3.1.2	Bosque "Tirimbina"	42
3.1.2.1	Ubicación	43
3.1.2.2	Clima	43
3.1.2.3	Suelos y topografía	43
3.1.2.4	Vegetación	44
3.1.3	Bosque "Los Espaveles"	44
3.1.3.1	Ubicación	44
3.1.3.2	Clima	45
3.1.3.3	Suelos y topografía	45
3.1.3.4	Vegetación	45
3.2	Muestreo de latizales	46
3.3	Lluvia de semillas	48
3.4	Banco de semillas	49
3.5	Interpretación de la dinámica poblacional de especies comunes y predicción de futuros cambios sucesionales	50
3.6	Análisis de datos	51
3.6.1	Riqueza y diversidad de plantas 2,5 - 9,9 cm de dap., en tres bosques secundarios	51
3.6.2	Comparación de composición entre sitios	53
4	RESULTADOS Y DISCUSION	54
4.1	Riqueza y diversidad de la vegetación en 0.1 ha	54
4.2	Descripción comparativa de la composición de la vegetación $\geq 2,5$ cm de dap. en 0.1 ha	64
4.2.1	Bosque "Los Espaveles"	64
4.2.2	Bosque "Tirimbina"	66
4.3	Bosque El Cerro	71
4.3.1	Bosque testigo	71
4.3.2	Bosque raleado	74
4.4	Comparación entre sitios	78
4.4.1	Índices de similaridad	78
4.5	Diseminación de diásporas	79
4.5.1	Diásporas recolectadas	79
4.5.2	Discusión	85
4.6	Banco de Semillas	86
4.6.1	Abundancia y composición de semillas germinadas	86
4.6.2	Discusión	90
5	CONCLUSIONES	93
6	BIBLIOGRAFIA	95
	Lista de especies identificadas en los bosque Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro	104

LISTA DE CUADROS

1.	Categorías de tamaño de altura de individuo adulto presentes en las subparcelas de estudio 5 x 5 m (0.1 ha).	47
2.	Número total de familias (F), especies (S) e individuos (N) encontrados en los bosques Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro, (Bosque testigo y bosque raleado).	54
3.	Índices de diversidad por bosque en 0,1 ha.	57
4.	Familias más importantes en 0.1 ha según el número de géneros, especies e individuos encontrados en el bosque Los Espaveles.	65
5.	Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes del bosque Los Espaveles en 0.1 ha.	67
6.	Familias más importantes en 0.1 ha según el número de géneros, especies e individuos encontrados en el bosque Tirimbina.	68
7.	Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes en 0.1 ha en el bosque Tirimbina.	70
8.	Familias más importantes en 0.1 ha según el número de especies e individuos encontrados en El Cerro (bosque testigo)	72
9.	Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especies más importantes del Cerro (bosque testigo)	73
10.	Familias más importantes en 0.1 ha según el número de especies, géneros e individuos encontrados El Cerro (bosque raleado)	75
11.	Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes en 0.1 ha encontrados en El Cerro, bosque raleado	76
12.	Coeficientes de similitud de Czekanowski para 0.1 ha	79
13.	Promedio general de caída de diásporas, e intervalos de confianza en 40 trampas durante seis meses.	80
14.	Número de diásporas diseminadas por especie, por trampa durante siete meses de evaluación.	82
15.	Promedios e intervalos de confianza del número de plántulas germinadas en 0.48 m ² de suelo en 10 cm de profundidad.	86

- 16 Número total de géneros, familias, especies e individuos de las plántulas germinadas de 87
Los Espaveles, Tirimbina, El Cerro (bosque testigo y bosque raleado) 0.48 cm² de
suelo.
- 17 Número, promedio y forma de vida de plántulas germinadas por bosque 88
- 18 Número, promedios e intervalos de confianza de las especies germinadas en las 89
cuarenta cajas de cada uno de los bosques.

LISTA DE FIGURAS

- 1 Curva área - especie para individuos a) $\geq 2,5$ - 9,9, b) ≥ 10 y c) $\geq 2,5$ cm dap en 0.1 ha. 60
- 2 Porcentaje del número de especies (% EN) y de individuos (%NI) según posición en el dosel a la madurez, en los bosques a) Espaveles y b) Tirimbina, para $\geq 2,5$ cm de dap en 0.1 ha. 62
- 3 Porcentaje del número de especies (% EN) y de individuos (%NI) según posición en el dosel a la madurez, en el bosque El Cerro a) Testigo y b) Raleado, para $\geq 2,5$ cm de dap en 0.1 ha. 63
- 3 Principales síndromes de dispersión de semillas presentes en los cuatro bosques de estudio, Los Espaveles, Tirimbina y el Cerro (bosque testigo y raleado) 84

ANEXOS

- 1 Lista de especies identificadas en los bosque Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro. 104

TORTOS S., L. 1996. Estudio de poblaciones de semillas y sotobosque en tres bosques húmedos en la tercera fase de la sucesión secundaria, y su contribución a la biodiversidad y a la regeneración del bosque. Tesis Mg. Sc., CATIE, Turrialba, Costa Rica.

PALABRAS CLAVES: Riqueza y composición florística, diversidad florística, banco y lluvia de semillas, dispersión de diásporas, síndrome de dispersión, bosque secundario, sucesión secundaria.

RESUMEN

El objetivo fundamental de esta investigación fue caracterizar y describir la composición de tres comunidades de bosque secundario de la tercera etapa sucesional a nivel de sotobosque banco y lluvia de semillas; en los bosques Los Espaveles, CATIE, Turrialba, Costa Rica de 42 años de edad, Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica de 33 años y El Cerro, Florencia, San Carlos, Costa Rica de 28 años de edad, en dos tipos de hábitats: bosque testigo y bosque raleado.

En cada uno de los bosques y dentro de las parcelas permanentes de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales se instalaron 40 parcelas de 5 m x 5 m en las que se registraron e identificaron (a nivel de familia, género y especie cuando fue posible), todos los individuos de dap \geq 2,5 cm hasta 9,9 cm, que se encontraban enraizados dentro de las parcelas, para determinar la riqueza y composición de cada uno de los bosques. Se incluyeron lianas, arbustos, palmas y árboles. Para el estudio de caída de semillas se instalaron aleatoriamente veinte trampas en las parcelas de 5 m x 5 m. En el caso de banco de semillas se tomaron muestras de suelo en cada una de las parcelas de 5 m x 5 m y luego se trasladaron al Vivero de Mejoramiento Genético del CATIE, para el registro de emergencia de plántulas. También se utilizó la información de individuos \geq 10 cm dap que se encuentra almacenada en la Unidad de Manejo de Bosques Naturales de CATIE, para la interpretación de la dinámica poblacional de las especies y la predicción de futuros cambios sucesionales.

En diámetros \geq 2,5 cm hasta 9,9 cm dap el bosque que presentó mayor riqueza de especies fue Tirimbina, seguido por Los Espaveles. Entre los dos hábitats del Cerro el bosque testigo presentó mayor riqueza de especies y géneros que el bosque raleado. En diámetros superiores el bosque con mayor riqueza de especies y géneros fue Los Espaveles y el segundo de importancia fue Tirimbina.

Al comparar las dos clases diámetricas, hubo mayor riqueza de especies, géneros y familias en las clases inferiores, lo que concuerda con lo reportado por

Rollet (1980) quién indica que es de esperar que el número de individuos, géneros y especies es cada vez inferior conforme se avanza en las clases diámtricas , aspecto característico de los bosques tropicales.

Entre los bosques de estudio se presentaron diferencias muy marcadas en la composición florística. En todos los sitios se las especies que dominan el sotobosque son muy diferentes a las que dominan los estratos superiores.

En la lluvia de semillas el síndrome de dispersión por viento fue el más importante , mientras que el síndrome por dispersión de vertebrados fue mínima en todos los sitios. El bosque donde se recolectaron mayor cantidad de semillas fue en el de los Los Espaveles, mientras que el bosque El Cerro raleado solo se recolectó una especie de árbol(*Rollinia pittieri*)

El banco de semillas del suelo, el bosque Los Espaveles es el que presentó mayor número de géneros y familias donde las especies de herbáceas y árbol fueron las más importantes, consideradas típicas colonizadoras de sitios abandonados y el Cerro raleado fue el sitio que presentó menor número géneros y familias.

Se estableció que el número de especies presentes como individuos adultos y el número de plántulas, es una relación muy baja, ya que del total de especies registradas en la vegetación, un porcentaje muy bajo estuvo representada en el banco de semillas; por lo tanto el banco de semillas aporta de manera importante en la biodiversidad de los bosques porque la gran mayoría de especies registradas son especies nuevas, que en poco tiempo germinan y colonizan los sitios.

TORTOS S., L. 1996. Seeds and understory populations study on three humid forests at third stage of secondary succession and its contribution to biodiversity and forest regeneration. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Keywords: Richness and floristic composition, bank and seeds rain, diaspores dispersion, secondary forest, secondary succession.

SUMMARY

The main objective of this research was to characterize and to describe the composition of three secondary forest communities in their third successional stage on the following aspects: understory, bank and seeds rain. The forests chosen for this research were "Los Espaveles", CATIE, Turrialba, Costa Rica (42 years old); "Tirimbina", Sarapiquí, Heredia, Costa Rica (33 years old) and "El Cerro", Florencia, San Carlos, Costa Rica (28 years old) on two habitat types: control forest and thinned forest.

Forty 5 m x 5 m plots were established in each one of the forests and within the permanent plots of the Natural Forests Management Unit. All individuals rooted within the plots which dbh was $\geq 2,5$ up to 9,9 cm were registered and identified (at family, genre and species level, when possible) in order to determine each forest's richness and composition. Lianas, shrubs, palms and trees were included in this process. To study seeds falling, twenty traps were installed at random at the 5 m x 5 m plots. In the case of the seeds bank soil, samples were taken from each 5 m x 5 m plots which were then transferred to CATIE's Genetic Improvement Nursery to register the plantlets emergency. The information about individuals with a dbh ≥ 10 cm kept at CATIE's Natural Forest Management Unit was also utilized to interpret the species population dynamics and to predict future succesional changes.

For diameters $\geq 2,5$ cm and up to 9,9 cm dbh, the forest which showed the highest species richness was "Tirimbina, followed by "Los Espaveles". Between the two habitats of "El Cerro", the control forest presented more species and genres richness than the thinned forest. Regarding higher superior diameters, the forest showing the highest species and genres richness was "Los Espaveles" followed by "Tirimbina".

When comparing the two diametric classes, it was found that there was more species, genres and families richness at inferior classes. This statement is in agreement Rollet's (1980) findings, who indicates that inferior numbers of individuals, genres and species can be expected as diametric classes advance, which is characteristic of tropical forests.

Among the forests under study, there were strong differences regarding floristic composition. In all sites, the species dominating the understory were very different to those dominating the superior strata.

Regarding seeds rain, the wind dispersion syndrome was the most important, while the vertebrates dispersion syndrome was minimum at all sites. The forest where most seeds were collected was "Los Espaveles", while at the "El Cerro" thinned forest only one tree species was found (*Rollinia pittieri*).

In regards to soil seeds bank, "Los Espaveles" showed the highest genres and families number, where herbaceous and tree species were the most important as they are considered typical abandoned places colonists. The lowest number of genres and families was found at "El Cerro" thinned forest.

It was established that there was a very low relationship between the number of individual adult species and plantlets, since from the total amount of plantlets registered only a very low percentage was represented at the seeds bank. Thus, the seeds bank makes an important contribution to forest biodiversity as most species registered were new, meaning that in a short time they will germinate and colonize the sites.

INTRODUCCION

La destrucción de los bosques tropicales, unido a otras manifestaciones de deterioro ambiental a nivel mundial, por las diferentes actividades antropogénicas, ha obligado a promover nuevas actitudes hacia el manejo de los recursos naturales y el imperativo de nuevas estrategias de desarrollo guiadas por el principio de "sostenibilidad" (WWF, UICN, PNUMA, 1989).

Los bosques tropicales, constituyen una fuente importante de bienes y servicios para el hombre, por lo que la intervención de éste sobre tales ecosistemas es necesaria e inevitable. Esto, hace difícil definir la intensidad de dichas intervenciones, de modo que se garantice una utilización continua y a perpetuidad de los recursos, sin provocar degradaciones irreversibles a la biodiversidad.

El bosque secundario es una opción para abastecer la demanda de madera en muchos países. Stadtmüller (1992), señala que estos bosques son menospreciados como vegetación sin valor y sin embargo, con un adecuado plan de manejo, son muchos los beneficios que pueden aportar al ser humano y contribuir al mejoramiento de su calidad de vida.

En muchas zonas del trópico americano existen grandes superficies de bosque secundario en diferentes etapas de desarrollo, producto del abandono después de haber utilizado el terreno para actividades agrícolas o ganaderos.

Una gran cantidad de especies secundarias están en capacidad de suministrar productos en grandes cantidades y con calidades satisfactorias

(Lamprecht, 1990).

Finegan (1992a) menciona que en los bosques secundarios neotropicales, pueden encontrarse especies heliófitas durables a lo largo de la región, como por ejemplo *Didymopanax morototoni*, *Jacaranda copaia*, *Laetia procera*, *Simarouba amara* y los géneros *Casearia*, *Cordia*, *Pourouma*, *Rollinia*, *Spondia*, *Vochysia*, *Stryphnodendron* e *Inga*. La madera de muchas de estas especies comerciables presentan características que las hacen apropiadas para un ámbito de productos finales, aunque actualmente algunas no se comercialicen.

Es ampliamente reconocido que los bosques húmedos tropicales representan la comunidad vegetal más rica en la tierra. Sin embargo, información concreta con la cual demostrar este hecho es sorprendentemente escasa.

La finalidad del presente estudio es establecer en términos cuantitativos y cualitativos, la composición florística de tres bosques tropicales secundarios de la tercera etapa de sucesión y determinar la contribución que las diferentes formas de vida (especies arbóreas, lianas, semillas del suelo, etc.) hacen a la riqueza florística de los bosques.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo general

Caracterizar y describir la composición de tres comunidades de bosque secundario de la tercera etapa sucesional a nivel de sotobosque banco y lluvia de semillas.

1.2.3 Objetivos específicos

1.2.3.1 Determinar en cada uno de los tres bosques la riqueza, composición y diversidad florística de plantas a partir de 2,5 cm de hasta 9.9 cm dap.

1.2.3.2 Determinar en cada uno de los tres bosques la riqueza, composición y diversidad florística a nivel de banco de semillas.

1.2.3.3 Determinar para cada bosque la riqueza, composición y diversidad florística de la lluvia de semillas y la variación estacional que presentan estas variables.

1.2.3.4 Determinar la contribución que hacen las semillas del suelo a la biodiversidad vegetal de cada bosque.

1.2.3.5 Comparar la biodiversidad vegetal de los bosques secundarios estudiados con la de bosque maduro de la misma zona.

1.2.3.6. Evaluar el uso de la información de semillas y latizales en conjunto con la de árboles mayores de 10 cm de dap, en la base de datos de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales de CATIE; para hacer predicciones sobre futuros cambios sucesionales en los tres tipos de bosques.

1.3 Hipótesis

La hipótesis a evaluar en el presente estudio, es que la composición de la lluvia y banco de semillas y la regeneración natural, puede ser utilizada para predecir cambios futuros a la vegetación del bosque secundario, a nivel general.

REVISION DE LITERATURA

2.1 El bosque tropical húmedo

Estos bosques cubren sólo del 6 al 7% de la superficie terrestre, pero contienen al menos la mitad de las especies del mundo, por lo que son considerados como el más grande depósito de diversidad biológica (Johnson y Cabarle, 1995).

Gracias al ámbito de condiciones climáticas, tipos de suelos, y características encontradas en el trópico, los rodales varían ampliamente en composición, estructura, función y productividad (Johnson y Cabarle, 1995).

Los bosques tropicales son dinámicos y esto se debe a factores y procesos involucrados en el ciclo de regeneración; el cual está compuesto básicamente de tres fases: claro, regeneración y fase madura. El espacio abierto por la caída de un árbol, derrumbes o por la intervención del hombre, libera recursos que son aprovechados por la vegetación ahí existente (Whitmore 1984).

Sarukhan (1964; citado por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985) determinó que la regeneración en claros naturales, zonas taladas o campos de cultivo abandonados, puede tener un origen diverso. La vegetación destruida juega un papel importante por los remanentes que han sobrevivido en forma de tocones, rizomas y otras estructuras vegetativas. En ciertos casos las plántulas de especies de la vegetación destruida, pueden tener un papel preponderante en la regeneración.

2.2 El bosque secundario

La sucesión secundaria es un proceso ecológico caracterizado por los cambios en el tiempo que se suceden en un ecosistema que ha sido sujeto a perturbación natural o humana lo que conlleva a modificaciones en el suelo y el macroclima (Budowski 1965; Lamprecht 1990; Gómez-Pompa y Wiechers 1976; y Brown y Lugo 1990).

Finegan (1994) define el proceso de sucesión como el cambio en la estructura y la composición de la vegetación de un determinado bosque, de manera que a lo largo del tiempo, se encuentra en dicho sitio una serie de comunidades vegetales diferentes. A menudo, cada comunidad es de mayor estatura y biomasa, y contiene más especies, que la anterior. El tipo de sucesión depende del tipo de sustrato que la vegetación coloniza y se pueden dividir en dos grupos: Las sucesiones **primarias** que son aquellas que se desarrollan sobre sustratos que nunca antes tuvieron vegetación y las sucesiones **secundarias** son las que se desarrollan sobre sitios que son abandonados después de que su vegetación natural fue completamente destruida. Existen varias revisiones y estudios que proporcionan descripciones y generalidades básicas sobre sucesiones secundarias tropicales (Whitmore 1984; Gómez-Pompa y Vázquez-Yañes, 1976 y Fontaine *et al* 1980). Actualmente millones de hectáreas de bosques presentan este tipo de estructura cubriendo grandes superficies en todo el mundo.

Las sucesiones secundarias se establecen principalmente sobre un suelo ya desarrollado y que puede contener propágulos de plantas (banco de semillas).

Estos suelos a menudo se encuentran altamente degradados por un uso agropecuario intensivo (Finegan 1992b), tienen relativamente pocos árboles maduros, y están generalmente caracterizados por una gran abundancia de especies de crecimiento rápido y fácil dispersión, conocidas como especie pioneras (Johnson y Cabarle 1995 y Brown y Lugo, 1990). La madera de estas especies es más ligera y presentan tasas rápidas de acumulación de biomasa, (Ewel, 1979 y Richards, 1952).

El curso de la sucesión secundaria depende de una serie de factores, Sips (1993), cita entre los más importantes:

- intensidad, grado, tamaño y duración de la perturbación;
- la distancia del bosque virgen;
- fauna local;
- clima y topografía local;
- capacidad de regeneración natural (banco de semillas, raíces y tocones).

En Venezuela, al comparar un bosque secundario que había sido talado, pero en donde no se estableció ningún cultivo; con otro sitio talado pero que fue cultivado durante tres años; resultó que en el sitio que no se había establecido ningún cultivo, se encontró, cinco años después del abandono, hasta tres veces más especies leñosas que en el sitio cultivado, una mayor proporción de especies pioneras y un 30% más de biomasa (Uhl, 1987; citado por Finegan, 1992c). En pastos abandonados, estos mismos autores encontraron que aquellos sitios utilizados en forma leve eran muchos más productivos que los sitios al cual se les había dado un uso moderado; teniendo los primeros una mayor diversidad de

especies leñosas. En los sitios donde el uso fue más intenso, su productividad fue bastante reducida con respecto a los demás y generalmente se encontraban dominados por pastos y hierbas (Finegan, 1992c).

Las sucesiones secundarias son complejas, a veces atípicas y, en todo caso, variables de un lugar a otro debido a diferencias del sustrato, de las etapas preliminares y al comportamiento de las especies típicas de la sucesión (UNESCO/PNUMA/FAO, 1980). En las regiones tropicales húmedas, es donde el fenómeno sucesional se presenta en una forma más evidente y ocurre en un lapso de tiempo relativamente corto, y aparentemente sin cambios drásticos ocasionados por el clima (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985 y Gómez-Pompa y Wiechers, 1976).

2.2.1 Formación de bosques secundarios

La intensa deforestación de los bosques tropicales húmedos ha provocado una considerable reducción de su cobertura boscosa primaria, dejando gran cantidad de bosque alterado en su estructura y composición y dando origen a los bosques tropicales secundarios (Finegan, 1992a).

Gómez-Pompa (1976), resalta la importancia de la vegetación que sigue a las perturbaciones y señala que en un bosque secundario altamente perturbado (plantado con cultivos agrícolas como maíz), se distingue durante los seis primeros meses, un estrato herbáceo dominado por compuestas y gramíneas principalmente; desde el primer o segundo mes en dicho estrato aparecen gran cantidad de bejucos

y plantas de especies arbustivas y arbóreas, que al principio tienen un lento desarrollo.

Cada tipo de perturbación tiene sus características propias, en relación a los cambios que produce sobre la biota; factor que influye en la composición florística al inicio del proceso de recuperación del ecosistema, que será fundamental en los cambios que suceden a través del tiempo. Por ejemplo, una perturbación muy drástica que elimine prácticamente todos los propágulos del suelo dará un proceso sucesional largo y poco predecible, mientras que en un pequeño claro de la selva habrán cambios rápidos y más predecibles. Las mismas características de la perturbación varían mucho, en término de su magnitud, historia del área, extensión de la superficie alterada y condiciones ambientales existentes durante la perturbación (Gómez-Pompa y Vásquez-Yañez, 1985; Brown y Lugo, 1990).

2.2.2 Etapas de formación de un bosque secundario

El desarrollo de bosques secundarios pasa por varias etapas a lo largo de los años. En cuanto a las especies dominantes, Finegan (1992b) describe las siguientes etapas de desarrollo para un bosque húmedo tropical del noroeste de Costa Rica.

a. Primera etapa (primeros dos años después del abandono):

El sitio es invadido por plantas herbáceas, bejucos y arbustos,

simultáneamente se desarrollan dos tipos de árboles:

- especies de crecimiento muy rápido y de vida relativamente corta (efímeras) como, *Heliocarpus* sp, *Cecropia* sp, *Ochroma pyramidale* y *Muntingia calabura*; de las cuales únicamente a *O. pyramidale* se le ha dado un valor comercial.
- especies de vida larga, principalmente heliófitas durables; de crecimiento rápido y de alto valor comercial, como, *Cordia alliodora*, *Goethalsia meiantha*, *Laetia procera*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis*, y *Zanthoxylon nayanum*.

Al inicio de la colonización, las especies no tienen valor comercial; por esta razón es que se ha creído que la vegetación secundaria no tiene ningún valor; sin embargo, cumple funciones fundamentales como:

- el mejoramiento de los suelos
- la preparación del sitio para que puedan germinar las semillas de las especies de vida larga
- la creación de las condiciones necesarias para que crezcan las especies de vida larga.
- Fuente de alimento para la fauna existente.

b. Segunda etapa (de los dos hasta los diez o quince años después del abandono):

Las heliófitas efímeras crecen rápido. La sombra generada suprime el crecimiento de las plantas herbáceas, bejucos y arbustos, que se encuentran debajo de está y solo van a crecer aquellas especies que son tolerantes a la sombra.

En un estudio realizado por Guillén (1993) en la zona norte de Costa Rica, en dos bosques entre 3 y 5 años de edad aproximadamente, se encontraron que las especies más comunes en términos de latizales y brinzales fueron especies del gremio de las heliófitas durables como: *Vochysia ferruginea*, *Laetia procera*, y *Goethalsia meiantha*. Para individuos con dap mayor o igual a 10 cm las especies arbóreas más abundantes fueron: *Laetia procera*, *Cordia bicolor*, *Strypnodendron excelsum*, *Simarouba amara*, *Tapiria guianensis*, *Inga thibaudiana* y *Trema micrantha*.

c. Tercera etapa (A partir de 15 años después del abandono)

Las especies pioneras van desapareciendo naturalmente, dejando así un rodal compuesto en su mayoría por especies de vida larga. Árboles de crecimiento rápido como *Vochysia ferruginea* o *Xylopia sericophylla*, alcanzan entre 20 - 30 años, diámetros mayores de 40 cm. Al mismo tiempo, especies esciófitas como *Minquartia guianensis*, *Brosimum costaricanun*, *Carapa guianensis* y *Calophyllum brasiliense* crecen más lentamente bajo su sombra.

Guillén (1993), en un bosque secundario de aproximadamente 25 años de edad ubicado en Florencia de San Carlos, encontró que a nivel de fustal *Vochysia ferruginea* constituía la especie dominante y en menor grado las especies *Cordia alliodora* y *Vermonia trifusculosa*.

2.3 Los grupos ecológicos de especies forestales y los factores que influyen en su regeneración

En bosques húmedos tropicales el factor principal en la determinación del comportamiento de las especies es la luz, razón por la cual se mantiene la terminología de referencia en términos de tolerancia o intolerancia a la sombra. A las especies intolerantes se les denomina heliófitas (efímeras y durables), y a las tolerantes, esciófitas. Esta clasificación no solo toma en cuenta las exigencias para el establecimiento, sino también para las diferentes estrategias de crecimiento de la regeneración (Clark y Clark, 1987; Schwyzer, 1980; Hutchinson, 1987; Finegan; 1995b).

A. Heliófitas efímeras

Constituyen aquellas especies cuyas plántulas se establecen y crecen solamente donde la intensidad lumínica es relativamente alta. Alcanzan la edad reproductiva a los dos o cuatro años, fructifican continuamente y el tamaño de la semilla es relativamente pequeño. La gran eficiencia de diseminación de las semillas (principalmente por pájaros, murciélagos y el viento) hace que estas puedan ser encontradas en el bosque primario donde no hay árboles reproductivos de este grupo. Poseen una alta capacidad fotosintética en buena iluminación, permitiendo un crecimiento muy rápido. La altura máxima de los árboles puede ser hasta de 20 o 25 m. y la estructura de la población llega a ser coetánea en un sitio determinado. Algunos ejemplos de estas especies se

encuentran dentro de los géneros: *Ochroma*, *Cecropia*, *Heliocarpus* y *Trema*.

B. Heliófitas durables

Son especies que pueden establecerse bajo el dosel arbóreo pero requieren necesariamente de claros del bosque para crecer. Estas especies no llegan tan rápidamente a los sitios abiertos como las heliófitas efímeras, pero se apoderan de dichos sitios después de que las efímeras desaparecen y los ocupan por un período más largo.

Las heliófitas durables son comunes en el bosque primario y algunas de ellas pueden formar parte de la fase madura del bosque. Los árboles pueden alcanzar la edad reproductiva aproximadamente entre los 5 - 15 años y fructifican anualmente en épocas definidas siendo el tamaño de la cosecha variable. La semilla es pequeña o mediana y por lo general tienen pocas reservas para mantener a la plántula recién emergida. Alcanzan alturas aproximadas de 30 a 40 metros y la estructura de la población llega a ser coetánea en un sitio determinado. Entre las especies pertenecientes a este grupo se encuentran: *Vochysia ferruginea*, *Simarouba amara*, *Apeiba membranacea* y *Goethalsia meiantha*.

C. Esciófitas

Las esciófitas son capaces de regenerarse y crecer en un rango amplio de condiciones ambientales. En términos del ciclo de regeneración del bosque, las

esciófitas pueden regenerarse en cualquiera de sus fases. Las plántulas de estas especies se establecen y crecen bajo sombra además de poseer la capacidad de hacerlo en sitios disturbados. El aparato fotosintético se satura a niveles relativamente bajos de iluminación. Tienen épocas a veces predecibles de fructificación, con cosechas irregulares de alta y baja producción; el tamaño de la semilla varía de mediano a grande. En especies como *Pentachethra macrobola* y *Carapa guianensis* la germinación es hipógea; en la primera, los cotiledones son verdes y posiblemente cumplen una doble función de almacenamiento y fotosíntesis. Sin embargo, en *Carapa* permanecen dentro de la testa; por lo que el crecimiento de la plantúla es con base en las reservas de las semillas. Las semillas son muy apetecidas por algunos animales, sobre todo por los roedores que las consumen en grandes cantidades. Otro aspecto ecológico importante de las semillas de las esciófitas es su baja capacidad de tolerar altas temperaturas y condiciones de suelo seco, a menos que se encuentren enterradas o con buen suministro de humedad, de lo contrario el porcentaje de germinación en estas condiciones es muy baja y este factor puede limitar la colonización de sucesiones tempranas en los centros de claros muy grandes en el bosque. La estructura de la población abarca todas las clases de edad constituyendo un rodal discetáneo en un sitio determinado. Los árboles llegan a tener alturas de aproximadamente 30-45 m y excepcionalmente 60 m. Especies como *Virola sebifera* y *Minquartia guianensis* pertenecen a este grupo (Finegan 1995b).

2.4 Factores que afectan a la sucesion

El desarrollo del bosque secundario no es uniforme debido a la influencia de varios factores (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Finegan 1992c):

- La fertilidad del sustrato
- El uso anterior del sitio: actividad, período de uso e intensidad de uso.
- La disponibilidad, estrategias de diseminación y distribución de fuentes de semillas; ya sean del bosque o de árboles aislados remanentes cercanos al sitio abandonado es indispensable para el desarrollo del bosque secundario.
- Las características intrínsecas de las especies, como por ejemplo la duración del ciclo de crecimiento y la eficiencia fotosintética.
- La acción del fuego, el paso del ganado, la actividad humana y el grado de degradación del sitio, retrasan el desarrollo de la sucesión secundaria.

En los estudios de los factores que afectan la regeneración natural después del abandono, es de gran relevancia, la relación de la fertilidad del suelo con el tipo de actividad que se haya desarrollado, así como la intensidad de la misma (Finegan 1992c).

EL fuego juega un papel ecológico muy importante. La quema del bosque, comúnmente conduce a un incremento en el pH del suelo y de elementos químicos importantes por el crecimiento vegetal como el nitrógeno, fósforo y potasio. Sánchez *et al* (1983) en estudios realizados en la selva baja del Perú, detectaron que luego de la corta y quema de un bosque secundario de 17 años de

edad, se produjo un aumento significativo del pH y de cantidad de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio. Sin embargo, seis meses después, se observó una disminución importante de la cantidad de nitrógeno y potasio y de elementos como azufre, boro y cobre. Después de dos años de la quema, el magnesio y el fósforo presentaron el mismo comportamiento. Esto indica que el efecto producido por la quema de la vegetación (disminución del pH y la liberación de nutrientes), puede ser de corto plazo, lo que indica que si el terreno es utilizado intensivamente y sin fertilización, puede causar un deterioro rápido del sitio.

El fuego también puede determinar en alto grado el establecimiento o la eliminación de algunas especies. López y Vázquez-Yanes (1976) encontraron que al someter las semillas de 12 especies a altas temperaturas, el 50% de las especies fueron eliminadas, mientras que Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) determinaron que después de una quema se redujo significativamente el número total de especies, germinando solo aquellas capaces de resistir altas temperaturas como las de *O. lagopus* cuya germinación de plántulas dominaba el sitio.

Otro factor importante es que las especies secundarias (aquellas que llegan a establecerse después del abandono) producen un número grande de semillas por planta y cuentan con adecuada dispersión de semillas, características que incrementan la posibilidad de un establecimiento exitoso (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanez 1976; Finegan 1992c).

Las características intrínsecas de las especies que colonizan y se desarrollan durante la sucesión secundaria, determinan cada una de las etapas de

la misma, ya que establecen no solo la duración de estas etapas, sino que también producen cambios microambientales como: humedad, temperatura, mejoramiento de las características físico-químicas del suelo y en algunos casos hasta en el establecimiento de otras especies en el sitio (Finegan 1992b).

El tipo y la intensidad de uso de la tierra afectan la composición y la productividad de los bosques secundarios. Mientras más largo es el período de cultivo de la tierra, menor será la riqueza florística y la productividad del bosque secundario (Finegan 1992b).

Rosero (1979) observó en un estudio realizado en la zona Atlántica de Costa Rica, sobre suelos abandonados por 15 años, la dominancia de las especies heliófitas variaba como así también sus rendimientos en función de la ubicación de la parcela de estudio con respecto a un río.

Otro factor importante es la distribución de las fuentes de semillas y de las poblaciones de animales diseminadoras de las mismas, que llevará a que la sucesión procederá con mayor rapidez mientras más bosque permanezca a su alrededor. El grado con que se reduzca la conformación de vertebrados dispersadores de semillas y la modificación del comportamiento de especies individuales, deberá ser determinante. El estudio desarrollado por Kochummen y Ng (1977) en Malasia ejemplifica la afirmación anterior. Tales autores encontraron que, luego de 30 años de abandono de una parcela, la vegetación presentaba una composición pobre en especies del bosque primario, atribuyéndose este hecho al aislamiento del rodal respecto a las fuentes semilleras.

Las condiciones ecológicas de los bosques secundarios de mayor edad, son diferentes a las encontradas al inicio de su desarrollo. Los cambios en el uso de la tierra de los alrededores, por ejemplo afectan la disponibilidad de especies para la colonización. Esto significa que una alteración como la que permitió el desarrollo del bosque más viejo, probablemente no permitirá el crecimiento de otro parche de bosque del mismo tipo (Finegan 1992c).

2.5 Descripción de las comunidades vegetales

Se sabe que la riqueza de los bosques secundarios es inferior a la de los bosques primarios y su composición es diferente. Los bosques tropicales húmedos no solamente tienen más especies de árboles que cualquier otro tipo de vegetación, sino que se muestran excepcionalmente ricos en especies no arbóreas Finegan (1996).

Según Gomez-Pompa *et al.* (1976) las especies de la vegetación secundaria componen probablemente la biota más importante de el trópico húmedo de México y Costa Rica, tanto por su abundancia, versatilidad, respuesta al disturbio y potencial de uso.

La riqueza florística de una comunidad es el número de especies presentes y su diversidad es una medida que abarca tanto el número de especies como las abundancias relativas de cada especie (Finegan 1995a).

Para determinar la diversidad de una comunidad en términos de las mismas

especies, hay que establecer el número de individuos de cada especie dentro de la comunidad y los resultados se expresan como un índice.

No existe una sola definición del término "composición en su aplicación a las comunidades naturales. Sin embargo, la descripción de la composición de una comunidad debe tomar en cuenta las especies presentes y las abundancias de las mismas (al menos las más importantes).

La descripción de la composición es un elemento básico para el estudio de las sucesiones secundarias; los trabajos pioneros se han enfocado en la composición de las especies comunes que comprenden el dosel o los grupos ecológicos a que aparentemente pertenecen (Finegan 1995a).

2.5.1 Caracterización de la composición florística en bosques húmedos tropicales de América

En las 1000 ha de bosque húmedo tropical y hábitats naturales asociados en la Reserva Biológica La Selva, Costa Rica, se han encontrado 1450 especies vegetales vasculares, de las cuales las especies arbóreas representan una minoría y las herbáceas (incluidos los helechos), la mayoría. De las cinco categorías generales de árbol, arbusto, liana, epífitas (la gran mayoría herbáceas) y herbáceas no epífitas, las epífitas son las más numerosas y las arbóreas (árboles más arbustos) representan mucho menos del 50% del total de las especies (Hammel, 1990; citado por Finegan, 1994).

Gentry y Dodson (1987), en un estudio en que se compara la riqueza de especies de d.a.p. mayor o igual a 2.5 cm y demás plantas vasculares en 0.1 ha y en tres tipos de bosque del occidente del Ecuador (un bosque muy húmedo tropical, un bosque húmedo tropical y un bosque seco tropical, según el sistema de Holdridge), encontraron 365 especies de plantas vasculares en 0.1 ha en el bosque muy húmedo tropical; un 35% de especies (127 especies distintas) y un 63% de las plantas individuales eran epífitas, y solo un 31% de las especies eran arbóreas. En el bosque húmedo y en el bosque seco había prácticamente la misma riqueza de especie de árbol grande (30 y 29 especies respectivamente) que en el bosque muy húmedo (32 especies) pero tenían una representación muy reducida de epífitas de 13 y 3 especies respectivamente (8 y 2% de los totales).

Desde el inicio de la sucesión, se pasa a una estructura y composición cada vez más compleja, representada por una mezcla de especies tolerantes a la luz.

En bosques húmedos, muy húmedos y pluviales, más de la mitad del total de la riqueza de especies vegetales está conformada por especies no arbóreas como lianas, epífitas y herbáceas terrestres; teniéndose también que la gran mayoría de estas especies están representadas por pocos individuos (especies escasas). Es por ello, que dentro del contexto de este tipo de estudio y de acuerdo a los objetivos de conservación de la biodiversidad, es necesario considerar no solo a las especies comunes sino también a las especies escasas. Hasta el momento la gran mayoría de los trabajos se fundamentan en las especies más comunes, no considerando otros componentes importantes de la riqueza florística del bosque.

2.5.2 Metodología para el estudio de la riqueza florística en Bosques Tropicales

La determinación de un tamaño de muestra adecuado para la comparación de bosques reviste especial importancia. Gentry (1982), estableció como indicador de la riqueza florística de un bosque tropical, el número de especies $\geq 2,5$ cm dap en 0.1 ha. Para ello tomó en cuenta tanto consideraciones logísticas - operacionales, como teóricas, y aplicó la metodología en muchos estudios de bosques en el trópico americano (Gentry, 1982; 1986; Gentry y Dodson, 1987). Un argumento fuerte a favor de la aplicación de esta metodología, es la cantidad relativamente grande de información que ya existe para comunidades de bosques tropicales.

Con la metodología de Gentry, se consideran además de árboles otros elementos vitales de la riqueza florística total, como lianas, palmas, árboles pequeños, especies arbustivas y algunas herbáceas de sotobosque.

En bosques secundarios, son pocos los estudios que se han realizado para estimar la biodiversidad vegetal y su variación en el tiempo. En este trabajo se adoptó la metodología propuesta por Gentry, realizándose algunas modificaciones que permitieran alcanzar los objetivos planteados.

2.6 Características de polinización y diseminación de las especies arbóreas en bosques tropicales

2.6.1 Modos de polinización

La polinización es el traslado de polen de una determinada planta desde la antera donde fue producido hasta un estigma de otra, o de la misma planta. A los agentes que efectúan el traslado, ya sea el viento o algún animal, se les denomina vectores de polinización (Begon *et al* 1986).

La mayoría de los árboles, lianas, epífitas, arbustos y hierbas, de los bosques tropicales, son polinizados por algún animal y encierran todas las interacciones usuales de las plantas con los vectores (abejas y murciélagos, entre otros). En estos bosques la polinización por el viento se concentra claramente en algunas pocas familias donde sobresalen las monocotiledoneas, específicamente la familia de coníferas que incluyen géneros económicamente importantes como *Pinus* y *Podocarpus* (Baker, *et al*, 1983; Finegan 1995b).

La polinización por abejas es también importante en el neotrópico, sobresaliendo las familias Anthophoridae, Aphidae, la subfamilia Meliponinae y los géneros *Trigona* y *Melipona*; considerados vectores importantes para las familias Papilionidae, Gesneriaceae, Orchidaceae y Scrophulariaceae (Finegan 1995b). Este mismo autor señala que una proporción importante de especies vegetales tropicales son polinizadas por mariposas (Lepidoptera) diurnas o nocturnas, como por ejemplo las rubiáceas *Cephalis* spp., *Warsewiczia coccinea* y *Euphorbia*

pulcherrima.

Es así como en los bosques tropicales se da una gran diversidad de modos de polinización entre las especies de árboles. Los vectores polinizadores varían dependiendo de la especie; para el caso de *Ceiba pentandra* y otras Bombacaceas el rango de polinizadores van desde avispas hasta murciélagos. Autores como Janzen (1993) han determinado que en los bosques tropicales la polinización es efectuada casi completamente por animales, aves e insectos (principalmente por abejas); para el caso de *C. pentandra* y otras Bombacaceas es el viento es el agente más común (Gómez-Pompa, *et al.* 1991).

2.6.2 Diseminación de diásporas

El estudio de la dispersión de diásporas ha sido de gran interés en la historia natural y una gran cantidad de literatura se ha producido (Ridley 1930; Hilderbrand, 1837; Sernander 1901; citados por Skoglund, 1989). Uno de los temas de mayor interés es el tratar de distinguir las diferentes formas de dispersión y las adaptaciones morfológicas que facilitan la dispersión (Skoglund 1989).

La diseminación es un aspecto de importancia fundamental en el ciclo de vida de la mayoría de los organismos. A nivel general, la diseminación es un proceso de salida o escape de los individuos de los sitios, territorios o hábitats ocupados por sus padres o sus vecinos (Baker *et al* 1983, Van Dorp 1985 ; Begon *et al* 1986).

La unidad que se disemina puede ser la semilla individual o bien el fruto, que puede contener de una a miles de semillas, dependiendo de la especie. No obstante, la diseminación no se refiere únicamente a la semilla individual, por lo que se utiliza el término de diáspora para referirse a la unidad de diseminación. Donoso (1981) define a la diáspora como un órgano reproductivo que se separa de la planta madre y es transportado hasta los lugares de colonización.

Una vez madura, la diáspora se dispersa separándose de la planta madre y siendo transportada por distintos mecanismos, lo que tiene una gran importancia en la ecología de las plantas (Skoglund, 1989). Los métodos de diseminación en los bosques tropicales pueden implicar viento, agua, o las semilla pueden ser consumidas por aves o mamíferos (Baker, *et al*, 1983).

Las especies secundarias suelen ser productoras de abundantes semillas, que son dispersadas fundamentalmente por el viento, animales y agua, permitiendo establecerse en cualquier claro. Se adaptan a una amplia gama de condiciones de sitios. Los tocones de las especies secundarias tienen la tendencia a rebrotar cuando son cortados y por lo general tienen la capacidad de autopodarse.

Bawa (1990) menciona que los frutos grandes y frescos son, habitualmente, unidades de diseminación que si se separan de la planta madre caen en sus inmediaciones y la densidad de las mismas decrece fuertemente con la distancia.

Algunas especies leñosas de Norteamérica se depositan alrededor de 25 m de la fuente; pero en el caso de las plantas rastreras, ni siquiera llegan a separarse de la planta madre antes de ser atacadas y consumidas en el mismo

sitio por animales que las ingieren y luego transportan sus semillas. La mayor importancia de estos frutos frescos como vehículos de dispersión en las especies tropicales, es que la caída del fruto - como única diseminación que existe en muchos casos -, ya sea caídos o arrancados del árbol, son consumidos e incluso trasladados a cortas distancias por mamíferos (UNESCO/PNUMA/FAO, 1980).

En un estudio realizado por Wikander (1984) en una selva decidua en Venezuela, se encontró que algunas especies como *Acacia glomerosa* y *Albizzia colombiana* presentan dos tipos de unidad dispersante; una diáspora es la pared carpelar con semillas adheridas a ella y dispersada por el viento, la otra diáspora es la semilla misma la cual al caer suelo se abre la legumbre para que pueda ser consumida por algún animal.

Vázquez-Yanes (1976), señalan que las dos formas principales de dispersión para las diásporas provenientes de las primeras etapas sucesionales de una selva, son la anemócora y la zoocora, reconociendo en esta última forma la importancia de las aves y los murciélagos. Las especies que son dispersadas por el viento han desarrollado estructuras especializadas, que pueden ser el resultado de modificaciones anatómicas a diferentes niveles en frutos o semillas.

2.6.2.1 Diseminación por animales y aves

La diseminación por animales y aves involucra alguna característica de la planta que atraiga al vector, o que de alguna forma pegue la diáspora a su cuerpo. Las características atractivas pueden ser la provisión de algún alimento en el componente de la diáspora como arilos o en la pulpa (un síndrome muy común en

bosques tropicales), químicos atractivos presentes en elaiosomas en el caso de la diseminación por hormigas, o bien se puede engañar al vector con colores encendidos que el mismo asocia con la presencia de alimentos, sin que estos se brinden. Las diásporas que se pegan al cuerpo del vector lo hacen a través de ganchos o sustancias pegajosas. Este síndrome se observa principalmente en algunas gramíneas tropicales (Van Dorp 1985 y Finegan 1995b).

Muchos árboles tropicales producen frutos carnosos, adaptados para atraer agentes diseminadores. Algunos producen gran cantidad de semillas pequeñas y abundantes; otros producen menor cantidad de frutos pero con semillas más grandes. Howe (1990) en Isla Barro Colorado trabajó con dos especies de árboles tropicales de frutos arilados, *Tetragastris panamensis* y *Virola surinamensis*. Las semillas de *Tetragastris* son diez veces más pequeñas que las de *Virola*, y diez veces más abundantes. Los árboles de *Tetragastris* atrajeron dos veces más especies de aves que los de *Virola*. La cantidad de especies que visitaron árboles individuales de *Tetragastris* aumentó significativamente con el tamaño de la cosecha total; no ocurrió lo mismo con *Virola*. Howe concluye que la abundancia de frutos fue lo que favoreció a *Tetragastris* ya que los animales diseminadores prefirieron frutos de semillas pequeñas y fáciles de manejar.

Finegan (1996), menciona que las diásporas de muchas de las especies del neotrópico húmedo son dispersadas por vectores vertebrados. Algunos ejemplos son semillas de *Vismia guianensis* (Hypericaceae) diseminada por pájaros y murciélagos, mientras que *Didymopanax morototoni* (Araliaceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Miconia* spp. (Melostomataceae) y *Byrsonima* spp.

(Malpighiaceae) son diseminadas por aves. Para los bosques tropicales del oeste de Africa, las semillas de *Musanga cecropioides* (Moraceae) son dispersadas por pájaros y murciélagos, en cambio, las de *Pyenanthus angolensis* (Myristicaceae) y *Macaranga barteri* (Euphorbiaceae) es por medio de pájaros (Baker *et al* 1983).

Otro aspecto importante a señalar es que los árboles remanentes además de facilitar la recolonización de tierras deforestadas, proveen hábitats, alimento, refugio, descanso, etc., a los vectores dispersadores, originando parches de rica vegetación, por cuanto las semillas de los mismos individuos y provenientes de otros sitios son depositados en dichos lugares a causa de la regurgitación y defecación de las especies dispersadoras.

En la selva de "Las Tuxtlas", en México, Van Dorp (1985) realizó un análisis del patrón de dispersión de semillas de *Trichilia martiana* (Meliaceae). Sus semillas fueron consumidas por nueve especies de animales, mostrando que la mayoría fueron depositadas localmente permaneciendo a no más de 25 m de la planta madre, pero también se hallaron semillas en sitios disturbados, lejos de dichas plantas.

Baker *et al* (1983) en estudios realizados en La Estación Biológica La Selva, Costa Rica encontró que la mayoría de las especies que aparecen en los claros son semillas que han sido dispersadas por aves y murciélagos.

En forma general, el síndrome de diseminación más importante entre especies en los bosques naturales neotropicales es el de animales y aves con provisión de alimento al vector. Más del 85% de las especies de los tres bosques más lluviosos presentan este síndrome y el porcentaje más bajo es de un 64% de

las especies del dosel superior del bosque seco (Finegan 1995b).

2.6.2.2 Diseminación por el viento

Muy poca literatura ha sido generada acerca de la dispersión de semillas por el viento. La diseminación por el viento por lo general involucra una de dos características principales: semillas sumamente pequeñas producidas en cantidades muy grandes por la planta y que parecieran ser polvo, o semillas de una razón área superficial/volumen muy alta (por lo general semillas aladas con plumas (Finegan 1995b). El síndrome de semillas aladas se presenta en familias como Vochysiaceae, especies forestales distribuidas por todo el neotrópico húmedo. El síndrome de semillas con plumas es importante en la familia Asteraceae.

Los patrones de dispersión por el viento son determinados por algunas características como: a) la altura y distancia de la fuente de semillas, b) la concentración de las fuentes de semillas, d) la capacidad de dispersión de las semillas (por ejemplo peso, presencia de alas, plumas etc.) y e) la dirección y velocidad del viento. (Harper 1977 y Sinha y Dadivar 1992).

Sinha y Dadivar (1992) establecen que en los bosques tropicales, el peso y el tamaño de la semilla influye en el porcentaje de caída y por consiguiente en la distancia de dispersión. Al incrementar la superficie del área del ala de la semilla el viento la transportará a más largas distancias.

Otro factor importante que actúa sobre las distancia de dispersión es la velocidad del viento. Vientos fuertes han demostrado que aumentan tanto el

porcentaje de caída de las semillas como la distancia a que son transportadas (Sinha y Dadivar 1992).

2.7 Banco de semillas

El almacenamiento de semillas enterradas en el suelo (banco de semillas) esta compuesto de semillas producidas en el área y de semillas que son diseminadas de otros sitios (lluvia de semillas) (Harper 1977).

El banco de semillas incluye a las semillas enterradas, ubicadas en la superficie del suelo o las depositadas sobre la capa de humus (Garwood, 1989).

Young, *et al* (1987) establecieron que un banco de semillas es producto de la historia del sitio, donde las semillas provienen de varias maneras: la entrada previa, la pérdida debido a la germinación y mortalidad que se presenta en el tiempo y puede contener semillas alóctonas (por ejemplo semillas que se originan en otra parte y son dispersadas sobre el sitio) y/o semillas autóctonas (semillas producidas por plantas que crecen en el sitio).

En las sucesiones de los trópicos húmedos, la entrada y almacenamiento de las semillas (diseminadas por diferentes agentes) es alto. Cientos de especies tienen el potencial de incorporarse al banco de semillas y posteriormente a la vegetación establecida (Harper 1977; Putz y Appanah 1987).

Las especies secundarias tienen la capacidad de producir una alta cantidad de semillas con bajo contenido de humedad y sistemas de latencia que les permite persistir en el suelo hasta que las condiciones propicias aparezcan. En el

caso de las semillas de muchas especies pioneras estas pueden permanecer viables por muchos años en el suelo del bosque (Acuña *et al*, 1987 y Young *et al*, 1987). Las especies que inician la sucesión secundaria, pueden germinar recién producido el disturbio, es decir, que al encontrarse en el suelo necesitan únicamente de un estímulo para germinar iniciándose el crecimiento de la futura vegetación colonizadora (Putz y Appanah, 1987; Sips, 1993; Guevara y Gómez-Pompa, 1976)

Skoglund (1992) en investigaciones de viabilidad de semillas en el suelo para algunas especies como *Acacia* ssp, reporta que las semillas pueden permanecer viables por varias décadas. Para el caso particular de *Acacia suaveolens*, en suelos de Australia, se han encontrado de 50-3900 semillas/m², a una profundidad de 5 cm y de *Acacia victoriae* se han hallado 10-20 semillas/m², a la misma profundidad.

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) determinaron la rapidez con que un terreno descubierto se cubre de especies heliófitas, de crecimiento rápido, las cuales generalmente son muy escasas o ausentes en la vegetación primaria y llegaron a establecer el desarrollo de plantas a partir de semilla que se encuentran en el suelo es el mecanismo principal de regeneración.

Las semillas, al permanecer por largos periodos de tiempo en el suelo, podrían sufrir alteraciones en sus propiedades fisiológicas (germinación, latencia y viabilidad), esto debido a las condiciones del medio y la presencia de predadores y patógenos (Garwood 1989). La germinación puede ser fuertemente modificada por el tiempo y por las interacciones que las semillas tienen con el ambiente

edáfico que los rodea (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987). Factores como: humedad, temperatura del suelo, nutrientes inorgánicos, compuestos orgánicos, acción de microorganismos, artrópodos, las raíces y la hojarasca tienen la potencialidad de ejercer un efecto sobre las semillas y su viabilidad.

Al igual que para muchos organismos vivos, en la semilla la presencia de un período de interrupción del crecimiento y disminución del metabolismo durante su ciclo vital, es una estrategia adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorables. En las semillas como en las plantas superiores puede existir latencia o interrupción del crecimiento en el tejido meristemático (Vázquez-Yanes, 1976; Gómez-Pompa 1985; Whitmore, 1983).

2.7.1 Latencia de las semillas

La latencia "es el estado en el cual las esporas viables de las semillas germinan aunque las condiciones de humedad, temperatura y oxígeno sean favorables para el crecimiento vegetativo" (Harper, 1977; Moreira, 1988 y Besnier 1989).

La latencia impide que las semillas germinen todas al mismo tiempo después de la maduración. Es el mecanismo por el cual la semilla busca germinar sólo cuando "sabe" que las condiciones climáticas van a ser propicias, no sólo para la germinación, sino también para las fases subsecuentes de crecimiento de la plántula /planta (Moreira, 1988).

Son ampliamente reconocidos tres tipos de latencia de las semillas que Harper (1977) y Besnier (1989), han definido:

a: Latencia innata o endógena. Se presenta en el momento en que el embrión cesa de crecer cuando aún está en la planta madre, hasta que el impedimento endógeno cesa y las semillas están en condiciones de germinar en cuanto se presentan las condiciones ambientales adecuadas para ello. La presencia de inhibidores químicos de la germinación en el embrión es probablemente la causa principal de esta latencia.

b: Latencia inducida o secundaria. Este tipo de latencia puede producirse cuando las semillas en condiciones de germinar se encuentran en un medio que presenta alguna característica muy desfavorable, como poco oxígeno, mucho CO₂, temperatura alta, etc.. En estos casos, las semillas pueden caer en un estado de latencia secundaria en el que ya no pueden germinar a pesar de continuar vivas. En algunos casos este tipo de latencia puede romperse por medio de un estímulo hormonal.

c: Latencia impuesta o exógena. Esta latencia se presenta en la naturaleza en semillas aptas para germinar, incluso en condiciones adecuadas de humedad y temperatura media, pero continúan latentes por falta de luz, termoperíodo adecuado, oxígeno o de algún otro factor. Es la latencia que generalmente presentan las semillas que se encuentran en el suelo y que germinan después de una perturbación que modifique el régimen lumínico o el contenido de oxígeno.

Las semillas de especies perennes tropicales son bastante variables en las características de la latencia. La latencia interespecífica varía desde semillas de

bosque seco que pueden permanecer latentes por diez años en un recipiente o en el suelo (suelo húmedo) con respecto a aquellas que realmente están creciendo en el suelo. En el caso de los bosques lluviosos la germinación se da una semana después de la dispersión pero existen muchas excepciones, donde las características intrínsecas de las semillas y los factores ambientales tienen un papel fundamental en la germinación (Gómez-Pompa *et al*, 1976).

Garwood (1990) al realizar estudios en Isla Barro Colorado determinó que las semillas de especies tropicales generalmente germinan rápidamente.

En el caso de la sucesión secundaria, la latencia de las semillas permite a las especies sobrevivir a las fases sucesionales inadecuadas para su establecimiento y crecimiento y, por lo tanto, es de esperarse que las condiciones especiales de cada hábitat a través de la sucesión, hayan conducido a una cierta selección de las plantas con el tipo de latencia más adecuado para una rápida respuesta a los cambios del medio ambiente (Vázquez-Yanes, 1976).

En estudios realizados en Malasia por Putz y Appanah (1987) se determinó que aunque muchas especies tienen una pequeña latencia, otras toman varios meses para germinar.

2.8 Lluvia de semillas

Harper (1977) y Jefferson y Usher (1989) indican que la lluvia de semillas constituye uno de los mecanismos de diseminación de propágulos de plantas, que influye en la dinámica del bosque. Su conocimiento (la dinámica de la lluvia de

semillas, inmigración de inóculos) es un proceso fundamental que contribuye al cambio ecológico de una comunidad y es de gran valor para el manejo de reservas naturales. En ciertas circunstancias, dicho conocimiento da la posibilidad de hacer predicciones de la cobertura vegetal colonizadora. El flujo de semillas (u otros propágulos) dentro o fuera de un determinado hábitat establece el potencial poblacional de ese hábitat.

Si las áreas ya se encuentran colonizadas por vegetación, está también sirve como fuente de inóculo; por lo tanto, los propágulos pueden provenir tanto de la misma área como aquellos que son diseminados de otros lugares. El inóculo presente dentro de una área (el potencial de vegetación) es el resultado de este flujo y es lo que se denomina como lluvia de semillas (Harper 1977).

Estudios realizados por Jefferson y Usher (1989) establecen que hay una clara correlación cualitativa entre la composición de especies que proviene de la lluvia de semillas y la vegetación existente en el sitio. En un estudio realizado en varias parcelas de un bosque de Inglaterra, observaron que en los sitios fueron pocas las especies que estuvieron presentes en la lluvia de semillas y que se encontraron ausentes en la vegetación de las parcelas de muestreo. Por lo menos dos especies estuvieron presentes en la vegetación sucesional de los bordes del camino y no se encontraron en la lluvia de semillas. Por la relativa escasez de semillas de nuevas especies, los autores concluyen que la mayoría de las semillas caen y germinan muy cerca del árbol madre, lo anterior también se puede ilustrar con la especie *Senecio jacobea*, la cual produce una gran cantidad de semillas, de las cuales solamente unas pocas son dispersadas más allá de 33

m del árbol madre. Para concluir establecen que de las semillas que fueron recolectadas en las trampas, pocas pertenecieron a especies de otros sitios y a la vegetación que rodeaba a las parcelas.

En resumen, las semillas que emigran a nuevos sitios deben de poseer características apropiadas que les permitan y les faciliten al agente dispersador transportarlas, y además, que en el nuevo sitio se encuentren las condiciones ambientales (luz, humedad, etc.) requeridas para el establecimiento de los latizales, porque para muchas especies de árboles tropicales la dispersión es beneficiosa siempre y cuando su descendencia tengan una mortalidad baja y el crecimiento de latizales y brinzales sea lo más beneficioso posible (Augsburger y Franson 1988).

2.9 Factores que influyen en la regeneración

Clark y Clark (1992) sugieren la importancia de identificar los factores ambientales específicos que influyen en la regeneración de una especie. Los que podrían ser la intensidad de luz, el nivel de competencia de raíces, la textura del suelo y la evasión a depredadores o patógenos.

Durante el desarrollo de un individuo existen muchos estadios en que la regeneración de una especie podría estar controlada por un requisito ambiental. Es por ello que raras veces es factible caracterizar el comportamiento de una especie desde la semilla hasta el adulto con término "tolerante a la sombra" o dependiente de claros". Un individuo de una especie pasa por etapas que difieren

mucho en cuanto a las condiciones de sotobosque que pueden requerir de un claro en alguna etapa después de la germinación (Clark y Clark 1987, 1992).

Estos mismos autores consideran que en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, el principal y más generalizado factor para la regeneración exitosa es la luz. Se ha propuesto que muchos, si no la mayoría, de los árboles que alcanzan el dosel superior en bosques tropicales húmedos y muy húmedos, requieren de una apertura del dosel para que se puedan regenerar (Clark y Clark 1987, 1992).

La disponibilidad de luz varía dependiendo de la posición de la planta. Para las plantas más altas en el centro de un claro la cantidad de luz será muy alta comparada con la que existe en el sotobosque por lo que, dentro de un claro, la disponibilidad de la luz varía mucho entre micrositios.

Lo anterior se puede ejemplificar con el trabajo realizado por Clark y Clark (1992) quienes durante 6 años observaron la sobrevivencia, crecimiento y condiciones de micrositio de seis especies de árboles no-pioneros en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica. El estudio reveló cuatro patrones de ocupación de micrositio por juveniles. Entre los no pioneros, fueron evaluados individuos de *Lecythis ampla* y *Minquartia guianensis* quienes fueron asociados con baja iluminación de corona y bosque en fase madura en todos los estados juveniles. Para dos especies (*Dipteryx panamensis* e *Hymenolobium mesoamericanum*) los árboles jóvenes más pequeños estaban en predominancia de baja luz y sitios de bosque maduro, pero al incrementar el tamaño juvenil se observó mayor iluminación de corona y asociación con sitios de claros o fase de reconstrucción.

Las últimas dos especies (*Pithecellobium elegans* e *Hyeronima alchorneoides*) fueron fuertemente asociados con claros o fases de reconstrucción en juveniles pequeños (\leq de 4 cm de dap) y en árboles de subdosel (\geq 10-20 cm de dap) pero estaban preferentemente en sitios de fase madura en tamaños intermedios. Con lo anterior se demuestra, que para árboles tropicales no pioneros, la clasificación basada en conceptos generalizados tales como dependencia a claros y tolerancia a la sombra es inadecuado para los complejos patrones dependientes del tamaño.

Para Vazquez y Orozco (1987) en claros grandes grupos de árboles heliófitos (efímeros y durables) se establecen en los primeros meses después de al creación del claro, junto con especies herbáceas y arbustos típicos de estas condiciones microclimáticas.

Las primeras etapas de la vida de una planta son, por muchas razones, las más críticas. El período comprendido entre la germinación de la semilla y la fijación inicial de la plántula es, con frecuencia, una época de gran mortalidad (Garwood, 1990). Puede ser que las semillas de una especie germinen pero las plántulas no se desarrollen en micrositios en el sotobosque sombreado del bosque. Tres procesos dinámicos podrían causar tal situación Clark y Clark (1987).

1. Las plántulas simplemente no pueden sobrevivir en estos sitios oscuros.
2. Sobreviven períodos prolongados con poca luz pero no pueden crecer mientras no hayan condiciones altas de luz en el sitio.
3. Pueden sobrevivir mucho tiempo pero sin crecer, pero después de estar suprimidas no son capaces de crecer aún cuando se presenten condiciones de

alta luminosidad; estas plántulas están fisiológicamente vivas pero ecológicamente muertas, porque requirieron un claro en alguna etapa anterior.

Estas distintas formas de control igualmente podrían ocurrir en las etapas de brinzales. La capacidad de una especie para sobrevivir en cada etapa, si está suprimida, puede depender de la duración total de la supresión; ya que su crecimiento puede ser retardado en vez de ser totalmente impedido en el sotobosque (Clark y Clark 1987 y 1992).

En un estudio realizado en seis especies de árboles del dosel en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica Clark y Clark (1987). Por un período de dos años, se midieron el crecimiento, la mortalidad, el número de copas localizadas por arriba, y la posición de la copa, para individuos de todas las clases de tamaño desde 50 cm de altura hasta árboles adultos. En los resultados que obtuvieron para la posición de copas de las seis especies para los individuos juveniles no hubo diferencias significativas entre las especies. La mayoría de las copas juveniles < 10 cm de diámetro recibían luz solamente desde los lados, no de arriba. El crecimiento diámetro durante un año estuvo correlacionado positivamente con la posición de la copa, en varias clases de tamaño de las seis especies. Las tasas de mortalidad de individuos < 1 cm de diámetro variaron entre especies. Todos los individuos 2 - 30 cm de diámetro (N= 173) sobrevivieron dos años. Lo anterior demuestra, según los investigadores, que por la complejidad en las etapas juveniles de las seis especies, se necesitará más detalle ecológico y demográfico para caracterizar adecuadamente los patrones de regeneración de árboles en el bosque tropical.

MATERIALES Y METODOS

3.1 Descripción de las áreas de estudio

3.1.1. Finca “El Cerro”

3.1.1.1 Vegetación

La finca El Cerro, denominada Area Experimental del CATIE, se encuentra en el Distrito Segundo Florencia (3 km al sur), Cantón Décimo San Carlos, Provincia de Alajuela, entre los poblados de Pénjamo y La Vieja. Se ubica geográficamente entre las coordenadas 255-258 y 483-485 de las hojas cartográficas Aguas Zarcas y Quesada, del Instituto Geográfico Nacional. La finca presenta una altitud sobre el nivel del mar que oscila entre los 280 y 360 metros, mientras que el bosque secundario -lugar de estudio- tiene una gradiente de altitud que varía en 100 m, entre el punto más alto y más bajo (Vásquez, 1994; citado por Herrera, 1996).

El bosque secundario cuenta con una área aproximada de 32,5 ha (Colán, 1995), tiene alrededor de 29 años de edad y de acuerdo a Finegan (1995b) se encuentra en la tercera fase de la sucesión secundaria.

3.1.1.2. Clima

El área de estudio pertenece a la zona de vida Bosque muy húmedo Tropical, transición a basal, según el sistema de clasificación de vida de Holdridge (Tosi, 1969).

Vásquez (1994) señala que existen dos estaciones meteorológicas cercanas a la finca: Ciudad Quesada y Quebrada Azul. La estación Ciudad Quesada, se localiza aproximadamente a 5 Km. al este de la finca y a una altitud de 650 m.s.n.m. En esta estación se reporta una precipitación anual de 4574 mm y una temperatura media anual de 23,3 °C.

La estación meteorológica Quebrada Azul, se encuentra a 7 Km. al norte de la finca y esta ubicada a 83 m.s.n.m. Allí se reporta una precipitación anual de 3375 mm y una temperatura media anual de 28.1 °C. Para ambas estaciones meteorológicas los meses de marzo y abril presentaron la menor precipitación y las temperaturas más altas.

3.1.1.3 Suelos y Topografía

Los suelos de la finca "El Cerro" se clasifican en tres unidades cartográficas: dos consociaciones y un complejo. Al mismo tiempo, las primeras se subdividen en siete fases por pendiente (Vásquez, 1994). Son moderadamente ácidos, con un pH alrededor de 5.0.

i. Consociación Quebradas

En esta unidad cartográfica, los suelos se distribuyen hacia el extremo noroeste del bosque, presentando un relieve ondulado a fuertemente ondulado con pendientes que oscilan entre un 15% y un 60%. Taxonómicamente estos suelos se clasifican como Typic Haplohumult, su pH es moderadamente ácido y la saturación de aluminio es baja.

ii. Consociación Cerros

Estos suelos se extienden por toda la parte sur, central y oeste del bosque, siendo los de mayor representación en cuanto a área. El relieve en esta unidad varía de moderadamente ondulado a escarpado, con pendientes entre 8 y 75%; taxonómicamente se clasifican como Typic Dystrocept. Desde el punto de vista químico, estos suelos presentan una baja saturación de bases y un pH alrededor de 5.0.

iii. Complejo Barrancos

Los suelos de este complejo se distribuyen a lo largo de las corrientes de agua que se presentan en la finca, presentándose pendientes superiores al 75%. El drenaje externo es extremadamente excesivo, por lo que la erosión laminar va de moderada a severa. Dadas las condiciones de pendientes estos suelos no son de importancia productiva, por lo contrario, su uso debe destinarse a protección o conservación. El área que ocupan corresponde a 2.81 ha (8.7% de la superficie

total).

3.1.2.4 Vegetación

Posterior a la tala, la finca fue utilizada para el pastoreo de ganado y luego fue abandonada. El bosque desarrollado a partir del abandono (el cual ocurrió hace aproximadamente 29 años) presenta actualmente una composición florística dominada por heliófitas durables de crecimiento rápido. La abundancia de estas especies oscila entre un 36-70% del total de árboles por hectárea (dap ≥ 10 cm). *Vochysia ferruginea* es la especie que domina (40-45% del área), seguida por *Vernonia triflosculosa* (especie no comercial) y *Cordia alliodora* (Guillén, 1993). También se reporta un número variable de árboles que se encuentran bien distribuidos por toda el área y que aparentemente constituyen remanentes del bosque maduro original. De ellos sobresale la especie *Vochysia ferruginea*, que presenta densidades que van desde 4 a 10 individuos por hectárea.

Durante el año de 1994 un total de 19,4 ha del bosque secundario fueron sometidas a raleo con el fin de beneficiar árboles considerados de futura cosecha y obtener algún producto de valor comercial de especies como: *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* y *Xylopia sericophylla*. Se cortaron aquellos árboles que competían directamente con los árboles de futura cosecha (individuos cuyas copas superaban o se traslapaban con los árboles de futura cosecha), así como aquellos que se encontraban a una distancia menor a 7 metros del árbol de futura cosecha (Guillén 1993).

3.1.2 Bosque “Tirimbina”

3.1.2.1 Ubicación

La segunda área de estudio, consta de 1.6 ha, y es denominada actualmente “Tirimbina Rain Forest Centre”. Se encuentra en el Distrito Segundo La Virgen del Cantón Décimo Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. Geográficamente se ubica a 10° 21' latitud norte y 84° 47' longitud oeste, a una altitud entre los 160 y 220 m.s.n.m., El bosque presenta colinas bajas sin cambios abruptos con pendiente que varían entre 10 y 40% (Manta, 1988).

3.1.2.2. Clima

Según el sistema de Zonas de Vida de Holdridge (1987) la finca se ubica en la transición entre el bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P) y el bosque muy húmedo tropical (bmh-T).

El sitio cuenta con una temperatura máxima promedio anual de 24,5 °C y una mínima de 23,4 °C y una precipitación promedio anual de 4250 mm, distribuidas durante todo el año.

3.1.2.3 Suelos y topografía

Los suelos de la zona de Sarapiquí, se desarrollan sobre un relieve ondulado a colinoso, con pendientes que van de 15 a 40%. Físicamente son profundos y arcillosos, de buen drenaje y alto contenido de basalto. El pH varía entre 3,9 a 4,5, constituyendo suelos de baja fertilidad, deficientes en bases y con

altos contenidos.

3.1.2.4 Vegetación

Este bosque se estableció después de la tala rasa y quema del bosque primario en el año de 1962, aunque quedaron algunos árboles remanentes del bosque original (Manta 1988 y Herrera 1990).

La parcela de estudio presenta un borde de aproximadamente 15 m de *Vochysia ferruginea* y a sus alrededores se encuentra un bosque de aproximadamente 5 años de edad, donde las heliófitas efímeras están desapareciendo y regenerándose las durables. El bosque presenta dos fases de sucesión secundaria; la segunda fase de sucesión, que va de los 2 a los 10 años después del abandono y la tercera fase que comprende desde los 10 a los 33 años después del abandono. Es un bosque de tercera fase de la sucesión secundaria con una edad de 33 años.

3.1.3 Bosque “Los Espaveles”

3.1.3.1 Ubicación

El bosque “Los Espaveles” se encuentra en terrenos del CATIE, Turrialba en una franja ribereña sobre la margen izquierda del río Reventazón. Se ubica a 9° 53' 36" latitud norte y 83° 39' 2" longitud oeste.

3.1.3.2 Clima

El área pertenece a la formación de bosque húmedo Premontano (bh-P) de al clasificación de zonas de vida de Holdridge (1987).

La temperatura media anual es de 21.5 ° C, con diferencias de 2.2 ° C entre el mes más cálido y el mes más frío. La precipitación media anual es de 2660 mm, con lluvia en todos los meses y un período relativamente seco entre febrero y abril (Jimenez , 1983; citado por Salcedo, 1986).

3.1.3.3 Suelos y topografía

Salcedo (1986), reporta que los suelos de la zona de estudio están enmarcados dentro de la unidad "Valle Turrialba", bordeada por terrenos de origen volcánico. El relleno aluvial que constituye esta unidad es el resultado de la erosión de las faldas de los volcanes Turrialba e Irazú.

La topografía es casi plana; y presentan algunas pendientes y se caracteriza por ser poco fértiles con un pH que oscila entre 5.3 a 6.2.

3.1.3.4 Vegetación

Budowski (1961; citado por Salcedo, 1986), reporta que la parte occidental del bosque "Los Espaveles" está cubierta por dos tipos de bosque: un bosque secundario y un bosque maduro. El área de bosque secundario (parte suroccidental) consta de dos áreas pequeñas de aproximadamente 0.5 ha cada

una, que fueron taladas entre 1948 y 1949 para establecer cultivos de piña y banano, siendo luego abandonadas entre 1950 y 1951, hace aproximadamente 46 años.

La parte oriental fue talada en su mayor parte en 1937 y abandonada entre 1954 y 1955. En 1944 se estableció una plantación de hule (*Hevea brasiliensis*). Entre 1945 y 1951 algunos colonos establecieron cultivos de plátano, caña y piña, en las calles intermedias de esta plantación. Después de 1951 el área fue abandonada, y fue luego utilizada por estudiantes del IICA con fines de investigación agrícola.

3.2 Muestreo de latizales

Para realizar el estudio de latizales en cada uno de los bosques se establecieron al azar 40 parcelas de 5 m x 5 m (0,1 ha). En el caso de la finca "El Cerro" en Florencia de San Carlos se ubicaron las parcelas en dos tipos de hábitat: bosque testigo y bosque raleado. Se delimitaron un total de 160 parcelas para una área total de 0.4 ha.

Dentro de cada uno de las parcelas de 5m x 5m., se registraron e identificaron, todos los individuos con dap. entre 2.5 - 9.9 cm; que se encontraban enraizados dentro de las parcelas. Las muestras incluyeron árboles, lianas, arbustos, palmas y algunas hierbas (como helechos).

El registro de individuos siguió el mismo procedimiento descrito por Gentry (1982), para los estudios de riqueza florística. Los diámetros de las plantas erectas fueron medidos a la altura de pecho (1.3 m), excepto para árboles con gambas, donde la medición se hizo 30 cm arriba de las mismas. Para las plantas que ramificaron por debajo de la altura del pecho, el diámetro de cada tallo ≥ 2.5 cm a ≥ 9.9 cm se registró individualmente; considerándose sin embargo cada uno de los tallos como perteneciente a un solo individuo. Para las lianas que se encontraban enraizadas dentro de la parcela se midió el diámetro del tallo más grande.

Para las lianas y palmas, en algunos casos se presentó el problema de como definir un individuo. En el caso de las lianas, tallos interconectados entre sí eran considerados como pertenecientes a un solo individuo y en cuanto a las palmas, todos los tallos con una base común (macoya o cepa) eran tomados como un solo individuo.

Cada individuo fue clasificado de acuerdo a la posición que ocuparía en el dosel a la madurez (grupo de forma de vida, Cuadro 1).

Cuadro 1. Categorías de tamaño de altura de individuo adulto presentes en las subparcelas estudio de 5 x 5 m (0.1 ha).

GRUPO	ALTURA A LA MADUREZ
1 LIANA	INDETERMINADO
2 SOTOBOSQUE	< 5m
3 DOSEL INTERMEDIO	5 - 25 m
4 SUBDOSEL	(25 - 35 m
5 DOSEL EMERGENTE	≥ 35 m

La identificación de las especies fue realizada por Nelson Zamora del INBiO (Instituto Nacional de Biodiversidad), mediante visitas al campo y por observación de muestras de hojas y frutos colectados. Las muestras de latizales están actualmente depositadas en el Instituto de Biodiversidad y las muestras de banco de semillas permanecen en el Herbario de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales UMBN/CATIE, Turrialba.

3.3 Lluvia de semillas

Para el estudio de la caída de semillas que llegan al suelo, se instalaron veinte trampas de 50 X 50 cm en cada uno de los sitios de estudio, a una altura de 50 cm sobre el suelo. Las trampas fueron colocadas en el centro de las parcelas de 5 m x 5 m y la escogencia de cuales parcelas contendrían las trampas fue realizado al azar.

Las trampas fueron fabricadas con cuatro varillas de hierro de 70 cm de altura, colocadas 20 cm bajo del suelo, sobre las cuales se colocó bolsas de tela de manta, que permitieron recolectar las diásporas (Colán, 1995). Estas bolsas, fueron cambiadas en varias ocasiones debido a que es un material poco resistente a las condiciones ambientales.

Los datos de la caída de diásporas para cada bosque se tomaron quincenalmente. Las diásporas se identificaron a nivel de familia, género y especie -cuando esto fue posible- y fueron registradas de acuerdo al síndrome de dispersión (viento, vertebrados, aves, otros). El síndrome de dispersión se dedujo

de las características presentadas por las diásporas.

Con los datos obtenidos se determinó la riqueza (número de especies) y composición de la lluvia de semillas de los tres sitios en estudio, además de la importancia porcentual de diásporas de los diferentes síndromes de diseminación.

3.4 Banco de semillas

Para determinar la cantidad de semillas que se encontraban incorporadas al banco se tomaron 40 muestras de suelo, una por cada parcela de 5 m x 5 m, ubicadas dentro de los tres bosques de estudio. La toma de muestras para los tres sitios se llevo a cabo en el mes de julio.

En el centro de cada una de las parcelas, se tomó una muestra de suelo utilizando un tubo plástico (P. V. C.), de 5 pulgadas de diámetro a una profundidad de 10 cm. Las muestras de suelo se transportaron al invernadero del Vivero de Mejoramiento Genético del CATIE, en bolsas plásticas selladas. Las muestras se colocaron dentro de cajas germinadoras de 30 cm x 40 cm (una caja por muestra), a las cuales se les extendió una capa fina de arena previamente esterilizada con Formalina al 90%.

Estas cajas, junto a otras seis cajas germinadoras que contenían únicamente arena estéril como testigo, fueron distribuidas en forma aleatoria dentro del invernadero, el cual se encontraba debidamente cerrado para evitar la contaminación por la entrada de otras semillas diseminadas por el viento y de la acción de las aves.

Se llevo un control cada 15 días durante un periodo de tres meses (de julio a noviembre), al cabo del cual, se registraron la cantidad de semillas germinadas. Las plántulas fueron agrupadas en morfoespecies, de acuerdo a la forma de las hojas, por la presencia o ausencia de pubescencia en el haz o el envés, por el color que presentaba el haz y el envés de las hojas, etc..

Las plántulas emergidas se contaron y se marcaron con el fin de reconocer las especies. Luego, fueron transplantadas en bolsas de plástico de 17 x 22 cm y se colocaron en la parte exterior del Vivero para que continuaran su crecimiento hasta el estado juvenil, para su posterior identificación.

La identificación de cada individuo se realizó con ayuda de personal especializado de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales de CATIE, a nivel de género y especie (cuando esto fue posible).

Después de cada revisión, el suelo se revolvió para estimular la germinación de más semillas.

Con los datos colectados se estableció la riqueza y composición por bosque, evaluando aquellos individuos que germinaron dentro de las cajas.

3.5 Interpretación de la dinámica poblacional de especies comunes y predicción de futuros cambios sucesionales

En el presente estudio se hicieron algunas predicciones sobre futuros cambios sucesionales utilizando la información que se encuentra almacenada en la base de datos de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales de CATIE (para

individuos ≥ 10 cm. de dap) y los que se obtuvieron a nivel de latizales, (individuos $\geq 2,5$ cm $9,9$ cm de dap), banco y lluvia de semillas en el presente estudio esto para cada uno de los sitios. El propósito fue determinar el potencial de los tres bosques secundarios estudiados en términos de abundancia, riqueza y diversidad de las especies presentes, en diferentes clases de tamaño de la vegetación.

3.6 Análisis de datos

3.6.1 Riqueza y diversidad de plantas 2,5 - 9,9 cm de dap, en tres bosques secundarios

Los resultados de la investigación se expresaron como el número total de individuos y especies, número de individuos por especie, curvas área-especie e índices de diversidad por sitio. La composición florística se analizó en términos de las familias más importantes, según el número de especies e individuos que se presentaron y de las especies más abundantes, para individuos ≥ 2.5 cm hasta 9.9 cm de dap y para los individuos ≥ 10 cm de dap

Para el estudio de comparación entre los tres bosques se utilizó los índices de diversidad de Simpson (1949) y el de Shannon-Wiener (1949) (Greig-Smith, 1983). Los datos tanto para plantas $\geq 2,5$ cm $\leq 9,9$ cm y ≥ 10 cm de dap, se obtuvieron a partir de las siguientes fórmulas:

$$\text{Simpson: } \lambda = \sum n_i (n_i - 1) / n (n - 1)$$

$$\text{Shannon: } H' = -\sum (n_i / n \log_2 n_i / n)$$

donde:

n_i = número de individuos de la i -ésima especie
 n = número total de individuos en la muestra

donde:

n_i = número de individuos pertenecientes a la i -ésima especie en la muestra
 n = número total de individuos de la muestra

La importancia ecológica de una especie cualquiera puede ser expresada a través del Índice de valor de Importancia (IVI) de Curtis y McIntosh (1950). El IVI integra la información de abundancia, área basal y frecuencia en términos relativos.

Para cada especie (individuos ≥ 2.5 hasta 9.9cm y ≥ 10 cm de dap), de los tres bosques de estudio se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI), propuesto por Curtis y McIntosh (1950), comparándose aquellas que presentaron mayor peso ecológico. El IVI se determinó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{IVI especie } a = A\%a + D\% a + F\% a$$

donde:

$A\%a$ = Abundancia relativa de la especie a , calculada como $Aa/A \times 100$,
en donde:

Aa = número de individuos de la especie a
 A = número total de individuos

$D\%a$ = Dominancia relativa de la especie a , calculada como $Da/D \times 100$,
en donde:

Da = suma de las áreas basales de todos los individuos de la especie a
 D = suma de áreas basales de todos los individuos

F%a = Frecuencia relativa de la especie a, calculada como $Fa/F \times 100$,
en donde:

Fa = número de parcelas donde ocurre la especie /número total de parcelas

F = suma de las frecuencias absolutas de todas las especies

3.6.2 Comparación de composición entre sitios

Para comparar la composición florística de los tres bosques en estudio para los individuos de todas las clases diamétricas (individuos ≥ 2.5 hasta 9.9cm y ≥ 10 cm de dap), se utilizó el coeficiente de similaridad de Czekanowski (1913) (Greig-Smith, 1983). La formula que se empleo fue la siguiente:

$$PS_{1,2} = 2 \sum \min (X_{i1}, X_{i2}) / \sum (X_{i1} + X_{i2})$$

donde:

X_{i1}, X_{i2} = cantidades de la especie i en las muestras 1 y 2

$\min (X_{i1}, X_{i2})$ = cantidades mínimas de la especie i común a ambas muestras

RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Riqueza y diversidad de la vegetación en 0.1 ha

El Cuadro 2 muestra el número de individuos, especies y familias que se encontraron en 0.1 ha de bosque secundario en Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro (bosque testigo y bosque raleado) en todas las clases diamétricas.

Cuadro 2 Número total de familias (F), especies (S) e individuos (N) encontrados en los bosques Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro, (bosque testigo y bosque raleado).

	dap								
	≥ 2,5 - 9,9 cm			≥ 10 cm			≥ 2,5 cm		
	N	F	S	N	F	S	N	F	S
Los Espaveles	197	38	72	67	19	32	264	44	97
Tirimbina	274	36	77	55	14	18	329	45	87
El Cerro (testigo)	171	33	58	31	11	13	202	34	65
El Cerro (raleado)	256	28	53	58	10	11	314	40	59

Para un tamaño de muestra 0.1 ha, el bosque con mayor número de especies $\geq 2,5 \text{ cm} \leq 9,9 \text{ cm}$ dap fue Tirimbina, seguido por Los Espaveles; en cuanto al número de familias, la situación es lo contrario para el bosque Los Espaveles que presentó el mayor número de ellas y Tirimbina fue la segunda en importancia. Entre los bosques de la finca El Cerro, el testigo fue el que presentó mayor riqueza de especies y mayor número de familias, con respecto al raleado. Knight (1975), en Isla Barro Colorado, Panamá en un tamaño de muestra igual (0.1 ha) obtuvo en alguno de los sitios cantidades de especies similares a las reportadas en el presente trabajo.

En todos los sitios de estudio se registró una mayor riqueza de especies en clases diámetricas bajas ($\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm), lo cual concuerda con los resultados obtenidos por Guariguata *et al* (1996) en un bosque Tropical Húmedo de la región de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica, donde evaluó individuos con alturas $\geq 1\text{m} < \text{cm de dap}$). Saldarriaga *et al* (1988) en estudios realizados en un bosque de Río Negro, Colombia y Knight (1975), trabajando con diámetros $\geq 2,5$ cm, en Isla Barro Colorado, Panamá. Este resultado en términos generales concuerda con lo encontrado por Rollet (1980) quién indica que es de esperar que el número de individuos, géneros y especies es cada vez inferior conforme se avanza en las clases diámetricas, aspecto característico de los bosques tropicales.

A pesar de que entre sitios, Los Espaveles y Tirimbina presentaban un número de especies parecidos entre $\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm, la riqueza de especies y al número de familias en Los Espaveles es mucho mayor en la población ≥ 10 cm de dap, lo que convierte en el sitio con mayor número de riqueza de especies total (Cuadro 2).

Finegan (1996) reporta que la cantidad de familias que se pueden encontrar en un bosque secundario es muy inferior al compararla con la de un bosque primario y la cantidad de familias en bosques de tercera etapa sucesional son muy pocas en relación a las que se encuentran en un bosque natural, lo que concuerda con lo reportado por Delgado (1995), en estudios realizados en el bosque Tirimbina.

En estudios realizados en el bosque primario de Tirimbina de riqueza de especies $\geq 2,5$ cm, fue mayor a la encontrada en las parcelas del bosque secundario donde se realizó el presente estudio, lo que confirma la expectativa de que la riqueza florística de un bosque primario será mayor a la de un bosque secundario (Finegan 1996).

La riqueza de especies $\geq 2,5$ cm de dap también se mostró baja, en comparación con los promedios reportados por Gentry (1986), para bosques primarios pluviales y húmedos tropicales de Suramérica, Costa Rica y Panamá.

Los valores de los índices de diversidad (Cuadro 3) señalan que el bosque Los Espaveles, en dap $\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm y $\geq 2,5$ cm presentó la mayor diversidad de acuerdo al índice de Simpson y el bosque Tirimbina es el más diverso con respecto al índice de Shannon; diferencia que se debe a que los índices se evalúan de manera diferente (utilizan diferentes consideraciones).

En estratos superiores (dap ≥ 10 cm), la situación es lo contrario, la mayor diversidad la presentó Tirimbina. Los Espaveles fue el segundo más diverso de acuerdo al índice de Shannon y el testigo del bosques El Cerro lo fue por presentar un índice de Simpson menor. Entre los dos hábitat del Cerro el bosque testigo presentó una diversidad superior a la del bosque raleado.

Cuadro 3. Índices de diversidad por bosque en 0,1 ha

	≥ 2,5 - 9,9 cm		≥ 10 cm		≥ 2,5 cm	
	Simpson	Shannon	Simpson	Shannon	Simpson	Shannon
Los Espaveles	0,032	5,45	0,109	3,52	0,023	5,86
Tirimbina	0,037	5,50	0,047	4,25	0,029	5,87
El Cerro (testigo)	0,049	5,03	0,108	3,26	0,098	4,75
El Cerro (raleado)	0,071	4,46	0,503	1,78	0,078	4,52

Los índices de diversidad pueden variar ya sea por cambios en la equitabilidad de las abundancias de las especies, cambios en el número de especies, o bien, por la combinación de estos factores; en el presente estudio la menor diversidad del bosque raleado del Cerro (Cuadro 2).

En un estudio similar al presente realizado por Knight (1975) en Isla Barro Colorado, en donde se evaluaron individuos $\geq 2,5$ cm dap en 0.1 ha y en bosques con edades entre los 15 y 65 años, se reportan valores de Simpson y Shannon muy similares a los del presente estudio. En el estudio de Knight los valores de Simpson oscilan entre 0,035 a 0,098 y los de Shannon entre 3,83 a 5,64 .

La diversidad florística, encontrada en 0.1 del bosque primario de Tirimbina, propiamente cerca del área de donde se realizó el presente estudio Delgado (1995), fue mayor a la encontrada en las parcelas de bosque secundario.

A partir de 0,1 hectárea, la curva área - especie muestra como la cantidad

de especies se incrementa significativamente con el aumento de superficie (Figura 1). Según el patrón de la curva $\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm dap Tirimbina es el que presentó más especies nuevas, seguido por Los Espaveles. En estratos superiores sucedió lo contrario, Los Espaveles fue el que presentó el mayor aumento de especies nuevas y el segundo en importancia fue Tirimbina; esto reafirma lo presentado en el Cuadro 2, donde se observa el número total de especies por sitio. En ambos estratos diámetricos los bosques del Cerro son los que presentaron menos especies nuevas (Figura 1a y 1b).

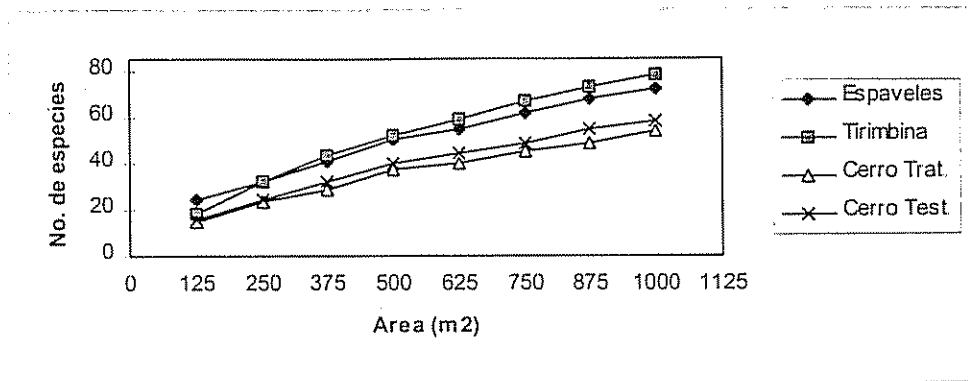
En la Figura 1c se muestra la curva área - especie $\geq 2,5$ cm dap; indicando como para el total de individuos, el comportamiento de la curva de Los Espaveles y Tirimbina es semejante, señalando como la tasa de aumento de especies nuevas es similar para ambos sitios. Los bosques del Cerro dentro de estas clases diámetricas son también los que menos especies nuevas presentaron, pero la diferencia entre ellos es mínima.

De acuerdo a la Figura 1 los patrones mostrados en las curvas área - especie confirma los resultados de varios autores quienes expresan que en comunidades ricas en especies, como los b t h, cuando se aumenta la superficie, el número de especies continúa creciendo aceleradamente sin que sea posible fijar una superficie que incluya todo el conjunto de especies de una comunidad (Marmillod, 1982, Rollet, 1971; citados por Delgado, 1995; Lamprecht, 1990).

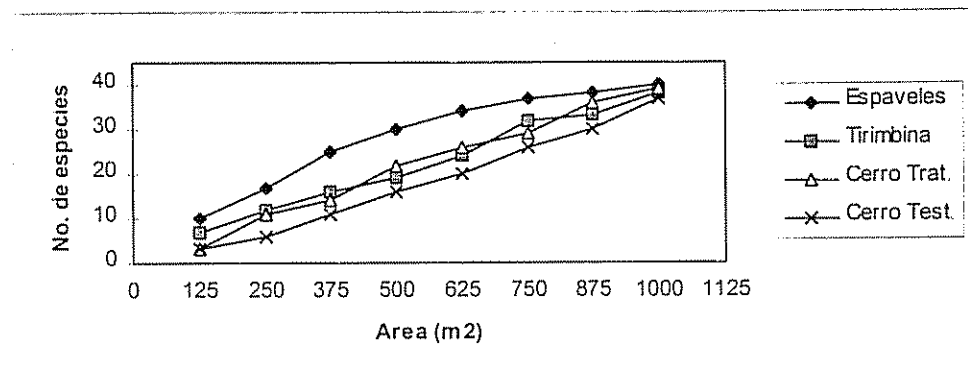
Al analizar la posición de las especies e individuos en el dosel a la madurez, por bosque se observó que la categoría que presentó el mayor número de especies e individuos fue la de intermedio (árboles capaces de alcanzar de 5 a 25 m de altura a la madurez). El segundo grupo en importancia fue la categoría de sotobosque (Figura 2a, 2b y 2c)

En los bosques Los Espaveles, El Cerro (bosque testigo) y Tirimbina, la categoría de lianas constituyeron el tercer grupo en importancia, tanto por su

a)



b)



c)

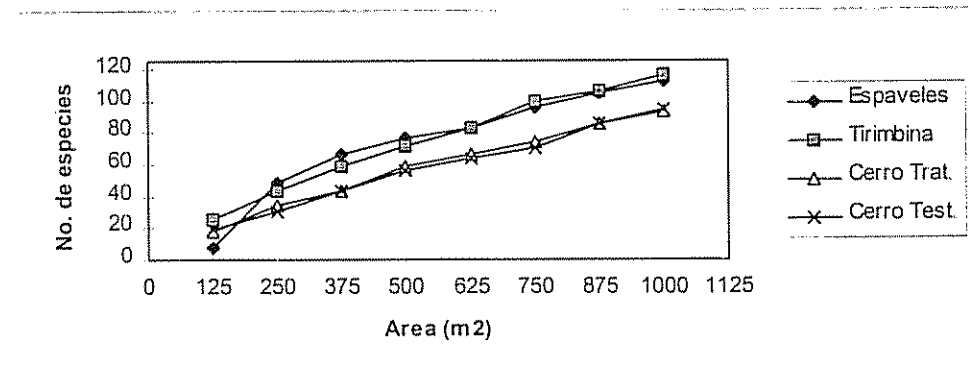


Figura 1 Curva área - especie para individuos a) $\geq 2,5 - 9,9$; b) ≥ 10 y c) $2,5$ cm dap en 0.1 ha.

abundancia en especies como de individuos, siendo un grupo de alta diversidad (Figura 2a, 2b y 3a). Resultados similares obtuvo Delgado (1995), en un bosque primario cercano al bosque secundario Tirimbina; en donde también se encontró una mayor proporción de especies en la categoría de liana.

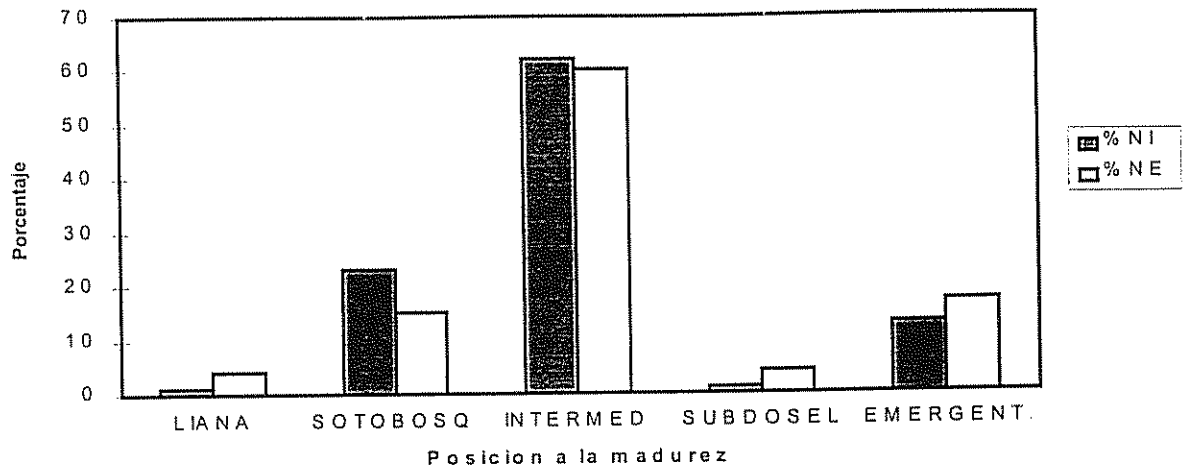
La categoría de subdosel, en el bosque Los Espaveles, es la tercera en importancia, tanto por abundancia de individuos como de especies, en el resto de los bosques es uno de los grupos de menos abundancia (Figura 2a).

En la categoría de emergentes (> 35 m de altura a la madurez), para los bosques Tirimbina, El Cerro (bosque testigo y raleado) son los más importantes por presentar el porcentaje de individuos y especies mayor, mientras que en el bosque Los Espaveles es el menos importante de todas las categorías, tanto por el número de especies, como por el número de individuos.

En resumen al comparar todos los bosques de estudio, Los Espaveles y Tirimbina son los bosques más ricos en especies y familias y los que presentaron mayor diversidad, en tanto que los bosques del Cerro el testigo presentó la menor riqueza de especies y familias.

De acuerdo con la literatura consultada y lo encontrado en el presente estudio se ha demostrado que los bosques secundarios tropicales son menos ricos y diversos que los bosques naturales, y que pueden variar bastante entre sí.

a)



b)

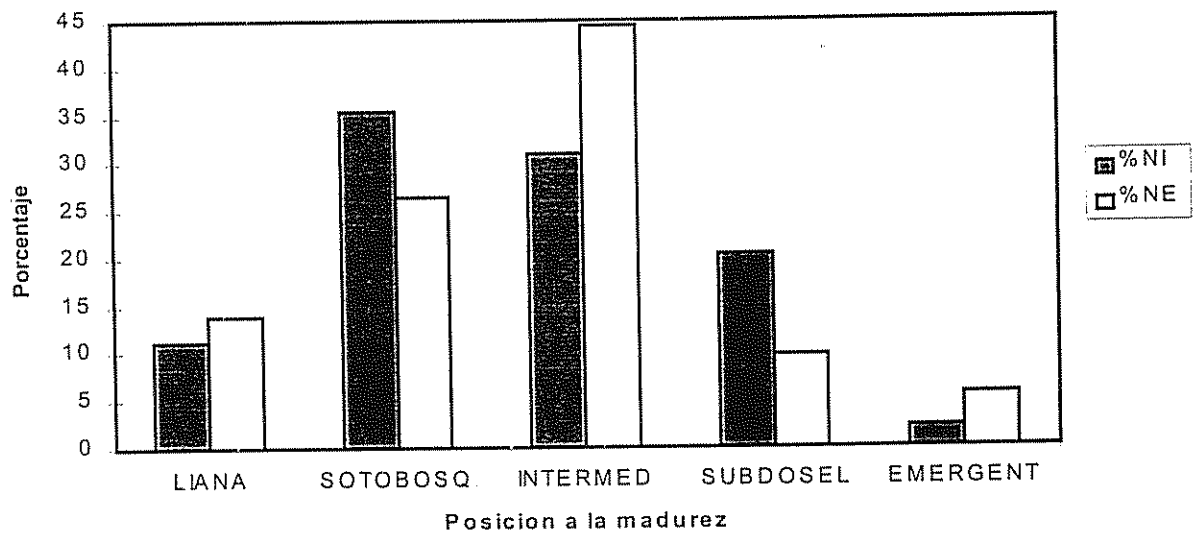
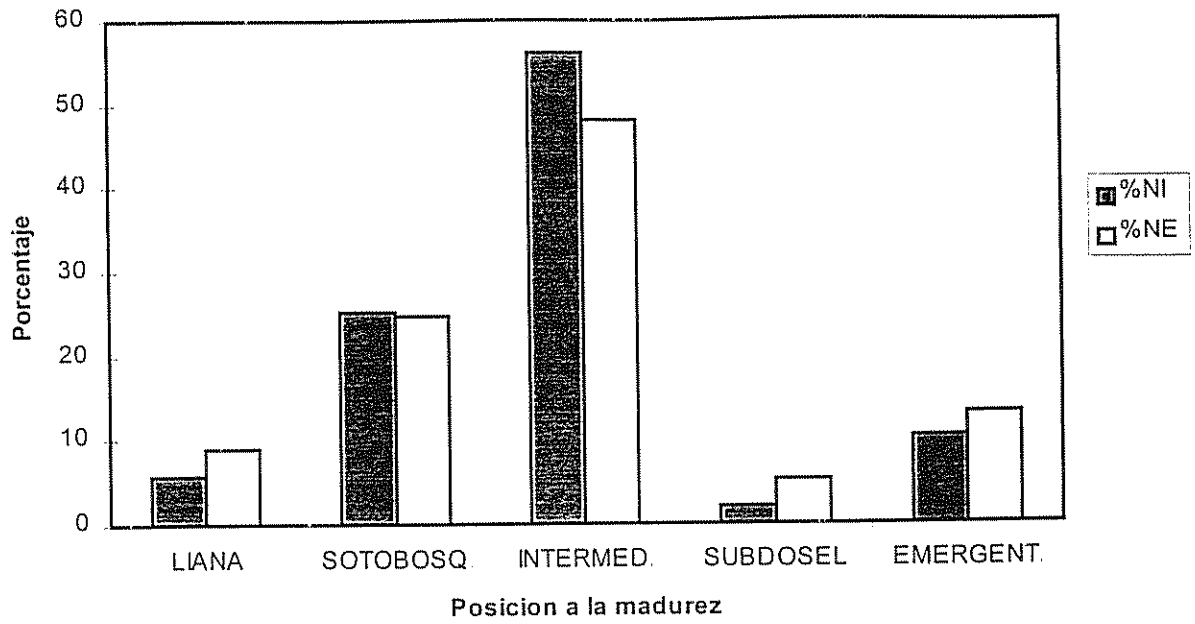


Figura 2. Porcentaje del número de especies (%EN) y de individuos (%NI) según posición en el dosel a la madurez, en los bosques a) Espaveles y b) Tirimbina, para $\geq 2,5$ cm de dap en 0.1 ha.

a)



b)

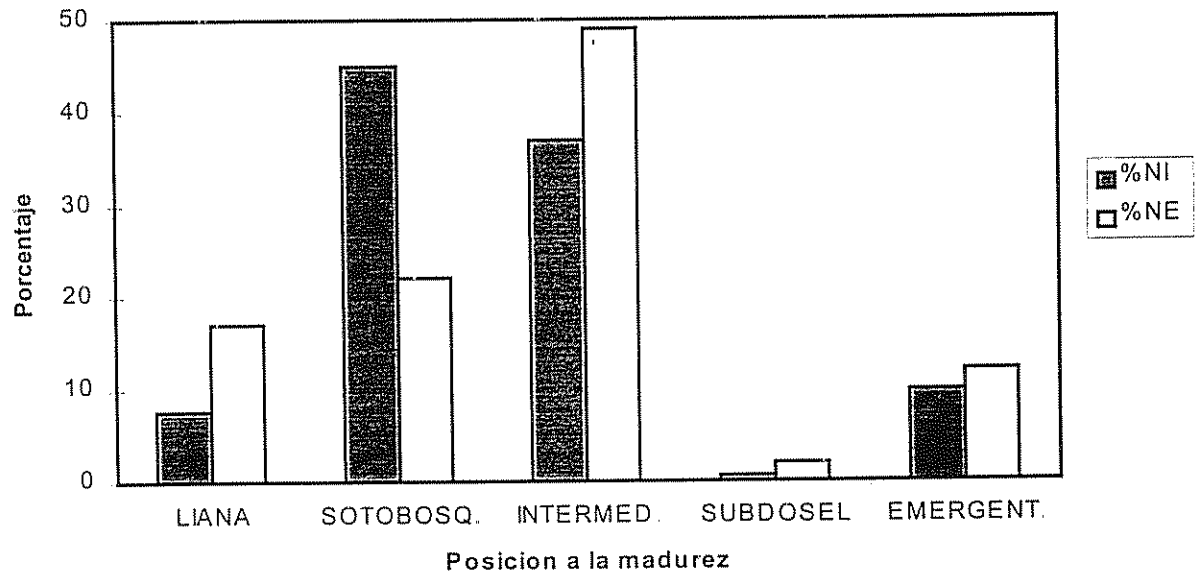


Figura 3. Porcentaje del número de especies (%EN) y de individuos (%NI) según posición en el dosel a la madurez, en el bosque El Cerro a) Testigo y b) Raleado, para $\geq 2,5$ cm de dap en 0.1 ha.

4.2 Descripción comparativa de la composición para la comunidad $\geq 2,5$ cm de dap en 0,1 ha

4.2.1 Bosque "Los Espaveles"

Las familias más importantes en el bosque Los Espaveles en cuanto al número de géneros y especies tanto para diámetros $\leq 2,5 - 9,9$ cm dap, como en los estratos superiores (≥ 10 cm), fueron Moraceae y Euphorbiaceae (Cuadro 4),

En las comunidades 2,5 - 9,9 cm dap la abundancia de familias es mayor con respecto al dap. ≥ 10 cm (Cuadro 4a y 4b), en los estratos inferiores la diversidad presentó variaciones importantes entre familias. Familias como Arecaceae presentaron muchos individuos pero pocas especies (familia de baja diversidad), mientras que Fabaceae/Mim. y Piperaceae fueron las familias que presentaron más especies pero con pocos individuos (familia de alta diversidad). En los estratos superiores las familias más importantes son poco abundantes en especies y géneros y la diversidad de nuevo es muy variada, ya que familias como Anacardiaceae y Moraceae registraron muchos individuos y pocas especies, en tanto que familias como Fabaceae/Mim., Myristicaceae y Rubiaceae fueron de las que presentaron más especies pero relativamente pocos individuos (Cuadro 4b).

El Cuadro 5 resume los valores de las diez especies de mayor peso ecológico para 0.1 ha en el bosque secundario Los Espaveles, para dap $\geq 2,5$ cm

hasta 9,9 cm; la especie con mayor importancia ecológica fue la

Cuadro 4. Familias más importantes en 0.1 ha según el número de géneros, especies e individuos encontrados en el bosque Los Espaveles.

a) ≥ 2.5 cm. hasta 9.9 cm de dap

FAMILIA	No. géneros	FAMILIA	No. especies	FAMILIA	No. individuos
MORACEAE	6	MORACEAE	8	MORACEAE	35
EUPHORBIACEAE	5	EUPHORBIACEAE	5	ARECACEAE	23
RUBIACEAE	4	RUBIACEAE	5	RUBIACEAE	21
FABACEAE/PAP	3	BIGNONIACEAE	4	EUPHORBIACEAE	16
RUBIACEAE	3	FABACEAE/MIM.	3	BIGNONIACEAE	13
BIGNONIACEAE	3	FABACEAE/PAP.	3	URTICACEAE	12
SAPINDACEAE	2	PIPERACEAE	3	MYRTACEAE	7
BURSERACEAE	2	LAURACEAE	3	FABACEAE/PAP.	7
ARECACEAE	2	SAPINDACEAE	2	SAPINDACEAE	5
FABACEAE/MIM.	2	BURSERACEAE	2	LAURACEAE	5

b) ≥ 10 cm. de dap

FAMILIA	#géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
MORACEAE	6	MORACEAE	7	ANACARDIACEAE	10
RUBIACEAE	3	EUPHORBIACEAE	3	MORACEAE	9
EUPHORBIACEAE	3	FABACEAE/MIM.	3	COMBRETACEAE	8
FABACEAE/MIM.	2	MYRISTICACEAE	3	EUPHORBIACEAE	6
TILIACEAE	2	ANACARDIACEAE	2	SAPINDACEAE	5
SAPINDACEAE	2	RUBIACEAE	2	ARALIACEAE	4

c) $\geq 2,5$ cm. de dap

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
RUBIACEAE	7	MORACEAE	10	MORACEAE	49
MORACEAE	6	EUPHORBIACEAE	7	ARECACEAE	24
EUPHORBIACEAE	5	RUBIACEAE	7	RUBIACEAE	23
ARECACEAE	3	LAURACEAE	4	EUPHORBIACEAE	18
LAURACEAE	2	FABACEAE/MIM.	4	BIGNONIACEAE	13
FLACOURTIACEAE	2	BIGNONIACEAE	4	URTICACEAE	13
FABACEAE/MIM.	2	PIPERACEAE	2	COMBRETACEAE	12
MYRTACEAE	2	MYRISTICACEAE	3	ANACARDIACEAE	12
BIGNONIACEAE	2	FABACEAE/PAP.	3	ARALIACEAE	8
BURSERACEAE	2	BURSERACEAE	2	FABACEAE/MIM.	7

palma de sotobosque *Chamaedorea tepejilote*, tanto por su abundancia como por su frecuencia (Cuadro 5a). La presencia de esta palma de sotobosque es un aspecto importante ya que algunos autores la reportan como un elemento

importante en la composición de los bosques primarios (Guariguata 1996), o bien como indicadora de este tipo de bosque (Budowski 1965). Los resultados de este estudio señala que la presencia de la palma *Chamaedorea tepejilote* podría ser también considerada como indicadora de bosque secundario.

Cabe resaltar también la importancia de la liana *Callichlamys latifolia* la cual se encontró en forma abundante en este bosque.

Un aspecto importante a considerar es que las especies que presentaron mayores áreas basales fueron las más importantes del bosque. Lo anterior se confirma al analizar los datos $\geq 2,5$ cm dap, las especies *Spondias radlkoferi* y *Crotalaria spectabilis* que presentaron frecuencias y abundancias altas y árboles de gran tamaño adquiriendo así importancia ecológica, mientras que para clases diamétricas ≥ 10 cm dap la especie *Spondias radlkoferi* es también importante tanto en frecuencia como abundancia.

Algunas de las especies arbóreas del bosque Los Espaveles, como *Pseudolmedia spuria*, *Pterocarpus rohrii* y *Brosimum alicastrum* son abundantes en dap $\geq 2,5$ cm. a 9,9 cm, y no lo son o abundan menos, en dap ≥ 10 cm. Potencialmente en un futuro, estas especies podrían llegar a dominar el dosel superior de este bosque .

4.2.2 Bosque "Tirimbina"

En Tirimbina en diámetros inferiores las familias más importantes fueron Rubiaceae, Annonaceae y Arecaceae y para diámetros ≥ 10 cm dap fueron Fabaceae/Mim., Flacourtiaceae, Tiliaceae, Vochysiaceae y Simaroubaceae, en lo

que se refiere al número de especies y géneros (Cuadro 6a, b).

Cuadro 5. Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes del bosque Los Espaveles en 0.1 ha

a) dap \geq 2.5 cm. a 9.9 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	9.45	5.72	14.72	29.89	10
<i>Pseudolmedia spuria</i>	9.45	11.84	6.35	27.64	9.21
<i>Psychotria elata</i>	5.47	6.43	4.57	16.47	5.50
<i>Myriocarpa longipes</i>	5.97	4.65	2.54	13.16	4.40
<i>Callichlamys latifolia</i>	4.48	3.74	2.54	10.76	3.6
<i>Cleidon castaneifolium</i>	2.99	3.07	3.30	9.36	3.12
<i>Trophis caucana</i>	2.49	4.39	2.03	8.91	2.97
<i>Croton schiedeanus</i>	2.99	3.01	2.54	8.54	2.85
<i>Pterocarpus rohrii</i>	1.99	3.96	2.54	8.49	2.83
<i>Brosimum alicastrum</i>	3.98	1.36	2.54	7.88	2.62
SUBTOTAL (10 especies)				141.10	47.10
OTRAS 62 ESPECIES				158.9	52.90
TOTAL (72 especies)				300	100

b) dap \geq 10 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Spondias radlkoferi</i>	14.93	25.85	11.61	52.39	17.46
<i>Terminalia chiriquensis</i>	11.94	8.92	11.61	32.47	10.82
<i>Croton schiedeanus</i>	4.48	9.39	3.23	17.10	5.7
<i>Turpinia occidentalis</i>	5.97	4.52	6.45	16.94	5.65
<i>Dendropanax arboreus</i>	5.97	1.86	6.45	14.28	4.76
<i>Luehea seemannii</i>	4.48	3.14	5.16	12.78	4.26
<i>Allophylus psilospermus</i>	5.97	1.54	5.16	12.67	4.22
<i>Cecropia insignis</i>	2.99	8.47	0.00	11.46	3.82
<i>Hasseltia floribunda</i>	1.49	5.66	1.94	9.09	3.03
<i>Pseudolmedia spuria</i>	4.48	1.15	3.23	8.86	2.95
SUBTOTAL (10 especies)				188.04	62.67
OTRAS ESPECIES (22 especies)				111.96	37.33
TOTAL (32 especies)				300	100

c) dap \geq 2.5 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Spondias radlkoferi</i>	4.23	25.81	1.34	31.38	10.56
<i>Crotalaria spectabilis</i>	3.08	9.38	2.14	14.60	4.87
<i>Pseudolmedia spuria</i>	8.08	1.17	4.81	14.06	4.69
<i>Terminalia chiriquensis</i>	3.08	8.91	0.80	12.79	4.26
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	7.31	0.01	4.01	11.33	3.77
<i>Cecropia insignis</i>	0.77	8.46	0.80	10.03	3.34
<i>Turpinia occidentalis</i>	1.92	4.52	1.34	7.78	2.59
<i>Psychotria elata</i>	3.85	0.01	3.48	7.34	2.44
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.08	1.86	2.14	7.08	2.36
<i>Hasseltia floribunda</i>	0.38	5.66	0.00	6.04	2.01
SUBTOTAL (10 especies)				122.43	40.81
OTRAS 94 ESPECIES				177.57	59.19
TOTAL (104 especies)				300	100

En este bosque las familias que se reportan como importantes en diámetros ≥ 10 cm se reportan como familias típicas de la tercera etapa sucesional de los bosques secundarios neotropicales (Finegan 1996), lo que reafirma la etapa de sucesión a la que pertenece Tirimbina.

Cuadro 6. Familias más importantes en 0.1 ha según el número de géneros, especies e individuos encontrados en el bosque Tirimbina

a) dap ≥ 2.5 cm hasta 9.9 cm

FAMILIA	No. géneros	FAMILIA	No. especies	FAMILIA	No. individuos
RUBIACEAE	7	RUBIACEAE	8	FLACOURTIACEAE	43
ANNONACEAE	5	ANNONACEAE	5	RUBIACEAE	35
ARECACEAE	4	ARECACEAE	4	ANNONACEAE	25
EUPHORBIACEAE	3	CLUSIACEAE	4	LAURACEAE	13
FABACEAE/PAP.	3	MELASTOMATACEAE	4	MELASTOMATACEAE	12
				E	
CLUSIACEAE	3	APOCYNACEAE	3	MYRISTICACEAE	11
FABACEAE/MIM.	2	FABACEAE/PAP.	3	APOCYNACEAE	10
SAPINDACEAE	2	MELIACEAE	3	FABACEAE/MIM.	10
MELASTOMATACEAE	2	EUPHORBIACEAE	3	DILLENIACEAE	9
MORACEAE	2	LAURACEAE	3	SAPINDACEAE	8

b) dap ≥ 10 cm

FAMILIA	No. géneros	FAMILIA	No. especies	FAMILIA	No. individuos
FABACEAE/MIM.	3	FABACEAE/MIM.	4	VOCHYSIACEAE	15
FLACOURTIACEAE	3	FLACOURTIACEAE	2	FABACEAE/MIM.	11
E		E			
TILIACEAE	2	TILIACEAE	2	FLACOURTIACEAE	11
VOCHYSIACEAE	1	VOCHYSIACEAE	1	EUPHORBIACEAE	5
SIMAROUBACEAE	1	SIMAROUBACEAE	1	SIMAROUBACEAE	3

c) dap ≥ 2.5 cm

FAMILIA	No. géneros	FAMILIA	No. especies	FAMILIA	No. individuos
RUBIACEAE	6	RUBIACEAE	8	FLACOURTIACEAE	55
CLUSIACEAE	6	ANNONACEAE	6	RUBIACEAE	38
ANNONACEAE	4	FABACEAE/PAP.	4	ANNONACEAE	26
FABACEAE/PAP.	4	FLACOURTIACEAE	4	FABACEAE/MIM.	21
FABACEAE/MIM.	3	FABACEAE/MIM.	4	EUPHORBIACEAE	12
APOCYNACEAE	3	MELASTOMATACEAE	3	APOCYNACEAE	12
EUPHORBIACEAE	3	CHRYSOBALANACEAE	3	MORACEAE	12
CHRYSOBALANACEAE	3	MORACEAE	3	MELASTOMATACEAE	11
MELIACEAE	3	CLUSIACEAE	3	LAURACEAE	11
MELASTOMATACEAE	3	MELIACEAE	3	VOCHYSIACEAE	10

Las diez especies más importantes que se encontraron dentro de la comunidad ecológica de Tirimbina se muestran en el Cuadro 7.

Para estratos inferiores las especies más importantes por su abundancia fueron *Casearia arborea* y *Anaxagorea crassipetala*, las cuales presentan individuos tanto en condiciones de sotobosque como en el rango diámetro ≥ 10 cm (Cuadro 7a). Otra especie que solamente fue importante en condiciones de sotobosque fue *Psychotria panamensis*, que de todas las especies es la tercera más abundante y frecuente en las parcelas de estudio (Cuadro 7a).

En Tirimbina se destaca la ausencia de palmas entre las especies más importantes del sotobosque, situación contrastante con Los Espaveles (Acápite 4.2.1) y El Cerro, bosque testigo (Acápite 4.3.1).

En este bosque es importante señalar la importancia ecológica de la liana *Pinzona coriacea* (Dilleniaceae) (Cuadro 7a), lo cual dentro de las diez especies más importantes con dap $\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm.

Las especies de mayor peso ecológico para estratos superiores fueron *Vochysia ferruginea*, *Anaxagorea crassipetala*, *Casearia arborea* y *Pentaclethra macroloba*, las cuales adquirieron su importancia por presentar áreas basales grandes (Cuadro 7a y 7b), lo cual concuerda con lo reportado por Saldarriaga *et al* (1988) en estudios realizados en Isla Barro Colorado, Panamá; en donde especies como *Vochysia sp.*, *Alchornea sp.*, y *Jacaranda copaia*, dominan en número de árboles y áreas basales en bosques de 40 años de edad, ya que han reemplazado a los grupos de sucesión temprana.

Al analizar las especies *Vochysia ferruginea* y *Anaxagorea crassipetala*, las cuales dominaron el estrato superior, se observó que estas no son tan abundantes como *Casearia arborea* y *Pentaclethra macroloba* para individuos \geq 2,5 cm hasta 9,9 cm, lo cual podría indicar que este bosque dentro de algunos años el dosel será dominado por estas últimas especies (Cuadro 7c).

Cuadro 7. Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes en 0.1 ha en el bosque Tirimbina

a) dap \geq 2,5 cm a 9,9 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Casearia arborea</i>	14.71	22.01	7.14	43.86	14.62
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	6.62	5.74	3.06	15.42	5.14
<i>Virola sebifera</i>	3.68	5.05	3.67	12.40	4.13
<i>Pentaclethra macroloba</i>	3.31	3.81	3.67	10.79	3.6
<i>Psychotria panamensis</i>	4.41	2.43	3.67	10.51	3.50
<i>Pinzona coriacea</i>	2.21	3.37	2.65	8.23	2.74
<i>Stemmadenia robinsonii</i>	2.57	1.48	3.67	7.72	2.57
<i>Cupania glabra</i>	2.21	2.56	2.65	7.42	2.57
<i>Mollinedia pinchotiana</i>	2.57	1.79	2.65	7.01	2.33
<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	2.57	1.27	3.06	6.90	2.30
SUBTOTAL (10 especies)				130.26	43.42
OTRAS ESPECIES (67)				169.74	56.58
TOTAL (77 especies)				300	100

b) dap \geq 10 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Vochysia ferruginea</i>	27.27	47.81	21.50	96.58	32.19
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	10.91	6.81	9.35	27.07	9.02
<i>Pentaclethra macroloba</i>	10.91	2.35	12.15	25.41	8.47
<i>Casearia arborea</i>	9.09	2.35	12.15	23.59	7.86
<i>Simarouba amara</i>	5.45	9.95	4.67	20.07	6.69
<i>Lecythis ampla</i>	1.82	13.19	2.80	17.81	5.94
<i>Alchornea latifolia</i>	9.09	2.12	4.67	15.88	5.29
<i>Inga thibaudiana</i>	5.45	2.17	7.48	15.10	5.03
<i>Inga cocleensis</i>	3.64	3.82	2.80	10.26	3.42
<i>Guatteria recurvisepala</i>	1.82	1.64	2.80	6.26	2.09
SUBTOTAL (10 especies)				258.03	86
OTRAS ESPECIES (8)				41.97	14
TOTAL (18 especies)				300	100

c) dap \geq 2.5 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Vochysia ferruginea</i>	4.05	47.71	3.59	55.35	18.45
<i>Casearia arborea</i>	12.43	2.39	6.24	21.06	7.02
<i>Pentaclethra macroloba</i>	4.05	6.80	3.59	14.44	4.81
<i>Lecythis ampla</i>	0.27	13.16	0.47	13.90	4.63
<i>Simarouba amara</i>	0.81	9.93	0.47	11.21	3.76
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	4.86	0.01	2.34	7.21	2.40
<i>Psychotria parvifolia</i>	3.24	0.00	2.81	6.05	2.01
<i>Laetia procera</i>	1.35	2.34	2.03	5.72	1.91
<i>Alchornea latifolia</i>	2.70	2.12	0.78	5.60	1.87
<i>Virola sebifera</i>	2.70	0.01	2.81	5.52	1.84
SUBTOTAL (10 especies)				146.06	48.70
OTRAS 85 ESPECIES				153.94	51.30
TOTAL (95 especies)				300	100

4.3 Bosque El Cerro

4.3.1 Bosque testigo

En este sitio para dap \geq 2,5 cm hasta 9,9 cm, las familias que mostraron mayor número de géneros fueron Rubiaceae, Annonaceae y Clusiaceae. En cuanto al número especies destacaron Moraceae, Araliaceae y Myristicaceae (Cuadro 8a).

Dentro de este sitio hubo variaciones importantes de diversidad entre familias. Melastomataceae por ejemplo, presentó únicamente dos especies pero la segunda en importancia por el número de individuos (familia de baja diversidad), o bien la situación contraria la presentó Araliaceae que tuvo muchas especies y pocos individuos (familia de alta diversidad) (Cuadro 8a).

En este bosque el aporte a la biodiversidad vegetal de las clases diámétricas inferiores es muy evidente, ya que para diámetros \geq 10 cm la riqueza florística de especies y géneros es muy pobre (Cuadro 8b), por presentar

solamente a una familia con más de un género y una especie, Tiliaceae. Esta es otra familia que se considera típica de bosques secundarios de tercera fase de sucesión (Finegan, 1996).

Cuadro 8. Familias más importantes en 0.1 ha según el número de especies e individuos encontrados en El Cerro (bosque testigo)

a) dap \geq 2.5 cm a 9.9 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
RUBIACEAE	5	MORACEAE	7	MORACEAE	31
ANNONACEAE	5	ARALIACEAE	5	MELASTOMATACEAE	12
CLUSIACEAE	3	MYRISTICACEAE	5	FABACEAE/MIM.	12
EUPHORBIACEAE	3	PIPERACEAE	4	SAPINDACEAE	12
FABACEAE/PAP...	2	MELASTOMATACEAE	3	VERBENACEAE	11
ARECACEAE	2	SOLANACEAE	2	ARECACEAE	11
FABACEAE/MIM.	2	ASTERACEAE	2	FLACOURTIACEAE	9
SAPINDACEAE	2	ARECACEAE	2	LAURACEAE	8
MELASTOMATACEAE	2	FABACEAE/MIM.	2	PIPERACEAE	7
MORACEAE	2	APOCYNACEAE	2	MYRISTICACEAE	6

b) dap \geq 10 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
TILIACEAE	2	TILIACEAE	2	FABACEAE/MIM	8
LAURACEAE	1	FABACEAE/MIM.	1	ASTERACEAE	6
ASTERACEAE	1	ASTERACEAE	1	ANNONACEAE	2
FABACEAE/MIM.	1	RUTACEAE	1	TILIACEAE	2
FABACEAE/PAP.	1				

c) dap \geq 2.5 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
ANNONACEAE	6	FABACEAE/MIM	8	ARECACEAE	27
MORACEAE	6	MORACEAE	6	ASTERACEAE	15
ASTERACEAE	3	ARALIACEAE	6	FABACEAE/MIM.	15
TILIACEAE	2	MYRISTICACEAE	6	MYRISTICACEAE	14
MELASTOMATACEAE	2	PIPERACEAE	5	PIPERACEAE	13
ARECACEAE	2	SAPINDACEAE	3	ARALIACEAE	10
VERBENACEAE	2	FLACOURTIACEAE	3	MELASTOMATACEAE	8
MYRISTICACEAE	2	ARECACEAE	3	URTICACEAE	5
FABACEAE/MIM	2	MELASTOMATACEAE	3	EUPHORBIACEAE	4
SAPINDACEAE	2	ANNONACEAE	2	VERBENACEAE	4

Al analizar los datos del IVI para especies con dap \geq 2,5 - 9,9 cm se observa al igual que para el bosque Los Espaveles (Acápite 4.2.1), como la palma *Chamaedorea tepejilote* domina el sotobosque del bosque testigo El Cerro

(Cuadro 8a).

Dendropanax arboreus y *Vernonia triflosculosa* fueron también especies que adquirieron importancia ecológica por su abundancia y frecuencia en los estratos inferiores 2,5 - 9,9 cm dap, (Cuadro 8a). En diámetros superiores la especie más relevante, fue *Vernonia triflosculosa* confirmando la expectativa de que este bosque en un futuro pueda ser dominado por esta especie, además de que las especies que actualmente dominan el dosel superior, como por ejemplo *Inga sp.* y *Cordia alliodora* no fueron abundantes en el sotobosque.

Para diámetros superiores (≥ 10 cm), (Cuadro 8b), la mayoría de las diez especies que presentan mayor peso ecológico se debe a que presentan áreas basales grandes, a pesar de que son poco abundantes y frecuentes con respecto a las especies de mayor importancia en los estratos inferiores, entre ellas podemos citar a *Cordia alliodora*, *Rollinia pittieri* y *Luehea seemannii*.

Cuadro 9. Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especies más importantes del Cerro (bosque testigo)

a) dap ≥ 2.5 cm hasta 9.9 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	17.54	13.59	6.58	37.71	12.57
<i>Dendropanax arboreus</i>	7.02	7.90	5.70	20.62	6.87
<i>Vernonia triflosculosa</i>	4.09	7.67	4.39	16.15	5.38
<i>Solanum rovirosanum</i>	6.43	5.26	4.39	16.08	5.36
<i>Miconia affinis</i>	4.09	4.56	3.51	12.16	4.05
<i>Piper arboreum</i>	5.85	3.31	2.19	11.35	3.78
<i>Myriocarpa longipes</i>	2.92	5.65	1.32	9.89	3.29
<i>Clarisia biflora</i>	2.34	5.16	2.19	9.69	3.23
<i>Otoba novogranatensis</i>	2.92	2.91	2.19	8.02	2.67
<i>Acalypha diversifolia</i>	2.92	1.42	3.51	7.85	2.62
SUBTOTAL (10 especies)				149.52	49.84
OTRAS 48 especies				150.48	50.16
TOTAL (58 especies)				300	100

b) dap \geq 10 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Inga sp.</i>	25.81	34.53	23.21	83.55	27.85
<i>Vernonia triflosculosa</i>	19.35	5.99	14.29	36.63	12.21
<i>Cordia alliodora</i>	6.45	19.38	5.36	31.19	10.39
Desconocido 1	9.68	3.29	14.29	27.26	9.21
<i>Rollinia pittieri</i>	6.45	10.11	5.36	21.92	7.31
<i>Virola sebifera</i>	6.45	5.72	5.36	17.53	5.84
<i>Luehea seemannii</i>	3.23	7.74	5.36	16.33	5.44
<i>Goethalsia meiantha</i>	3.23	6.14	5.36	14.73	4.91
<i>Lauraceae sp.</i>	6.45	1.76	5.36	13.57	4.52
"Huevo"	3.23	2.80	5.36	11.39	3.79
SUBTOTAL (10 especies)				274.1	91.47
OTRAS 3 especies				25.9	8.53
TOTAL (13 especies)				300	100

c) dap \geq 2.5 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Inga sp.</i>	2.50	34.39	4.05	40.94	13.65
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	28.44	0.07	4.67	33.18	11.06
<i>Cordia alliodora</i>	0.63	19.30	1.56	21.49	7.16
<i>Vernonia triflosculosa</i>	4.06	5.98	4.05	14.09	4.70
<i>Rollinia pittieri</i>	0.63	10.07	0.93	11.63	3.87
<i>Luehea seemannii</i>	0.31	7.70	0.93	8.94	2.98
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.75	0.02	4.05	7.82	2.61
<i>Goethalsia meiantha</i>	0.31	6.11	0.93	7.35	2.45
Desconocido 1	0.94	3.27	2.49	6.70	2.23
<i>Solanum rovirosanum</i>	3.44	0.01	3.12	6.57	2.19
SUBTOTAL (10 especies)				158.71	52.9
OTRAS 61 ESPECIES				141.29	47.1
TOTAL (71 especies)				300	100

4.3.2 Bosque raleado

Este sitio a pesar de ser parte del mismo bosque que el testigo, presentó una composición muy diferente.

En el Cuadro 10a y 10c se muestran las familias más importantes de este sitio sobresaliendo en los estratos inferiores Lauraceae, Moraceae, Annonaceae y Fabaceae/Pap.. En lo que se refiere a los diámetros \geq 10 cm sobresale Vochysiaceae por la cantidad de individuos de gran tamaño (Cuadro 10b).

Cuadro 10. Familias más importantes en 0.1 ha según el número de especies, géneros e individuos encontrados El Cerro (bosque raleado)

a) dap \geq 2.5 cm. a 9.9 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
LAURACEAE	4	LAURACEAE	7	PIPERACEAE	49
MORACEAE	3	MORACEAE	5	ASTERACEAE	41
FABACEAE/PAP	3	MYRTACEAE	3	MELASTOMATACEAE	35
				E	
ANNONACEAE	3	MELASTOMATACEAE	3	VOCHYSIACEAE	22
MYRTACEAE	3	ANNONACEAE	3	CLUSIACEAE	19
MELASTOMATACEAE	2	FABACEAE/MIM	3	ARALIACEAE	12
ARALIACEAE	2	FABACEAE/PAP	3	FABACEAE/MIM	10
ASTERACEAE	2	ARALIACEAE	2	ANACARDIACEAE	8
VOCHYSIACEAE	2	CLUSIACEAE	2	MYRTACEAE	7
CLUSIACEAE	2	PIPERACEAE	2	FLACOURTIACEAE	7

b) dap \geq 10 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
ANNONACEAE	2	ANNONACEAE	2	VOCHYSIACEAE	41
VOCHYSIACEAE	1	VOCHYSIACEAE	1	ANNONACEAE	4
ARALIACEAE	1	MELASTOMATACEAE	1	FABACEAE/MIM	2
		E			
SIMAROUBACEAE	1	SIMA	1	ARALIACEAE	2
		ROUBACEAE			

c) dap \geq 2.5 cm

FAMILIA	# géneros	FAMILIA	# especies	FAMILIA	# individuos
LAURACEAE	4	LAURACEAE	7	VOCHYSIACEAE	62
MORACEAE	3	MORACEAE	6	PIPERACEAE	48
ANNONACEAE	3	ANNONACEAE	4	ASTERACEAE	40
FABACEAE/PAP.	3	MELASTOMATACEAE	4	MELASTOMATACEAE	36
MELASTOMATACEAE	3	FABACEAE/MIM	3	CLUSIACEAE	18
ASTERACEAE	2	FABACEAE/PAP	3	ANNONACEAE	18
CLUSIACEAE	2	MYRTACEAE	3	ARALIACEAE	13
MYRTACEAE	2	PIPERACEAE	2	FABACEAE/MIM	11
		ASTERACEAE	2	MORACEAE	9
		MYRISTICACEAE	2	MARANTACEAE	8

Las diez especies de mayor peso ecológico que se encontraron en este bosque se presentan en el Cuadro 11, siendo la más importante, en dos de las categorías diamétricas excepto en la clase diamétrica \geq 10 cm d.a.p. *Vochysia ferruginea*. La primera es la más abundante en condiciones de sotobosque,

mientras que la segunda adquirió su importancia por presentar individuos grandes (esta especie pertenece a la categoría emergentes). El resto de las especies presentan áreas basales y frecuencias muy similares (Cuadro 11b y 11c). En el bosque raleado se observó como la palma *Chamaedorea tepejilote* no fue abundante como en el bosque testigo; característica importante de señalar ya que son dos bosques que se encuentran dentro de la misma finca, pero su riqueza florística varía considerablemente.

Cuadro 11. Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel), e índice de valor de importancia (IVI) de las diez especie más importantes en 0.1 ha encontrados en El Cerro, bosque raleado.

a) $dap \geq 2.5$ cm. A 9.9 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Vernonia trilosculosa</i>	15.95	19.43	5.70	41.08	13.69
<i>Vochysia ferruginia</i>	8.17	12.60	4.94	5.71	8.57
<i>Miconia affinis</i>	10.89	7.24	5.70	23.83	7.94
<i>Piper aequale</i>	12.06	5.79	5.70	23.55	7.85
<i>Piper marginatum</i>	7.00	5.94	3.80	16.74	5.58
<i>Dendropanax arboreus</i>	4.28	4.38	5.70	14.36	4.79
<i>Vismia billbergiana</i>	7.00	4.05	3.04	14.09	4.69
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	3.11	4.63	4.94	12.68	4.22
<i>Miconia argentea</i>	2.33	4.32	3.04	9.69	3.23
<i>Xylopia frutescens</i>	2.72	3.15	3.80	9.67	3.22
SUBTOTAL (10 especies)				191.4	63.78
OTRAS 43 ESPECIES				108.6	36.2
TOTAL (53 especies)				300	100

b) $dap \geq 10$ cm de dap

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Vochysia ferruginea</i>	70.69	86.17	29.41	186.7	62.2
Desconocido1	6.90	2.79	15.69	25.38	8.46
<i>Xylopia frutescens</i>	5.17	2.14	9.80	17.11	5.70
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.45	1.32	9.80	14.57	4.85
<i>Inga sp.</i>	3.45	1.48	5.88	10.81	3.60
<i>Cecropia sp.</i>	1.72	2.17	5.88	9.77	3.25
<i>Simarouba amara</i>	1.72	0.67	5.88	8.27	2.75
<i>Goethalsia meiantha</i>	1.72	0.55	5.88	8.15	2.72
<i>Miconia sp.</i>	1.72	0.49	5.88	8.09	2.70
<i>Rollinia microsepala</i>	1.72	0.49	5.88	8.09	2.70
SUBTOTAL (10 especie)				296.94	98.93
OTRAS 1 especie				3.06	1.07
TOTAL (11 especies)				300	100

c) dap \geq 2.5 cm

ESPECIE	Nrel	Grel	Frel	IVI	% IVI
<i>Vochysia ferruginea</i>	19.14	85.94	4.89	109.97	36.65
<i>Vernonia triflosculosa</i>	12.65	0.06	4.89	17.60	5.87
<i>Piper aequale</i>	9.57	0.02	4.89	14.48	4.82
<i>Miconia affinis</i>	8.64	0.02	4.89	13.55	4.52
<i>Dendropanax arboreus</i>	4.01	1.33	4.89	10.23	3.41
<i>Piper marginatum</i>	5.56	0.02	3.26	8.84	2.95
<i>Vismia bilbergiana</i>	2.47	0.01	2.61	8.18	2.72
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	1.23	0.01	4.23	6.71	2.23
<i>Xylopia frutescens</i>	2.16	0.01	3.26	5.43	1.81
<i>Calathea crotalifera</i>	2.47	0.01	2.61	5.09	1.70
SUBTOTAL (10 especies)				200.08	66.68
OTRAS 54 ESPECIES				99.92	33.31
TOTAL (64 especies)				300	100

Las especies pioneras juegan un papel importante en la colonización de los sitios después del abandono. En el bosque raleado del Cerro una de las especies más importantes para diámetros \geq 10 cm fue *Cecropia sp.*, la cual pertenece al gremio de las heliófitas efímeras, especie pionera y *Vochysia ferruginia* heliófita durable, especies toma la dominancia después de que las efímeras desaparecen (Finegan 1995a). Lo que concuerda con lo reportado por este mismo autor de que las sucesiones secundarias comprenden tres fases en las cuales sobresalen determinadas especies. En la segunda fase, las heliófitas efímeras forman una comunidad de muy baja riqueza florística y dominada por una o pocas especies y en la tercera fase las heliófitas durables crecen rápidamente después de la desaparición de las efímeras (Finegan, 1995a).

4.4 Comparación entre sitios

4.4.1 Índices de similaridad

Tomando en cuenta que los valores del coeficiente de Czekanowski oscilan entre 0.0 (ninguna similaridad) y 1.0 (comunidades idénticas), la similaridad en todos los casos evaluados debe considerarse baja (Cuadro 12). En general, esta situación puede deberse a que los bosques de estudio existen en diferentes zonas de vida, además del gran papel del azar en la colonización.

En el Cuadro 12a se muestran las comparaciones de la vegetación con d.a.p. $\geq 2,5$ cm hasta 9,9 cm. Para estas clases diámetricas la composición florística de Los Espaveles presentó una muy baja similaridad con respecto a la del bosque testigo del Cerro, cuyo índice es < 0.1 ; al igual que con el bosque Tirimbina. Los bosques que presentaron una similaridad un poco superior pero todavía baja entre sí fueron Los Espaveles y El Cerro (bosque testigo y bosque raleado) y entre ambos hábitats del Cerro.

En diámetros ≥ 10 cm el bosque Los Espaveles no presentó ninguna similaridad con la composición florística del bosque La Tirimbina, ninguna especie fue compartida y su similaridad, además fue muy baja con respecto a la vegetación del Cerro testigo y bosque raleado (Cuadro 12b). Entre el bosque testigo del Cerro y Tirimbina, la similaridad fue muy baja mientras que al comparar La Tirimbina con el bosque el Cerro (raleado) el valor obtenido fue de 0.30, comportamiento que se debe a que ambos bosques en diámetros superiores presentaron la misma especie abundante (*Vochysia ferruginea*). Entre los bosques del Cerro la similaridad observada fue superior a los valores calculados

entre los bosques con ubicaciones geográficas diferentes (Cuadro 12b).

Al comparar la composición florística entre los bosques de estudio para diámetros ≥ 2.5 cm, la situación varió muy poco en relación a lo anterior.

Cuadro 12: Coeficientes de similitud de Czekanowski para 0.1 ha

a) dap ≥ 2.5 cm hasta 9.9 cm

SITIO	Tirimbina	Cerro bosque testigo	Cerro bosque raleado
Los Espaveles	0.08	0.24	0.06
Tirimbina		0.08	0.08
Cerro bosque testigo			0.22

b) dap ≥ 10 cm

SITIO	Tirimbina	Cerro bosque testigo	Cerro bosque raleado
Los Espaveles	0.00	0.04	0.03
Tirimbina		0.02	0.30
El Cerro bosque testigo			0.16

c) dap ≥ 2.5 cm

SITIO	Tirimbina	Cerro bosque testigo	Cerro bosque raleado
Los Espaveles	0.084	0.24	0.06
Tirimbina		0.08	0.09
Cerro bosque testigo			0.22

4.5 Diseminación de diásporas

4.5.1 Diásporas recolectadas

El promedio de recolección de diásporas por trampa dentro de cada bosque se muestra en el Cuadro 13. El sitio que presentó mayor promedio de caída fue el bosque testigo del Cerro, seguido por Los Espaveles; para el bosque raleado no se presentó un promedio de caída debido a que solo una vez durante el tiempo de estudio se recolectaron diásporas.

Cuadro 13 Promedio general de caída de diásporas, e intervalos de confianza en 40 trampas durante seis meses

SITIO	Promedio de diásporas caídas
Los Espaveles	8.2 (\pm 12.3)
Tirimbina	3.60 (\pm 4.15)
El Cerro, testigo	39.40 (\pm 19.7)
El cerro, raleado	0.35 (\pm 1.11)

La cantidad de diásporas recolectadas en las trampas que se ubicaron dentro de cada uno de los bosques de estudio varió considerablemente; esta diferencia se observa también en las especies a las que pertenecen las diásporas recolectadas.

En el bosque Los Espaveles la especie que presenta mayor cantidad de diásporas recolectadas fue la palma de sotobosque *Chamaedorea tepejilote*, seguida por *Hiraea reclinata* (liana) y las especies arbóreas de dosel superior *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, *Simarouba amara* y *Virola sebifera* (Cuadro 14).

Las diásporas que presentaron síndrome de dispersión por viento fueron las que tuvieron un mayor aporte en la dispersión total de los tres bosques secundarios de estudio (Figura 3). Loiselle *et al.* (1996), en un bosque húmedo tropical primario en el noreste de Costa Rica, encontraron que significativamente más semillas dispersadas por viento llegaron a los claros que al sotobosque, pero el síndrome de dispersión por aves fue el más importante.

En Los Espaveles, la especie más abundante *Chamaedorea tepejilote* presentó síndrome de dispersión por aves. Una de las causas de la abundancia de esta palma de sotobosque puede deberse precisamente a que presenta este

síndrome. Colán (1996), reporta que los depredadores influyen de manera indirecta sobre las poblaciones vegetales ya que la depredación de diásporas después de que llegan a la superficie del suelo, es un factor determinante en el proceso de colonización de sitios abandonados.

En el Cuadro 14b se muestra la cantidad de diásporas recolectadas dentro del bosque Tirimbina, en donde la especie *Simarouba amara* fue la especie más abundante, la segunda en importancia fue la especie *Byrsonia crispera*. Diásporas de la liana *Hiraea reclinata*, al igual que en Los Espaveles, fueron también recolectadas en las trampas ubicadas en este bosque.

En el bosque Tirimbina la mayoría de las especies presentaron el síndrome de dispersión por aves, mientras que el segundo en importancia fue el síndrome de dispersión por viento (Cuadro 12b, Figura 3b). Loiselle *et al* (1996) reportaron para un bosque húmedo tropical de Costa Rica, que las semillas predominantes en la "lluvia" de semillas correspondieron a especies dispersadas por aves.

En el Cerro la mayor cantidad de diásporas que se recolectaron fue en el bosque testigo, en cuanto al otro hábitat (bosque raleado) únicamente diásporas de *Rollinia pittieri* fueron recolectadas en las cuarenta trampas (Cuadro 14c y 14d). En ambos sitios se recibieron la mayor cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento (Figura 4).

Al analizar los datos por especies individuales dentro del bosque El Cerro (bosque testigo y bosque raleado) las especies de dosel *Cordia alliodora*, *Rollinia pittieri* y *Goethalsia meiantha* y una especie de liana, fueron las que mayor cantidad de diásporas se recolectaron. Resultados similares obtuvo Colán (1995)

en la misma área de estudio.

El análisis de las especies por separado, para cada uno de los sitios, confirma que el bosque testigo es donde se dio la mayor caída de diásporas principalmente de la liana *Gouania polygama*, seguida por *Cordia alliodora* y *Goethalsia meiantha* (Cuadro 14c). Tirimbina es el segundo bosque en importancia ya que presentó promedios de caída de diásporas superiores a las de Los Espaveles, a pesar de que el número de especies recolectadas en este último sitio fue mayor (Cuadro 14a).

Cuadro 14: Número de diásporas diseminadas por especie, por trampa durante siete meses de evaluación

a) Los Espaveles

Especie	No	Síndr	For. vida	Promedio
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	48	A	P	2.45 ± 1.76
<i>Hiraea reclinata</i>	41	V	Ar	2.05 ± 7.76
<i>Vochysia guatemalensis</i>	36	V	Ar	1.80 ± 5.71
<i>Cordia alliodora</i>	34	V	Ar	1.70 ± 1.61
<i>Simarouba amara</i>	3	V	Ar	0.15 ± 0.34
<i>Virola koschni</i>	1	A	Ar	0.05 ± 0.16
Desconocido 1	5	O		0.25 ± 0.79
TOTAL	168			

b) Tirimbina

Especie	No	Sindr	For. vida	Promedio
<i>Simarouba amara</i>	21	Vert.	Ar	1.05 ± 5.0
<i>Byrsonia crista</i>	29	A	Ar	1.45 ± 4.6
<i>Casearia arborea</i>	15	A	Ar	0.75 ± 0.7
<i>Hiraea reclinata</i>	5	V	Ar	0.25 ± 0.8
<i>Psychotria erecta</i>	3	A	Ar	0.15 ± 0.5
TOTAL	73			

c) El Cerro, bosque testigo

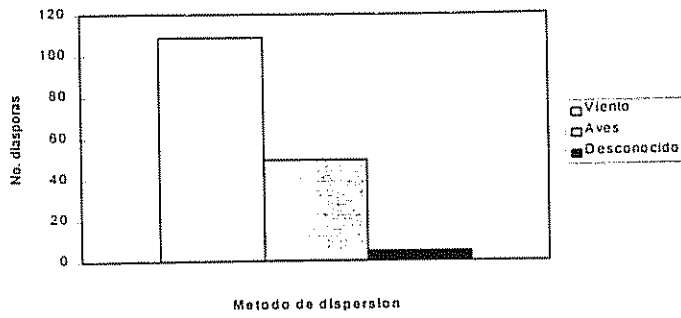
Especie	No	Sindr	For. vida	Promedio
<i>Gouania polygama</i>	259	V	L	12.91 ± 41
<i>Cordia alliodora</i>	189	V	Ar	9.45 ± 30
<i>Rollinia pittieri</i>	152	Vert	Ar	7.6 ± 24
<i>Goethalsia meiantha</i>	87	V	Ar	4.35 ± 14
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	3	A	P	0.15 ± 0.5
<i>Virola sebifera</i>	1	A	Ar	0.05 ± 0.1
Desconocido 1	19	-	-	0.95 ± 3.0
TOTAL	710			

d) El Cerro, bosque raleado

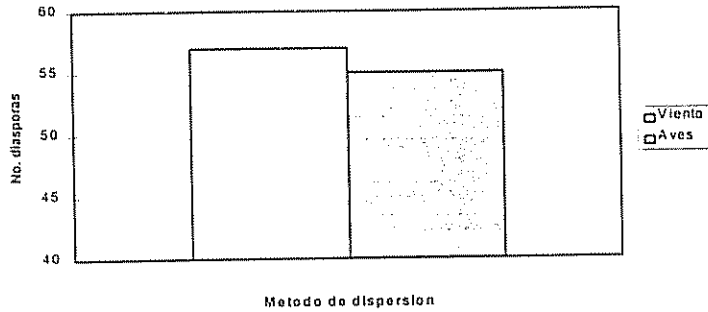
Especie	No	Sindr	For. vida	No	Promedio
<i>Rollinia pittieri</i>	7	Vert	Ar	7	0.35 ± 1.1
TOTAL	7			7	

¹ No. = Número de diásporas
 Sindr. = Síndrome de dispersión
 For. Vida = Forma de vida
 V = Viento
 A = Ave
 Ver. = Vertebrados
 Ar: Arbol
 L: Liana
 P: Palma

a) Los Espaveles



b Tirimbina



c) El Cerro, bosque testigo

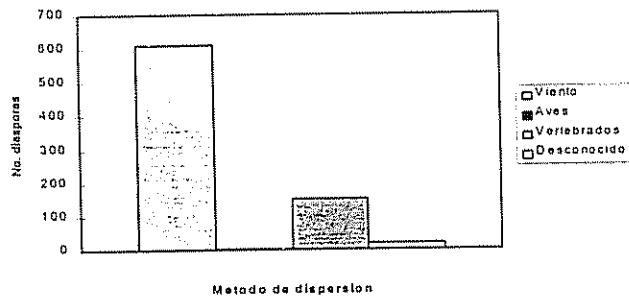


Figura 4. Principales síndromes de dispersión de semillas presentes en los cuatro bosques de estudio, Los Espaveles, Tirimbina y El Cerro (bosque testigo y raleado)

4.5.2 Discusión

La presencia de árboles semilleros dentro de las parcelas de estudio, que se encontraban en producción durante la realización de la investigación tuvieron un aporte muy importante en la composición de las especies; *Cordia alliodora* y *Goethalsia meiantha* en el Cerro (bosque testigo), *Rollinia pittieri* (bosque raleado) y algunas lianas son algunos ejemplos.

En ninguno de los sitios de estudio se recolectaron semillas de especies que no estuvieran presentes en la vegetación del sitio; por lo tanto no se observó colonización de especies nuevas.

Las diásporas que se recolectaron en los sitios de estudio, no se pudo determinar si en el estado en que se encontraban en las trampas eran aptas para una germinación exitosa: en algunos casos eran frutos que presentaban semillas germinadas, como por ejemplo *Vochysia guatemalensis* en Los Espaveles. Otras como las de *Chamaedorea tepejilote* ninguna diáspora presentó evidencia de que habían sido consumidas por frugívoros, pues todavía tenían la parte carnosa, lo que indicaba que no habían sido diseminadas, sino que habían caído de la planta madre.

La literatura de lluvia de semillas, en su mayoría, reporta estudios de periodos de tiempo mayores a los del presente trabajo, por lo que los resultados de este estudio no presentaron similitud con los reportadas con la literatura consultada, ya que en este estudio en su mayoría la cantidad de especies y de

individuos son menores; debido a esto queda claro que se requiere más información, para una caracterización de la lluvia de semillas, importante para determinar los cambios de la vegetación secundaria.

4.6 Banco de semillas

4.6.1 Abundancia y composición de semillas germinadas

En el Cuadro 15 se muestra el promedio general de la germinación de plántulas, por muestra del banco de semillas. El bosque raleado y testigo del Cerro, respectivamente fueron los que presentaron el promedio mayor de plántulas germinadas en 0.48 m² de suelo a una profundidad de 10 cm; seguido por Los Espaveles.

Cuadro 15: Promedios e intervalos de confianza del número de plántulas germinadas en 0.48 m² de suelo en 10 cm de profundidad.

SITIO	Promedio de plántulas germinadas
Los Espaveles	4.7 ± 1.9
Tirimbina	2.7 ± 1.5
El Cerro, bosque testigo	6.6 ± 3.3
El Cerro, bosque raleado	7.9 (± 3.0)

El número total de plántulas que germinaron por muestra y el número de especies que se presentaron en el banco de semillas se presenta en el Cuadro 16.

El bosque con mayor riqueza de especies, géneros y familias fue Los Espaveles seguido por el Cerro (bosque testigo) y el menos rico fue el bosque

Tirimbina. El Cerro raleado, a pesar de tener el mayor número de plántulas no tuvo la mayor riqueza de especies.

Cuadro 16 Número total de géneros, familias, especies e individuos de las plántulas germinadas de Los Espaveles, Tirimbina, El Cerro (bosque testigo y bosque raleado) 0.48 cm² de suelo

Sitio	No. géneros	No. familias	S	N'
Los Espaveles	23	18	27	231
Tirimbina	18	15	21	174
El Cerro (parcelas no raleadas)	20	17	25	211
El Cerro (parcelas raleadas)	19	16	25	291

La forma de vida más importante para todos los sitios fue el de herbáceas (Cuadro 17). La segunda forma de vida más importante fue la de lianas en el bosque testigo del Cerro, la de árboles para Los Espaveles y Tirimbina y la forma de vida de arbusto para el bosque raleado de El Cerro. Los arbustos a excepción de este último, fue el grupo menos importante.

Young *et al* (1987) reportan que en las comunidades de estudio de Florencia Norte, los arbustos, herbáceas y gramíneas fueron las tres formas de vida que registraron más de un 70% de las especies y un 65% de los individuos en el banco de semillas. En Colombia Sánchez *et al* (1991), en un bosque altoandino reportan que las lianas y trepadoras y las especies árboles fueron las formas de vida que registraron mayor cantidad de individuos y especies en el banco de semillas.

Cuadro 17 Número, promedio y forma de vida de plántulas germinadas por bosque

SITIO	FORMA DE VIDA							
	Herbácea		Liana		Arbol		Arbusto	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Los Espaveles	154	69.2	12	5.2	54	23	8	3.5
Tirimbina	111	80	8	5.7	16	11.5	4	2.9
El Cerro, testigo	108	41.29	101	38.5	24	9.2	29	11.01
El Cerro, raleado	173	49.45	65	18.6	31	8.85	81	23.1

Las diez especies de mayor importancia para cada uno de los bosques se muestran en el Cuadro 18.

En el bosque Los Espaveles de las diez especies, tres fueron de árboles, de los cuales dos pertenecen al gremio de las heliófitas efímeras y uno a las durables.

De las especies herbáceas sobresalen *Ludwigia decurrens*, *Neurolaena lobata*, *Solanum sp.1* y *Bocconia frutescens*, consideradas especies de sucesión temprana. Estas mismas especies son reportadas como las más importantes en un estudio realizado de banco de semillas en un bosque secundario de Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica Young *et al* (1987).

En el bosque Tirimbina las diez especies más importantes representan el 80.5% del total de plántulas germinadas, en donde las herbáceas son más abundantes que las especies de árbol (Cuadro 18b); sobresaliendo *Solanum sp.*, *Phytolacca rivinoides* y *Cyperus sp.* De las dos especies de árbol, *Cecropia insignis* pertenece a las heliófitas efímeras y *Turpinia occidentalis* a las heliófitas durables. Petrucci (1991), también reporta a estas especies como comunes en

estudios realizados en banco de semillas de un bosque primario de Tirimbina y Young *et al* (1987) en el bosque secundario de Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica.

En los Cuadros 18c y 18d se muestra las especies más importantes que germinaron en El Cerro (bosque testigo y bosque raleado), donde se presentó una situación es similar a la de los dos bosques anteriores.

Cuadro 18 Número, promedios e intervalos de confianza de las especies germinadas en las cuarenta cajas de cada uno de los bosques

a) Los Espaveles

Especie	Familia	Forma de vida	N'	Promedio
<i>Ludwigia decurrens</i>	ONAGRACEAE	Herbacea	77	3.1 ± 0.4
<i>Musa sp.1</i>	MUSACEAE	Herbaceae	27	1.9 ± 0.9
<i>Trema micrantha</i>	ULMACEAE	Arbol	21	2.1 ± 0.6
<i>Neurolaena lobata</i>	ASTERACEAE	Herbaceae	12	1.8 ± 0.5
<i>Solanum sp.1</i>	SOLANACEAE	Herbaceae	10	1.5 ± 0.6
<i>Bocconia frutescens</i>	PAPAVERACEAE	Arbusto	9	1.6 ± 0.3
<i>Asteraceae sp.2</i>	ASTERACEAE	Herbacea	8	1.1 ± 0.08
<i>Alchornea sp.3</i>	EUPHORBIACEAE	Arbol	1	0.02 ± 0.08
<i>Croton billbergianis</i>	EUPHORBIACEAE	Arbol	1	0.02 ± 0.08
<i>Solanum sp.5</i>	SOLANACEAE	Herbacea	1	0.02 ± 0.08

b) Tirimbina

Especie	Familia	Forma de vida	N'	Promedio
<i>Solanum sp. 3</i>	SOLANACEAE	Herbacea	50	1.2 ± 3.7
<i>Cecropia insignis</i>	CECROPIACEAE	Arbol	12	2.2 ± 0.4
<i>Phytolacca rivinoides</i>	PHYTOLACCACEAE	Herbacea	9	0.2 ± 0.7
<i>Solanun sp.2</i>	SOLANACEAE	Herbacea	8	1.8 ± 0.5
<i>Cyperus sp.8</i>	CYPERACEAE	Herbacea	8	1.3 ± 0.4
<i>Cyperus sp.10</i>	CYPERACEAE	Herbacea	8	2.5 ± 0.1
<i>Graminea sp.4</i>	GRAMINEAE	Herbacea	7	3.0 ± 0.7
<i>Solanun sp.3</i>	SOLANACEAE.	Herbacea	6	0.1 ± 0.5
<i>Turpinia occidentalis</i>	STAPHYLACEAE	Arbol	4	0.1 ± 0.3
<i>Heterocondylus vitalbae</i>	ASTERACEAE	Liana	4	0.1 ± 0.3

c) El Cerro (bosque testigo)

Especie	Familia	Forma de vida	N'	Promedio
<i>Phyllanthus niruri</i>	EUPHORBIACEAE	Herbacea	93	2.9 ± 1.1
<i>Goethalsia meiantha</i>	TILIACEAE	Arbol	27	2.2 ± 0.7
<i>Gouania lupuloides</i>	RHAMNACEAE	Arbol	25	2.1 ± 1.0
<i>Cyperus sp.1</i>	CYPERACEAE	Herbacea	25	2.1 ± 0.8
<i>Cyperus sp.4</i>	CYPERACEAE	Herbacea	12	0.3 ± 0.9
<i>Cyperus sp.2</i>	CYPERACEAE	Herbacea	8	6.8 ± 3.2
<i>Ludwigia decurrens</i>	ONAGRACEAE	Herbacea	7	1.3 ± 0.4
<i>Cordia alliodora</i>	BORAGINACEAE	Arbol	5	2.5 ± 0.3
<i>Cestrum nocturnum</i>	SOLANACEAE	Arbusto	4	0.1 ± 0.3
<i>Turpinia occidentalis</i>	STAPHYLACEAE	Arbol	3	0.08 ± 0.2

d) El Cerro (bosque raleado)

Especie	Familia	Forma de vida	N'	Promedio
<i>Cyperus sp.2</i>	CYPERACEAE	Herbacea	62	12.7 ± 9.4
<i>Cyperus sp.1</i>	CYPERACEAE	Herbacea	53	2.8 ± 1.1
<i>Phyllanthus niruri</i>	EUPHORBIACEAE	Herbacea	48	1.8 ± 0.5
<i>Solanum sp.1</i>	SOLANACEAE	Herbaceae	40	2.3 ± 0.1
<i>Graminea sp.4</i>	GRAMINEAE	Herbacea	39	3.9 ± 1.8
<i>Ochroma lagopus</i>	BOMBACACEAE	Arbol	29	2.0 ± 0.1
<i>Graminea sp.1</i>	GRAMINEAE	Herbacea	11	1.5 ± 0.7
<i>Graminea sp.3</i>	GRAMINEAE	Herbacea	9	1.8 ± 0.6
<i>Palicourea sp.1</i>	BOMBACACEAE	Arbol	8	1.3 ± 0.2
<i>Solanum schlechtendalianum</i>	SOLANACEAE	Arbusto	7	1.4 ± 0.3

4.6.2 Discusión

El banco de semillas juega un papel importante en la regeneración de los bosques, ya que cuando se perturba un área, por condiciones naturales o por acción del hombre, la estructura de la vegetación que se desarrolla está condicionada hasta cierto punto por las semillas y propágulos de las especies presentes en el suelo, de tal modo que el conocimiento del banco de semillas del sitio puede, en cierta medida, hacer posible el entendimiento de la sucesión que se va a desarrollar en el bosque.

En el presente estudio, entre las especies presentes como plantas establecidas y las especies del banco de semillas, se presentó una baja relación,

ya que solo pocas especies de árboles que estuvieron representadas en el banco de semillas lo están en la vegetación de los bosques.

Las especies de árboles que germinaron, pertenecen a los gremios de las heliófitas efímeras y a las heliófitas durables, las cuales juegan un papel importante en la rápida colonización y ocupación de sitios abiertos. Son especies de una producción precoz de una gran cantidad de semillas ampliamente diseminadas y presentes, vivas y enterradas, en el banco de semillas del suelo tanto de bosques primarios como de parcelas cultivadas (Finegan 1995 y 1996). Este mismo autor reporta que la mayoría de semillas de los árboles de los bosques tropicales presentes en los bancos de semillas del suelo corresponden a especies pioneras de corta vida o sea heliófitas efímeras. Tal fue el caso del presente estudio y resultados similares obtuvieron Quintana *et al* (1996), en un bosque tropical de Chiapas, México, al reportar a especies como *Cecropia sp.* y *Trema micrantha* como especies importantes del banco de semillas.

En los cuatro sitios de estudio, en la composición florística del banco de semillas se registró un considerable número de hierbas pioneras, que en trabajos realizados tanto en Costa Rica como en México y Colombia han sido reportadas como especies colonizadoras típicas de los sitios abandonados. Ejemplos son las Solanáceas, *Phytolacca rivinoides*, comunes en los bosques de estudio. Esto concuerda con lo reportado por Finegan (1995 y 1996), donde establece que la primera fase de una sucesión, el sitio es colonizado por especies pioneras herbáceas y arbustivas.

En la presente investigación se observó como la emergencia de las plántulas varió entre los sitios. En los bosques del Cerro y Los Espaveles, la emergencia de las primeras plántulas se observó a las dos semanas, mientras que Tirimbina fue a las tres semanas aproximadamente. Young *et al* (1987) reportan que la emergencia de las primeras plántulas se observó durante las primeras tres semanas y a las seis semanas ya el 89% habían germinado.

Petrucci (1991), en el estudio realizado en el bosque primario de Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, observó que la profundidad del suelo es importante en la germinación de las plántulas, ya que él reporta que a una profundidad de 5 cm las primeras plántulas se observaron a las seis semanas, mientras que a 15 cm fue a las siete semanas.

CONCLUSIONES

Descripción comparativa de la vegetación

En los tres bosques secundarios del presente estudio la mayor riqueza de especies se presentó en la clase diamétrica $\geq 2,5 - 9,9$ cm, o sea en el sotobosque.

La diferencia de riquezas de especies y número de géneros $\geq 2,5$ cm hasta $9,9$ cm y ≥ 10 cm dap entre los sitios fue muy marcada.

Al comparar dentro de cada uno de los bosques, se establecen diferencias muy marcadas de composición entre estratos que se deben a la presencia de especies en sotobosque que no se encuentran en estratos superiores, y viceversa. Lo que hace pensar que en un futuro las especies que dominarán los bosques son muy diferentes a las que actualmente dominan.

Lluvia de semillas

La caída de diásporas estuvo dominada en los tres sitios de estudio en general, por diásporas que presentaron síndrome de dispersión por viento, mientras que los que mostraron síndrome de dispersión por vertebrados fue mínima.

El aporte de la lluvia de semillas a la biodiversidad de los bosques fue muy bajo, en ninguno de los sitios se encontraron semillas de especies nuevas, todas

pertenecían a especies de la vegetación ahí existente.

Banco de semillas

El banco de semillas del suelo se encontró dominado por especies de herbáceas, lianas y árboles que son consideradas típicas colonizadoras de sitios abandonados.

Entre el número de especies presentes como individuos adultos y el número de plántulas germinadas, la relación que se presentó fue muy baja, ya que del total de especies registradas en la vegetación, un porcentaje muy bajo estuvo representada en el banco de semillas, y viceversa.

El banco de semillas aporta de manera importante a la biodiversidad de los bosques. La gran mayoría de las especies registradas son especies nuevas, que en poco tiempo germinan y colonizan los sitios.

BIBLIOGRAFIA

- ACUÑA, P. ; GARWOOD, N. 1987. Efecto de la luz y de la estratificación en la germinación de las semillas de cinco especies de árboles tropicales secundarios. *Revista de Biología Tropical (C.R.)*. 35(2):203-207
- ATTENBOROUGH A. 1990. *The last rain forest*. Mitchell Beazley - International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. London United Kingdom. 200 p.
- AUS DER BEEK, R.; SAENZ, G. 1992. Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: Estudio de caso de los rodales de altura de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 200. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales no. 6 49 p.
- AUGSPURGER, C.; FRANSON, S. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology*. 4:239-252 p.
- BAKER, H.G.; BAWA, G.W.; OPLER, P.A. 1983. Reproductive Biology of Plants in Tropical Forest. *In* Golley, F.B. 1983. *Tropical Rain Forest Structure and Function*. USA Institute of Ecology University of Georgia.. p. 183-215.
- BAWA, K. 1990. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. New Jersey, USA, The Parthenon Publishing Group Inc. 417p.
- BESNIER, F. 1989. *Semillas Biología y Tecnología*. Madrid, España, Ediciones Mundi- Prensa. 637p.
- BROWN, S; LUGO, A. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology*. (USA). 6:1-32.
- BUDOWSKI, G.. 1961. *Studies on forest succession in Costa Rica and Panama*. Thesis Ph. D.. Yale, USA. 189 p.
- _____ 1964. Los bosques de los trópicos húmedos de América. Reunión internacional sobre problemas de la agricultura en los trópicos húmedos de América Latina (22/5-4/6/66, Lima, Perú).
- _____ 1965. Distribution of Tropical American rain forest species in the light of successional processes. Turrialba (C. R.). 15(1):40-42.

- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical*. (C.R.). 35(Supl.1):41-54.
-
- _____ 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344
- COLAN, V.B. 1995. Ecología de frutos y semillas de seis especies maderables en un bosque húmedo tropical secundario de Costa Rica y posibilidades de conversión del rodal en fuente semillera. Tesis de Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE, 90 p.
- DEL AMO, S.; GOMEZ-POMPA, A.. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva tropical alta perinnifolia. *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p. 549-565.
- DELGADO, L.D. 1995. Efectos en la riqueza, composición y diversidad florística producidos por el manejo silvícola de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica. Tesis de Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE, 96 p.
- DENSLOW, J.; GOMEZ, A.E. 1990. Seed rain to tree-fall gaps in a Neotropical rain forest. *Canadian Journal Foresty (USA)*. 20:642-648/
- DONOSO, C. 1981. Ecología Forestal el bosque y su medio ambiente. Santiago, Chile, Editorial Universitaria. 369p.
- EWEL, J. 1980. Tropical Succesion: Manifold Routes to Maturity. *Biotropica*. (USA). 12(Supl.):2-7.
- FERREIRA, P.; PEREZ, J. 1995. Técnicas de muestreo. CATIE, Turrialba, Costa Rica. apuntes de clase. p.irr.
- FINEGAN, B y C. SABOGAL. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques húmedos tropicales de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui* (C.R.) no. 17:3-24.
- FINEGAN, B. 1992a. Bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, mimeografiado.

- _____ 1992b. Bases Ecológicas para la Silvicultura. Curso intensivo internacional de silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. p. 99-116.
- _____ 1992c. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Silvicultura y manejo de bosques naturales. Cooperación Suiza al desarrollo - Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. Publicación N° 5. 29 p.
- _____ 1994. Bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, mimeografiado.
- _____ 1995a. Bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, mimeografiado.
- _____ 1995b. Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, mimeografiado.
- _____ 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and evolution*. 11(3):119-124.
- FONTAINE, G.; MILTON, J.; PALMER, J. 1978. Conservation and development. In *Tropical forest ecosystem*. De by UNESCO/UNEP/FAO. Paris, UNESCO-EUNED. p. 505-553.
- FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island. In: Leigh, E.G.; Rand, A. S.,; Windsor, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C. pp. 67-81.
- _____; JANSON, C. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*. (USA). 66(3):773-780.
- GARWOOD, N. 1990. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical rain forest. In Bawa, K.; Hadley, M. (eds.). *Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios alargo plazo*. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. 546 p.

- _____ 1989. Ecology of soil seed banks; Tropical soil seed banks: Review. De. by Leck, M.; Parker, T.; Simpson, R. United States, Academic Press, Inc. p.149-204.
- GENTRY, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Ecology*. 15, 1-84.
- _____. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó Region plant communities. *Caldasia*, 15(71-75): 71-91.
- _____; DODSON, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2):149-156.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press. Series: Studies in Ecology. V. 9, 35p. 193-194.
- GOMEZ-POMPA, A. y WEICHERS, B. 1976. Regeneración de los Ecosistemas Tropicales y Subtropicales *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p.11-30.
- _____; VAZQUEZ-YANES, C. 1976. Estudio sobre Sucesión Secundaria en los Trópicos Cálido-Húmedos: El Ciclo de Vida de las Especies Secundarias *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p.579-593.
- _____ 1981. Successional studies of a rain forest in México. *In* Forest succession; concepts and application. De. by D.C. West, H.H. Shugard, D. B. Botkin. New York. Springer-Verlag. p. 246-266.
- _____ 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido Húmedas de México. *In* Gómez-Pompa, A.; del Amo, S. 1985. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, II México. Editorial Alhambra Mexicana, S.A.. p.579-593.
- GUARIGUATA, M.; CHAZDON, R.; DENSLOW, J.; DUPUY, J. 1996. Structure and florist of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. en prensa.

- GUILLEN, A.L. 1993. Inventario comercial y análisis estructural de bosques húmedos secundarios en la región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis Lic. Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica, C.R. 75 p.
- GUEVARA, S.;GOMEZ-POMPA, A.. 1976. Determinación del Contenido de Semillas en Muestras Superficiales de una Selva Tropical de Veracruz, México. *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p.203-230.
- HARA, M. 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio* (Netherlands). 71:67-64.
- HARPER, J. 1977. Population biology of plants. Academic press. London. 892 p.
- HERRERA P., R.E.. 1996. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de un bosque tropical en la tercera etapa de la sucesión secundaria en Costa Rica. Thesis Mg. Sc.. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 109 p.
- HOLDRIGGE, L. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José, Costa Rica. 216 p. Trad. por Jimenez, H.
- HOWE, H. 1990. Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales. *In* Leigh, J. R.; Stanley, R.; Windsor, D. Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. 546 p.
- HUTCHINSON, I.D. 1987. Improvement thinning in natural tropical forest: aspects and institutionalization. *In* Merguen, F.; Vincent, J. (eds.). Natural management of tropical moist forest. Yale University School of Forestry and Environmental Studies. p.113-133.
- JANSEN, H. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Trad. Chavarría, M. San José, Costa Rica, Editorial Universidad de Costa Rica. p.631-690.
- JEFFERSON, R.; USHER, M. 1989. Seed rain Dynamics in Disused Chalk Quarries in the Yorkshire Wolds, England, with Special reference to Nature Conservation. *Biological Conservation* (USA). 47:123-136.

- JOHNSON, N.; CABARLE, B. 1995. Sobreviviendo a la tala: Manejo del bosque natural en los trópicos húmedos. San José, Costa Rica. Consejo Centroamericano de Bosques y Areas Protegidas Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo. 72 p.
- KNIGHT, D. 1975. Aphytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45:259-284.
- KOCHUMMEN, K.M.; NG, F. S. P. 1977. Natural plant succession after farming in Kepong. *The Malaysian Forester* 40(1):61-79.
- LAMPRECHT, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas-posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. A. Carrillo (Tr.). Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Alemania. p. 118-119.
- LAWRENCE, R.; WALKER, L.; WALKER, N. 1993. Posthurricane Seed Rain Dynamics in Puerto Rico. *Biotropica* 25(4):408-418.
- LEIVA P., J.M.. 1982. Crecimiento inicial de *Cordia alliodora* (R&P) Oken en plantación a campo abierto y bajo 2 tipos de cubierta de bosque secundario tropical, en Siquirres, Costa Rica. Thesis Mg. Sc.. Universidad de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. 81 p.
- LOPEZ, M.;VAZQUEZ-YANEZ C. 1976. Estudio sobre Germinación de Semillas en Condiciones Naturales Controladas *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p 250-262.
- LOISELLE. B.; RIBBENS, E.; VARGAS, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28(1): 82-95.
- MABBERLEY, D.J.. 1991. Tropical rain forest Ecology. 2nd. de. Blackie and Son. London, Great Britain. 300 p.
- MANTA, M.I. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. p. 27.
- MOREIRA, N. 1988. Semillas, Ciencia, Tecnología y Producción. Montevideo, Uruguay, Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur S.R.L. 406p.
- MURRILLO, O; FEDLMEIER, C. s.f. Necesitamos el bosque secundario. ITCR-COSEFORMA.

- OPLER, A.; BAKER, H.; FRANKIE, G. 1980. Plant Reproductive Characteristics during Secondary Succession in Neotropical Lowland Forest Ecosystems. *Biotropica*. (USA). 12(Supl.):40-46.
- PETRUCCI, Y. 1991. Dynamique de la banque de graines du sol en forêt tropicale humide exploitée de plaine. SL. ENITEF, INRA, GREF, CATIE. 56p.
- PUTZ, F.; APPANAH, S. 1987. Burried Seeds, Dispersed Seeds, and the Dynamics of a Lowland Forest in Malaysia. *Biotropica*. 19(4):326-333.
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical rain forest an ecological study. Cambridge. University press. G.B. 450p.
- ROSERO, P. 1979. Algunos datos sobre un bosque secundario manejado en Siquirres, Costa Rica. Separata del Taller Sistema Agroforestales en América Latina. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. p. 215-216.
- SALCEDO, G. 1986. Estudio ecológico y estructural del bosque "Los Espaveles", Turrialba, Costa Rica. Tesis de Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE, 164 p.
- SALDARRIAGA, J ; DARREL, C.; WEST, M. L. ; THARP, A. ; UHL, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* (USA). 76,938'958.
- SANCHEZ, P. A.; VILLACHICHA, J. H.; BANDY, D. E. 1983. Soil fertility dynamics after clearing tropical rainforest in Peru. *Soil Science of American Journal* 47: 1171-1178.
- SANCHEZ, E.; CHAVEZ, E. 1994. Estructura y composición de un bosque húmedo tropical explotado en la región norte de Costa Rica. *Yvyrareta* 5:57-69.
- SANCHEZ, V.J.; OSPINA, D. 1991 Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altandino en la región de Montesarrate (Cundinamarca, Colombia). *Perez - Arbelaezia* 3 (9):3-36
- SHWYZER, A. 1980. Posibilidades de la regeneración del bosque húmedo tropical en la zona de Jenaro Herrera. Proyecto de asentamiento rural integral. *Boletín Técnico* no. 9. 40 p.

- SINHA, A.; DADIVAR, P. 1992. Seed Dispersal Ecology of a Wind Dispersed Rain Forest Tree in the western Ghats, india. *Biotropica* 24(4):519-526.
- SIPS, P.A. 1993. Management of Tropical Secondary Rain Forests in Latin America: Today's challenge, tomorrow's accomplished fact. IKC-NBLF werkdocument N° 27. Wageningen.
- SKOGLUND, J. 1987. Seed dispersing agents in two regularly flooded river sites. *Canadian Journal Botanic.* (Canada)68:754-760
- _____ 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3:357-360.
- STADTMÜLLER, T.. 1992. Manejo forestal de bosques naturales tropicales: mitos, contrastes, hechos. En II Congreso Forestal Nacional (25-27/11/92 San José, Costa Rica). San José, Costa Rica. p. 60-70.
- _____ 1990. Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales y Tropicales, CATIE, Turrialba, Costa Rica. Mimeografo.
- SOLORZANO, R. 1995. El bosque secundario. Boletín Informativo. Cámara Costarricense Forestal.
- UICN, PNUMA, WWF. 1989. Estrategias mundial para la conservación en los años noventa. primer borrador. 162 p.
- UNESCO/PNUMA/ FAO. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales: Informe sobre el estado de los conocimientos. Investigaciones sobre los recursos naturales XIV. Unesco, Madrid. 717pp.
- VAN DORP, D. 1985. Frugivoria y dispersión de semillas por aves. *In* Gómez-Pompa, A.; del Amo, S. 1985. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México II. Editorial Alhambra Mexicana, S.A.. p.333-364.
- VAZQUEZ-YANEZ, C. 1976. Regeneración de los Ecosistemas Tropicales y Subtropicales *In* Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo, S.; Butanda, A. 1976. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Continental, S.A.. p.279-387.

_____ ; GUEVARA, S. 1985. estudio sobre la Ecofisiología de al Germinación en una Zona Cálida-Húmeda de México. *In* Gómez-Pompa, A.; del Amo, S. 1985. Investigación sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México II. Editorial Alhambra Mexicana, S.A.. p. 67-78.

_____ ; OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Bilogá Tropical "Las Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Bilogía Tropical*. 35 (Supl.1):85-96.

WALKER, L.; NERIS, L. 1993. Posthurricane Seed Rain Dynamics in Puerto Rico. *Biotropica*. (USA) 25(4):408-418.

WHITMORE, T.C. 1983. Secondary sucesion from seed in tropical rain forest. *Commonwealth Forestry Bur., For. Abstr.* 44:767-779.

_____ 1984. Tropical rain forest of the far east. Oxford, United Kingdom, Clarendon Press. 352 p.

WIKANDER, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua Venezuela. *Biotropica*. (USA) 16(4):276-284.

YOUNG, K.R.; EWEL, J.J.; BROWN, B.J. 1987. Seed dynamics forest sucesion in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.

**Lista de especies identificadas en los bosque Los Espaveles,
Tirimбина y El Cerro**

NMESPEC	AUTORIDAD	FAM.	IDEN.
<i>Acacia hayesii</i>	Benth.	FABACM	N. Z
<i>Acalypha diversifolia</i>	Jacq.	EUPHOR	N. Z
<i>Adelia triloba</i>	(Müll. Arg)	EUPHOR	N. Z
<i>Aegiphila panamensis</i>		VERBEN	N. Z
<i>Alchornea costaricensis</i>	Pax & K. Hoffm	EUPHOR	N. Z
<i>Alchornea latifolia</i>	Sw	EUPHOR	N. Z
<i>Allophylus psilospermus</i>	Radlk.	SAPIND	N. Z
<i>Ampelocissus costaricensis</i>	Lundell	VITACE	N. Z
<i>Amyris pinnata</i>	Kunth	RUTACE	N. Z
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	Hemsl	ANNONA	N. Z
<i>Annona montana</i>	Macfad.	ANNONA	N. Z
<i>Anthurium ochranthum</i>	K. Koch	ARACEA	N. Z
<i>Ardisia sp 01</i>		MYRSIN	N. Z
<i>Aristolochia sp</i>		ARISTO	M. A
<i>Aristolochia sp 01</i>		ARISTO	N. Z
<i>Arrabidaea patellifera</i>	(Schtdl.) Sandwith	BIGNON	N. Z
<i>Arrabidaea verrucosa</i>	(Sanndl.) A. H. Gentry	BIGNON	N. Z
<i>Arrabidaea chica</i>	(Humb & Bonpl.) Verl	BIGNON	N. Z
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Benth ex Müll. Arg	APOCYN	N. Z
<i>Asteraceae sp. 1</i>		ASTERA	M. A
<i>Asteraceae sp 2</i>		ASTERA	M. A
<i>Astrocaryum confertum</i>	Wendl. ex Burret	ARECAC	N. Z
<i>Bactris sp.</i>		ARECAC	N. Z
<i>Bactris sp.01</i>		ARECAC	N. Z
<i>Bocconia frutencens</i>			
<i>Borojoa panamensis</i>	Dwyer	RUBIAC	N. Z
<i>Bourreria latifolia</i>		BORAGI	M. A
<i>Bourreria occidentalis</i>		BORAGI	M. A
<i>Brosimum alicastrum</i>	Sw	MORACE	N. Z
<i>Brosimum guianense</i>	(Aubl.) Huber	MORACE	N. Z
<i>Brosimum lactescens</i>	R & P	MORACE	N. Z
<i>Bursea simaruba</i>	(L.) Sarg	BURSER	N. Z
<i>Calathea crotalifera</i>		MARANT	N. Z
<i>Callichlamys latifolia</i>	(Rich.) Schumann	BIGNON	N. Z
<i>Calypttranthes chytraculia</i>	(L.) Sw.	MYRTAC	N. Z
<i>Calyptrogine sarapiquenses</i>		ARECAC	N. Z
<i>Canavalia oxyphylla</i>	Standl. & L. O. Williams	FABACP	N. Z
<i>Capparis pittieri</i>	Standl.	CAPPAR	N. Z
<i>Carapa guianensis</i>	Aublet	MELIAC	N. Z
<i>Casearia arborea</i>	(Rich.) Urb.	FLACOU	N. Z
<i>Casearia sylvestris</i>	Sw.	FLACOU	N. Z
<i>Castilla elastica</i>	Sessé	MORACE	N. Z
<i>Cecropia insignis</i>		CECROP	M. A
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Bertol.	CECROP	N. Z
<i>Cecropia obtusifolia</i>		CECROP	M. A
<i>Cecropia sp 2</i>		CECROP	M. A
<i>Cestrum nocturnum</i>		SOLANA	M. A
<i>Chamaedorea macrospadix</i>	Oerst	ARECAC	N. Z
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Liebm.	ARECAC	N. Z
<i>Cinnamomum branesii</i>	(Standl.) Kosterm.	LAURAC	N. Z
<i>Cinnamomum chavarranum</i>	(Hammel) Kosterm.	LAURAC	N. Z
<i>Cissampelos sp. 1</i>		MENISP	M. A
<i>Cissus Sisoides</i>		VITACE	M. A
<i>Clarisia biflora</i>	Ruiz & Pav	MORACE	N. Z
<i>Cleidon castaneifolium</i>	Müll. Arg.	EUPHOR	N. Z
<i>Clibadium surinamense</i>		ASTERA	M. A
<i>Compsoneura sprucei</i>	(A. C.) Warb	MYRIST	N. Z
<i>Conostegia setifera</i>	Standl.	MELAST	N. Z

<i>Cordia collococca</i>	L.	BORAGI	N. Z
<i>Costus</i> sp 1		COSTAC	M. A
<i>Coussarea hondensis</i>	(Standl.) C.M. Taylor & W.C. Burger	RUBIAC	N. Z
<i>Crinum erubescens</i>	Aiton	AMARYL	N. Z
<i>Croton billbergianus</i>		EUPHOR	M. A
<i>Croton killipianus</i>		EUPHOR	M. A
<i>Croton schiedeianus</i>	Schltld.	EUPHOR	N. Z
<i>Cryosophyllum venezulanense</i>	(Pierre) T.D. Penn.	SAPOTA	N. Z
<i>Cupania cinerea</i>	Poepp. & Endl.	SAPIND	N. Z
<i>Cupania glabra</i>	Sw.	SAPIND	N. Z
<i>Cupania rufescens</i>	Triana & Planch	SAPIND	N. Z
<i>Cyathea multiflora</i>	Smith	CYATHE	N. Z
<i>Cyclanthus bipartitus</i>	Poit.	CYCLAN	N. Z
<i>Cymbopetalum costaricense</i>	(Donn. Sm.) Saff.	ANNONA	N. Z
<i>Cyperus</i> sp. 1		CYPERA	M. A
<i>Danaea elliptica</i>	Sm	MARATT	N. Z
<i>Davilla</i> sp 01		DILLEN	N. Z
<i>Dendropanax arboreus</i>	(L.) Decne & Phanchon	ARALIA	N. Z
<i>Dichapetalum donnell-smithii</i>	Engl. v. donnell - smithii	DICHAP	N. Z
<i>Dieffenbachia grayumiana</i>		ARACEA	N. Z
<i>Dieffenbachia longispatha</i>	Engl. & K. Krause	ARACEA	N. Z
<i>Dieffenbachia</i> sp		ARECAC	N. Z
<i>Dieffenbachia tonduzii</i>		ARACEA	N. Z
<i>Dolioscarpus multiflorus</i>	Standl.	DILLEN	N. Z
<i>Dussia</i> sp 01		FABCP.	N. Z
<i>Dystovomita paniculata</i>	(Donn. Sm.) Hammel	CLUSIA	N. Z
<i>Erechthites hieracifolia</i>		ASTERA	M. A
<i>Erythroxyllum macrophyllum</i>	Cav.	ERYTHR	N. Z
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Steud.	MYRTAC	N. Z
<i>Faramea occidentalis</i>	(L.) A. Rich.	RUBIAC	N. Z
<i>Ficus colubrinae</i>	Standl.	MORACE	N. Z
<i>Ficus tonduzii</i>	Standl.	MORACE	N. Z
<i>Forsteronia myriantha</i>	Donn. Sm.	APOCYN	N. Z
<i>Garcinia madruno</i>	(Kunth) Hammel	CLUSIA	N. Z
<i>Genipa americana</i>	L.	RUBIAC	N. Z
<i>Geonoma congesta</i>	H. Wendl. ex Spruce	ARECAC	N. Z
<i>Geonoma cuneata</i>	H. Wendl. wx Spruce	ARECAC	N. Z
<i>Geonoma deversa</i>	(Poit.) Kunth	ARECAC	N. Z
<i>Geonoma interrupta</i>	(Ruiz & Pav.) Mart.	ARECAC	N. Z
<i>Goethalsia meiantha</i>		TILIAC	M. A
<i>Gouania lupuloides</i>		RHAMNA	M. A
<i>Gouania polygama</i>	(Jacq.) Urb	RHAMNA	N. Z
<i>Gramineae</i> sp 1		GRAMIN	M. A
<i>Gramineae</i> sp 2		GRAMIN	M. A
<i>Gramineae</i> sp 3		GRAMIN	M. A
<i>Gramineae</i> sp 4		GRAMIN	M. A
<i>Guarea aeruginosa</i>		MELIAC	N. Z
<i>Guarea bullata</i>	Ralk.	MELIAC	N. Z
<i>Guarea</i> sp 01		MELIAC	N. Z
<i>Guaripa costaricana</i>	(Standl.) Woodson	NYCTAG	N. Z
<i>Guatteria diospyroides</i>	Baill.	ANNONA	N. Z
<i>Guatteria recurvisepala</i>	R. E. Fr.	ANNONA	N. Z
<i>Hampea appendiculata</i>	(Donn. Sm.) Standl.	MALVAC	N. Z
<i>Heliconia imbricata</i>	(kuntze) Baker	HELICO	N. Z
<i>Heliconia</i> sp 01		HELICO	N. Z
<i>Henriettea cuneata</i>	(Standl.) L. O. Williams	MELAST	N. Z
<i>Henriettea tuberculosa</i>	(Donn. Sm.) L. O. Williams	MELAST	N. Z
<i>Hete rocondylus vitalbae</i>		ASTERA	M. A
<i>Hiraea reclinata</i>	Jacq.	MALPIG	N. Z
<i>Hirtella lemsii</i>	L. O. Williams & Prance	CHRYSO	N. Z
<i>Hirtella triandra</i>	Sw.	CHRYSO	N. Z
<i>Hyeronima alchomeoides</i>	Allemao	EUPHOR	N. Z
<i>Hyeronima oblonga</i>	(Tul.) Mull. Arg	EUPHOR	N. Z
<i>Ilex skutchii</i>		AQUIFO	N. Z
<i>Inga cocleensis</i>	Piltier	FABACM	N. Z
<i>Inga leiocalycina</i>	Benth.	FABACM	N. Z
<i>Inga marginata</i>	Willd	FABACM	N. Z

<i>Inga oerstediana</i>	Harms	FABACM	N. Z
<i>Inga sapindoides</i>	Willd	FABACM	N. Z
<i>Inga sertulifera</i>	DC.	FABACM	N. Z
<i>Ipomoea sp 1</i>		CONVOL	M. A
<i>Iresine arrecta</i>	Standl.	AMARAE	N. Z
<i>Iriartea deltoidea</i>	Ruiz & Pav.	ARECAC	N. Z
<i>Jacaratia dolichaula</i>	(Donn. Sm) Woodson	CARICA	N. Z
<i>Lacistema aggregatum</i>	(Berg) Rushy	FLACOU	N. Z
<i>Laelia procera</i>	(poeppig.) Eichler	FLACOU	N. Z
<i>Lennea viridiflora</i>	Seem.	FABACP	N. Z
<i>Licaria multinervis</i>	Hoiger Kurz - ined.	LAURAC	N. Z
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Benth.	FABACP	N. Z
<i>Loreya mespiloides</i>	Miq.	MELAST	N. Z
<i>Luethea seemannii</i>	Triana & Planch.	TILIAC	N. Z
<i>Malpighiaceae sp 1</i>		MALPHI	M. A
<i>Maquira costaricana</i>	(Standl) C C Berg	MORACE	N. Z
<i>Maranthes panamensis</i>	(Standl.) Prance & F White	CHRYSO	N. Z
<i>Marila laxiflora</i>	Rusby	CLUSIA	N. Z
<i>Maripa nicaraguensis</i>	Hemsl.	CONVOL	N. Z
<i>Miconia affinis</i>	DC.	MELAST	N. Z
<i>Miconia argentea</i>	(Sw.)DC.	MELAST	N. Z
<i>Miconia punctata</i>	(Desr.)	MELAST	N. Z
<i>Miconia sp 01</i>		MELAST	N. Z
<i>Miconia stevensiana</i>	Almeda	MELAST	N. Z
<i>Mikania cordifolia</i>		ASTERA	M. A
<i>Mimo sp 1</i>		FABACP	M. A
<i>Minuartia guianensis</i>	Aubl.	OLACAC	N. Z
<i>Mollinedia pinchotiana</i>	Perkins	MONIMI	N. Z
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	krug & Urb.	ANACAR	N. Z
<i>Moutabea longifolia</i>	Poepp. & Endl.	POLYGA	N. Z
<i>Musa sp</i>		MUSACE	N. Z
<i>Musa sp 1</i>		MUSACE	M. A
<i>Myrcia splendens</i>	(Sw.) DC.	MYRTAC	N. Z
<i>Myrciaria floribunda</i>	(Willd.) O. Berg	MYRTAC	N. Z
<i>Myriocarpa longipes</i>	Liebm.	URTICA	N. Z
<i>Nectandra salicina</i>	C. K. Allen	LAURAC	N. Z
<i>Nectandra sp 01</i>		LAURAC	N. Z
<i>Neea elegans</i>	P. H. Allen	NYCTAG	N. Z
<i>Neea sp 01</i>		NYCTAG	N. Z
<i>Neurolaena lobata</i>		ASTERA	M. A
<i>Ochroma lagopus</i>		LAURAC	M. A
<i>Ocotea dendrodaphne</i>	Mez	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea helicterifolia</i>	(Meisn) Hemsl.	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea ira</i>	Mez & Pittier	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea leucoxylon</i>	(Sw.) Laness.	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea nicaraguensis</i>	Mez	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea puberula</i>	(Rich.) Nees	LAURAC	N. Z
<i>Ocotea sp.01</i>		LAURAC	N. Z
<i>Odontadenia cognata</i>	(Stadelm.) Woodson	APOCYN	N. Z
<i>Ormosia velutina</i>	Rudd	FABACP	N. Z
<i>Ossaea macrophylla</i>	(Benth.)	MELOST	N. Z
<i>Otoba novogranatensis</i>	Moldenke	MYRIST	N. Z
<i>Otoba sp 01</i>		MYRIST	N. Z
<i>Paragonia pyramidata</i>	(Ricch.) Bureau	BIGNON	N. Z
<i>Parathesis serrulata</i>	(Sw.) Mez	MYRSIN	N. Z
<i>Pentaclethra macroloba</i>	(Wild.) Kuntze	FABACM	N. Z
<i>Pentagonia macrophylla</i>	Benth	RUBIAC	N. Z
<i>Persea caerulea</i>	(Ruiz & Pav.) Mez	LAURAC	N. Z
<i>Peschiera arborea</i>	(Rose ex Donn Sm.) Markgr.	APOCYN	N. Z
<i>Philodendron grandipes</i>	K. Krause	ARACEA	N. Z
<i>Phyllanthus ninuri</i>		EUPHOR	M. A
<i>Phytolacca rivinoides</i>		PHYTOL	M. A
<i>Pinzona coriacea</i>	Martius & Zucc.	DILLEN	N. Z
<i>Piper aequale</i>	Vahl	PIPERA	N. Z
<i>Piper arboreum</i>	Aubl.	PIPERA	N. Z
<i>Piper marginatum</i>	Jacq.	PIPERA	N. Z
<i>Piper pseudobumbratum</i>	C DC.	PIPERA	N. Z

<i>Piper sp</i>		PIPERA	N. Z
<i>Piper sp. 1</i>		PIPERA	M. A
<i>Piper sp 01</i>		PIPERA	N. Z
<i>Piper urophyllum</i>	C. DC.	PIPERA	N. Z
<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	(DC.) Baker	ASTERA	N. Z
<i>Pleiostachya pruinosa</i>	(Regel) K. Schum	MARANT	N. Z
<i>Policaurea sp 1</i>			M. A
<i>Poulsenia armata</i>	(Miq.) Standl.	MORACE	N. Z
<i>Pourouma minor</i>	Benoist	CECROP	N. Z
<i>Pouteria campechiana</i>	(Kunth) Baehni	SAPOTA	N. Z
<i>Prestoea decurrens</i>	(H. Wendl. ex Burrel) H. E. Moore	ARECAC	N. Z
<i>Protium panamense</i>	(Rose) I. M. Johnston	BURSER	N. Z
<i>Protium ravenii</i>	D. Porter	BURSER	N. Z
<i>Protium schippii</i>	Lundell	BURSER	N. Z
<i>Pseudolmedia spuria</i>	(Sw.) Griseb.	MORACE	N. Z
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	(O. Berg) Nied.	MYRTAC	N. Z
<i>Psychotria berteriana</i>	DC.	RUBIAC	N. Z
<i>Psychotria elata</i>	(Sw.) Hammel	RUBIAC	N. Z
<i>Psychotria grandis</i>	Sw.	RUBIAC	N. Z
<i>Psychotria panamensis</i>	Standl.	RUBIAC	N. Z
<i>Psychotria viridis</i>	Ruiz & Pav.	RUBIAC	N. Z
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Vahl	FABACE	N. Z
<i>Randia pittieri</i>		RUBIAC	N. Z
<i>Richeria obovata</i>	(Mull. Arg.) Pax & K. Hoffm.	EUPHOR	N. Z
<i>Rinorea sp 01</i>		VIOLAC	N. Z
<i>Rollinia microsepala</i>	Standl.	ANNONA	N. Z
<i>Rollinia microsepala</i>		ANNONA	M. A
<i>Rollinia pittieri</i>	Saff.	ANNONA	N. Z
<i>Sabicea sp 01</i>		RUBIAC	N. Z
<i>Sapium thelocarpum</i>	K. Schum. & Pittier	EUPHOR	N. Z
<i>Saurauia mexicana</i>		ACTINI	N. Z
<i>Senna papillosa</i>		CAESAL	N. Z
<i>Serjania decapleuria</i>	Croat	SAPIND	N. Z
<i>Serjania glabicarpa</i>		SAPIND	N. Z
<i>Sida sp 1</i>		MALVAC	M. A
<i>Simarouba amara</i>	Aublet	SIMARU	N. Z
<i>Siparuna pauciflora</i>	(Beurl.) A. DC.	MONIMI	N. Z
<i>Socratea exorrhiza</i>	(Mart.) H. Wendl.	ARECAC	N. Z
<i>Solanum nigrum</i>		SOLANA	M. A
<i>Solanum rovirosanum</i>	J. D. Sm.	SOLANA	N. Z
<i>Solanum shelechtendalium</i>		SOLANA	M. A
<i>Solanum sp. 1</i>		SOLANA	M. A
<i>Solanum sp. 2</i>		SOLANA	M. A
<i>Solanum sp. 4</i>		SOLANA	M. A
<i>Solanum sp 3</i>		SOLANA	M. A
<i>Sorocea pubivena</i>	Hemsl.	MORACA	N. Z
<i>Spondias mombim</i>	L.	ANACAR	N. Z
<i>Spondias mombin</i>		ANACAR	M. A
<i>Spondias radlkoferi</i>	J.	ANACAR	N. Z
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	(Rose) Woodson	APOCYN	N. Z
<i>Stemmadenia robinsonii</i>	Woodson	APOCYN	N. Z
<i>Swartzia cubensis</i>	(Britton & P. Wilson) Standl.	FABACP	N. Z
<i>Swartzia simplex</i>	(Sw.) Spreng.	FABACP	N. Z
<i>Symphonia globulifera</i>	L. f.	CLUSIA	N. Z
<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	H. Wendl.	ARECAC	N. Z
<i>Talisia nervosa</i>	Ralk.	SAPIND	N. Z
<i>Terminalia amazonia</i>	(J. F. Gmel.) Exell	COMBRE	N. Z
<i>Terminalia oblonga</i>	(Ruiz & Pav.) Steud	COMBRE	N. Z
<i>Tovomitopsis silvicola</i>	Hammel	CLUSIA	N. Z
<i>Trema micrantha</i>		ULMACE	M. A
<i>Trichilia martiana</i>	C. DC.	MELIAC	N. Z
<i>Trophis caucana</i>	(Pittier) C. C. Berg	MORACE	N. Z
<i>Trophis racemosa</i>	(L.) Urb	MORACE	N. Z
<i>Turpinia occidentalis</i>	(Sw.) G. Don	STAPHY	N. Z
<i>Turpinia occidentalis</i>		STAPHY	M. A
<i>Vernonia brachiata</i>		ASTERA	M. A
<i>Vernonia triflosculosa</i>	Kunth	ASTERA	N. Z

<i>Vernonia triflosculosa</i>		ASTERA	M. A
<i>Virola koschnyi</i>	Warb.	MYRIST	N. Z
<i>Virola sebifera</i>	Aublet	MYRIST	N. Z
<i>Vismia billbergiana</i>	Beurl.	CLUSIA	N. Z
<i>Vitex cooperi</i>	Standl.	VERBEN	N. Z
<i>Vochysia ferruginea</i>	Mart	VOCHYS	N. Z
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Donn. Sm	VOCHYS	N. Z
<i>Warszewiczia coccinea</i>	(Vahl.) Klotzsch.	RUBIAC	N. Z
<i>Welfia georgii</i>	Wendl. Burret	ARECAC	N. Z
<i>Xylopia frutescens</i>	Aubi.	ANNONA	N. Z
<i>Zamia skinneri</i>		ZAMIAC	N. Z
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	Lam.	RUTACE	N. Z
<i>Zanthoxylum panamense</i>	P. Wilson	RUTACE	N. Z
<i>Zygia gigantifolia</i>		FABACM	N. Z