

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO Y CAPACITACIÓN.

DENSIDAD Y DINÁMICA DE PLANTULAS DE Quercus copeyensis
BAJO DOSEL Y EN APERTURA, EN EL PRIMER AÑO DESPUÉS
DE LA GERMINACIÓN EN LOS ROBLEDALES
DE VILLA MILLS, COSTA RICA

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

Magister Scientiae

por

Grace Saenz Sánchez

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Turrialba, Costa Rica
1990

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

MAGISTER SCIENTIAE

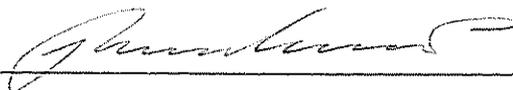
COMITE ASESOR:



Ian Hutchinson, B.Sc. For., Dip. For.
Profesor Consejero

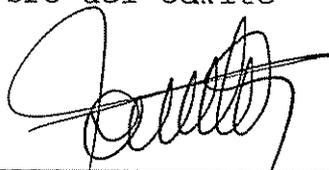


David Hughell, M.Sc.
Miembro del Comité



Thomas Stadtmüller, M.Sc.
Miembro del Comité

Miembro del Comité



Ramón Lastra Rodríguez, Ph.D.
Coordinador, Programa de Estudios de Posgrado



Grace Patricia Sáenz Sánchez
Candidato

DEDICATORIA

A mis padres:

Marco A. Sáenz e Hilda Ma. Sánchez
por la confianza y el apoyo que me
han brindado siempre, el cual fue decisivo
para concluir exitosamente este documento.

A mis abuelos:

por su ejemplo de dedicación
y esfuerzo de superación en
la vida.

A Shirley:

por su apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTO

Deseo hacer extensivo mi más sincero agradecimiento al Ing. Pierre Berner por su dedicación y esfuerzo para guiar mi investigación y por los consejos que me brindó en momentos decisivos en la realización tanto de mi trabajo de tesis como de mis estudios de posgrado.

Al Ing. Thomas Stadtmüller (Lider Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales) por la ayuda profesional y financiera, la cual fue decisiva para llevar a feliz conclusión mi trabajo.

A la señora Gilda Piaggio (Biometrista del Centro de Cómputo) y al señor Alvaro Chaves (Dipl. en Informática) por su valiosa colaboración en el análisis de datos y la presentación de los mismos.

A las señoras Grace Sánchez y Lidieth Marín (Secretarias del Proyecto) por las gentilezas y la ayuda que me brindaron para poder concluir este documento.

Y a todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron en forma desinteresada en la realización de esta tesis.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE CUADROS.....	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
GLOSARIO	ix
RESUMEN.....	xi
1. INTRODUCCION	1
OBJETIVOS.....	4
2. REVISION DE LITERATURA.....	5
2.1 ASPECTOS TEORICOS GENERALES DEL PROCESO DE REGENERACION EN APERTURAS	5
2.1.1 DEFINICION DE APERTURA.....	5
2.1.2 CONDICIONES MICROCLIMATICAS Y EDAFICAS EN APERTURAS	5
2.1.3 CARACTERISTICAS DE LA REGENERACION Y PATRONES DE CRECIMIENTO DE ESPECIES TOLERANTES A LA SOMBRA.....	8
2.1.4 DIFERENCIAS DEMOGRAFICAS DEBIDAS A CAMBIOS EN LOS NIVELES DE LUZ Y DENSIDAD.....	9
2.1.5 CARACTERISTICAS GENERALES DE LOS BOSQUES TROPICALES MONTANOS.....	9
2.1.6 REGENERACION DE <i>Quercus copeyensis</i>	11
2.2 RELACION ENTRE LA ECOLOGIA FORESTAL Y LA SILVICULTURA	12
3. MATERIALES Y METODOS.....	14
3.1 DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	14
3.1.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA.....	14
3.1.2 CLIMA.....	17
3.1.2.1 TEMPERATURA.....	17
3.1.2.2 PRECIPITACION.....	17
3.1.2.3 HUMEDAD RELATIVA.....	18
3.1.2.4 VIENTOS	18
3.1.3 DESCRIPCION GENERAL DE GEOLOGIA Y SUELOS.....	18
3.1.3.1 GEOLOGIA	18
3.1.3.2 SUELOS	19
3.1.4 VEGETACION.....	20

3.2	METODOLOGIA	22
3.2.1	PRIMERA INVESTIGACION: ESTIMACION DE LA DENSIDAD DE PLANTULAS EN FUNCION DE LA COBERTURA	22
3.2.1.1	DISEÑO EXPERIMENTAL.....	22
3.2.1.2	DETERMINACION DE LA COBERTURA	25
3.2.2	SEGUNDA INVESTIGACION: ESTUDIO DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> EN APERTURAS Y BAJO DOSEL	28
3.2.2.1	SELECCION DE SITIOS EXPERIMENTALES	28
3.2.2.2	DISEÑO EXPERIMENTAL PARA EL ENSAYO DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA	28
3.2.2.3	ESTABLECIMIENTO DEL ENSAYO DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA.....	31
4.	RESULTADOS Y DISCUSION	33
4.1	ESTIMACION DE LA DENSIDAD DE PLANTULAS.....	33
4.2	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i>	39
4.2.1	DISCUSION SOBRE LA SUPERVIVENCIA.....	52
4.2.1.1	FACTOR COBERTURA CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.....	53
4.2.1.2	FACTOR BAMBU CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.....	54
4.2.1.3	EFFECTOS DE LA DENSIDAD Y LA LUZ CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA	55
4.2.1.4	PLAGAS (<i>Terobrachus asperatus</i> BATES) CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.....	56
4.3	ALTURA TOTAL DE PLANTULAS	58
4.3.1	DISCUSION DE LA VARIABLE ALTURA TOTAL DE PLANTULAS.....	67
4.3.1.1	FACTOR COBERTURA CON RESPECTO A LA ALTURA TOTAL DE PLANTULAS.....	67
4.3.1.2	FACTOR BAMBU CON RESPECTO A LA ALTURA TOTAL DE PLANTULAS	68
4.4	DISCUSION GLOBAL DEL ENSAYO DE SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO.....	70
5.	CONCLUSIONES.....	72
6.	RECOMENDACIONES	75
7.	BIBLIOGRAFIA.....	76

LISTA DE CUADROS

1	PORCENTAJES DEL NUMERO DE ARBOLES (N), AREA BASAL (G) Y VOLUMEN A PARTIR DE 10 cm DE DAP, PARA <i>Quercus copeyensis</i>	21
2	ANALISIS DE VARIANZA PARA LA DENSIDAD DE <i>Q. copeyensis</i> BAJO CUATRO COBERTURAS.....	33
3	DENSIDAD MEDIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR HECTAREA BAJO CUATRO DIFERENTES COBERTURAS	35
4	ANDEVA PARA LA SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> EN APERTURAS Y BAJO DOSEL	40
5	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR CONTEO.....	41
6	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR CONTEO EN APERTURAS Y BAJO DOSEL, CON Y SIN LA PRESENCIA DE BAMBU	43
7	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR TRATAMIENTO Y CONTEO.....	47
8	PORCENTAJES DE MORTALIDAD DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR CONTEO SEGUN LA CAUSA DE MUERTE.....	49
9	IMPORTANCIA DEL FACTOR BAMBU EN RELACION CON TRES DIFERENTES ASPECTOS QUE AFECTAN LA SUPERVIVENCIA BAJO DOSEL Y EN APERTURA.....	57
10	ANALISIS DE VARIANZA DE LA ALTURA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> EN APERTURA Y BAJO DOSEL.....	59
11	ALTURA PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR MEDICION EN APERTURA Y BAJO DOSEL, CON Y SIN LA PRESENCIA DE BAMBU	61
12	ALTURA PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR MEDICION.....	63
13	ALTURA PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR TRATAMIENTO PARA CADA MEDICION.....	64

LISTA DE FIGURAS

1	UBICACION DEL AREA PILOTO VILLA MILLS-SIBERIA A LA CUAL PERTENECE EL CERRO ABARCA, SITIO DE LA INVESTIGACION.....	15
2	UBICACION EXACTA DEL CERRO ABARCA.....	16
3	UBICACION DE LOS PUNTOS DE MUESTREO PARA EL ESTUDIO DE DENSIDAD	24
4	MAPA COMPUTARIZADO DE COBERTURA PARA LA PARCELA MARCO 1, UBICACION DE LOS PUNTOS DE MUESTREO DE UNA DE LAS SUBPARCELAS DE 20X25 m Y LOCALIZACION DE LA APERTURA 1 PARA EL ESTUDIO DE SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO.....	26
5	DENSIDAD PROMEDIO DE <i>Quercus copeyensis</i> BAJO CUATRO COBERTURAS DIFERENTES	34
6	DIAGRAMA DE DISPERSION DE LA DENSIDAD DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR CLASE DE AREA.....	36
7	DISTRIBUCION DEL NUMERO DE INDIVIDUOS DE <i>Q.</i> <i>copeyensis</i> SEGUN CLASE DIAMETRICA	38
8	CURVA DE SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q.</i> <i>copeyensis</i> DURANTE UN AÑO DESPUES DE LA GERMINACION.....	42
9	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> BAJO DOSEL Y EN APERTURAS.....	44
10	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> CON Y SIN BAMBU.....	46
11	SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR TRATAMIENTO	48
12	CAUSAS DE MORTALIDAD DE <i>Q. copeyensis</i> AL FINAL DEL PERIODO DE ESTUDIO.....	51
13	ALTURA TOTAL PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q.</i> <i>copeyensis</i> POR COBERTURA.....	60

14	ALTURA TOTAL PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> CON Y SIN BAMBU.....	62
15	ALTURA TOTAL PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i>	64
16	ALTURA TOTAL PROMEDIO DE PLANTULAS DE <i>Q. copeyensis</i> POR TRATAMIENTO.....	66

GLOSARIO

- Arboles padres:** árboles que se dejan aislados o en grupos y constituyen la fuente de abastecimiento de semillas para el establecimiento de una nueva generación.
- Brinzal:** término amplio aplicado para los árboles jóvenes procedentes de semillas que dejan de ser plántula sin llegar a la categoría de latizo. Individuo entre 50 cm de altura y 4.9 cm de DAP.
- DAP:** diámetro a la altura de pecho (1.30m).
- Densidad:** número de plántulas por unidad de área que se obtiene con el promedio proveniente de un número de parcelas. Las unidades empleadas comúnmente son la hectárea y el metro cuadrado.
- Dormancia:** fenómeno que produce que las semillas de ciertas especies germinen lentamente o no lleguen a germinar después de la siembra.
- Factor físico:** se refieren a las características fisiográficas locales capaces de influir la potencialidad productiva, tales como altitud, pendiente, capa de agua subterránea, suelo y subsuelo.
- G:** Área basal promedio por hectárea.
- Latizal:** Clase natural de edad juvenil de una masa arbórea, frecuentemente caracterizada por el máximo crecimiento en altura. Individuo entre 5.0-9.9 cm DAP.
- Luz roja baja:** parte del espectro luminoso inferior a 730nm y que es utilizado por las plantas en el proceso fotosintético.
- Madurez:** Término amplio para el estado en el que una planta o parte de ella (hoja) ha llegado a su completo desarrollo fisiológico.
- Mortalidad:** Muerte o destrucción de árboles forestales, como resultado de la lucha por la existencia, enfermedades, daños de insectos, sequía, vientos, fuego y otros factores.
- N:** Número de individuos promedio por hectárea.
- Plántula:** clasificación del árbol desde recién nacido hasta antes de llegar a ser un brinzal. Arbolito entre 1-50 cm de altura total.
- Pixel:** Sección de un mapa computarizado equivalente a un área de 6.25 cm cuadrados.
- Protección:** práctica de manejo que protege la masa contra muy diversos tipos de perjuicios. Los más importantes son el fuego, los insectos, los hongos, los animales y los factores atmosféricos.
- RAFA:** Radiación fotosintéticamente activa, 380-710 nm.

Regeneración natural: Masa arborea creada por la propia diseminación de la masa.

Sistema silvicultural: Conjunto de tratamientos silviculturales programados de tal forma que aseguren la producción sostenida del bosque.

Sunflecks: entrada directa de luz que alcanza el sotobosque.

Tolerancia a la sombra: capacidad de una especie arbórea para soportar la cobertura durante alguna fase de su vida. Estas especies se denominan como esciófita o parcialmente esciófitas.

V: Volumen promedio por hectárea.

RESUMEN

La investigación evaluó la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* en aperturas y bajo dosel, así como el estudio de la supervivencia y crecimiento en altura de esta misma especie, con y sin la presencia del bambú. El trabajo se realizó en un robledal inalterado en el Cerro Abarca, Cordillera de Talamanca.

Con respecto a la densidad, se estimó una densidad media de 124000 plántulas por hectárea. Se determinó que el efecto de cobertura (dosel-apertura) es altamente significativo ($p= 0.0004$), indicando que la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* es consistentemente mayor bajo dosel que en aperturas. Se dedujo de los resultados, que existe un banco de plántulas suficiente para asegurar una regeneración adecuada en toda el área.

Con relación a la supervivencia durante el primer año, se estimó una media de supervivencia después de un año de la germinación de 90%, demostrando que en términos generales existe un buen establecimiento inicial de plántulas. No se encontró diferencia estadística entre la supervivencia en apertura y bajo dosel, aunque la tendencia de los datos parece indicar que un período de medición mayor podría permitir detectar diferencias estadísticas válidas entre ambos tratamientos. La principal causa de mortalidad se debió al efecto complementario entre exceso de humedad, alta densidad e infección por patógenos.

En cuanto a la tasa de crecimiento en altura, el *Q. copeyensis* demostró ser una especie tolerante con crecimiento gradual bajo dosel y con una fuerte respuesta a los incrementos de luz disponible. El crecimiento promedio anual en altura fue de 5.2 cm. Se encontraron diferencias significativas ($p= 0.045$) en la altura total promedio de las plántulas que crecen en apertura y las que lo hacen bajo dosel, siendo mayor la altura total media en aperturas.

Con respecto a las relaciones entre plántulas de *Q. copeyensis* y la *Chusquea spp*, se encontró que crecimiento en altura fue superior en los

tratamientos sin bambú que aquellos donde la *Chusquea* spp estaba presente. Sin embargo su posible efecto sobre el porcentaje de supervivencia no pudo ser determinado ya que los análisis estadísticos no encontraron diferencias significativas.

Los resultados evidencian que la *Chusquea* spp parece tener un papel importante en la dinámica del bosque de roble, lo que justifica realizar otros estudios que profundicen en este aspecto.

1. INTRODUCCION

Una investigación sobre de la densidad de regeneración de *Q. copeyensis* en aperturas y bajo dosel y de la dinámica de plántulas de esta misma especie, con y sin la presencia del bambú, fue realizada en un bosque de roble de la Cordillera de Talamanca, situado en el Cerro Abarca, Costa Rica.

El área se clasifica, de acuerdo al sistema de zonas de vida de Holdridge, dentro de la "zona bosque muy húmedo montano tropical" (Holdridge, 1971). La elevación del sitio es de 2870 msnm y presenta una temperatura media de 10.9°C (Blaser, 1987). La precipitación media anual es de 2650 mm y es en su mayor parte de carácter orográfico. La humedad relativa muy frecuentemente muestra valores cercanos al punto de saturación.

El tipo de bosque que se encuentra en la zona se caracteriza por ser un ecosistema frágil con poca resistencia y baja resiliencia a alteraciones (Ewel, 1980), presentar un endemismo alto (LaBastille y Pool, 1978) y una composición florística menos compleja que los bosques tropicales de pisos altitudinales inferiores (Blaser, 1987).

Las especies que poseen en este bosque una mayor representatividad pertenecen al género *Quercus* y son el *Q. costaricensis* y el *Q. copeyensis*, siendo este último el que da el nombre de robledales a la formación boscosa estudiada. Las dos especies juntas representan el 87.2% del área basal total por hectárea a partir de 10 cm de DAP (Orozco, 1991).

Los árboles que conforman el estrato superior pueden alcanzar alturas totales de más de 50 metros. Existe un estrato intermedio compuesto por especies tales como: *Magnolia spp.*, *Weinmannia spp.*, *Clusia spp.*, *Rapanea spp.* y otras, algunas de ellas maderables (Blaser, 1987). El estrato inferior esta compuesto por especies de Melastomataceae, Ericaceae, Chloranthaceae y por especies de bambús del género *Chusquea spp* que son los que dominan este piso. La presencia de la *Chusquea spp* es evidente tanto bajo el dosel del bosque como en los claros, presentando un aspecto más vigoroso en las

aperturas. Además existe abundancia de musgos y epífitas tanto en el suelo como en los fustes de los árboles (Blaser, 1987).

Este tipo de bosque sufre una presión de uso alternativo que crece constantemente por la intensificación del proceso de deforestación que experimenta el país. Lo anterior unido al mejoramiento de las condiciones de infraestructura, permiten intuir que en un futuro cercano los bosques montanos se verán amenazados por la destrucción indiscriminada que ocurre día a día en los bosques de Costa Rica.

Se evidencia por lo tanto, la necesidad de aumentar el interés por la conservación de estos bosques por su valor de protección, producción y recreación. Dicha conservación puede ser alcanzada por medidas de protección estricta o por medio del manejo sostenido de este recurso. Este último por la urgencia de contar con una alternativa para la producción continua de productos forestales que llenen la demanda nacional combinando la protección y la producción. Para este propósito el roble posee madera de excelente calidad muy apreciada en otros países para la confección de muebles por su durabilidad y su buen acabado, lo cual aumenta las expectativas de creación de una industria local para la producción de madera para la exportación.

Dentro de las opciones que la silvicultura presenta, el manejo basado en la regeneración natural parece ser la modalidad que mayores expectativas posee para asegurar el rendimiento sostenido y la estabilidad del ecosistema. Hasta el momento existe poca información acerca de los procesos del ciclo natural de los robledales, y de los impactos ambientales que podría causar su aprovechamiento para la producción de madera. Actualmente la extracción de carbón ha ido trasladando lenta pero constantemente el límite del bosque y aumentando el área de tierras que quedan desprotegidas de la cubierta forestal, produciéndose el deterioro de las condiciones edáficas y ecológicas.

Por esta razón, se requiere aumentar el conjunto de conocimientos referentes a las características ecológicas, que proporcionen las bases que la silvicultura necesita para formular alternativas de manejo viables en términos

ecológicos y económicos. Solamente conociendo la historia natural y los procesos que rigen la dinámica de un ecosistema se puede llegar a imitar y acelerar dichos mecanismos para obtener los bienes y servicios que en determinado momento demande la sociedad.

Dentro de los aspectos claves que deben conocerse para asegurar el éxito de un sistema silvicultural se encuentran los estudios relacionados con la regeneración natural y su dinámica (densidad de la regeneración natural, crecimiento, supervivencia) los cuales permiten conocer el potencial de una especie para autóperpetuarse. Para el caso de los robledales el contar con información de la fase de regeneración es indispensable para formular técnicas silviculturales, que permitan la planificación del uso de los bosques montanos y constituyan además, una herramienta importante para asegurar la permanencia de este recurso para las futuras generaciones.

Esta investigación enfoca unicamente la dinámica de plántulas de *Quercus copeyensis*, definidas como los individuos con una altura total entre 0-50 cm, y por lo tanto han sido excluidas del estudio otras categorías de la población de esta especie.

Por otra parte es de particular interés el conocer el papel que juega el bambú en relación con las plántulas de *Quercus copeyensis*. Debido a que el manejo requiere de la aplicación de distintos tratamientos que conllevan la corta y la producción de aperturas, es importante determinar el comportamiento de la *Chusquea spp.* para evitar favorecer un desarrollo no deseado del bambú (invasión), que pudiera afectar negativamente las condiciones requeridas para el establecimiento de la regeneración natural. Por esta razón el conocer el efecto de la presencia de la *Chusquea spp.* con respecto al crecimiento y la supervivencia de la regeneración de *Quercus copeyensis* aumentará el conocimiento del ecosistema y ayudará a sugerir pautas de manejo integral para estos bosques.

OBJETIVOS

Los objetivos específicos planteados para esta investigación fueron:

- Cuantificar la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* en función de la cobertura arbórea (dosel-apertura).
- Determinar si existe relación entre el área de apertura y la densidad de plántulas de *Q. copeyensis*.
- Evaluar las diferencias en apertura y bajo dosel de la supervivencia y el crecimiento (altura) de plántulas de *Q. copeyensis*.
- Comparar el crecimiento y supervivencia de las plántulas de *Q. copeyensis* con y sin la competencia de *Chusquea spp* en aperturas y bajo dosel.
- Realizar observaciones sobre las principales causas de la mortalidad de plántulas de *Quercus copeyensis* durante el período de estudio.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 ASPECTOS TEORICOS GENERALES DEL PROCESO DE REGENERACION EN APERTURAS.

2.1.1 DEFINICION DE APERTURA.

Existen varias definiciones de apertura, una de ellas define claro: como una apertura vertical en el bosque extendiéndose a través de todos los niveles del follaje con un promedio de altura de 2m arriba de la superficie (Brokaw, 1982a).

Para el caso particular de esta investigación, se define como claro "una apertura vertical en el bosque que se localiza a través de todos los niveles del follaje, de tal manera que al estar ubicado en el centro del mismo puede ser observado el cielo sin que la visión sea interceptada por obstáculo alguno".

2.1.2 CONDICIONES MICROCLIMATICAS Y EDAFICAS EN APERTURAS.

Los procesos de regeneración del bosque dependen del régimen de disturbio del mismo. Perturbaciones tales como viento fuertes, fuego, huracanes y derrumbes botan los árboles y abren claros en el dosel del bosque (Bormann y Likens 1979, Hartshorn 1978, Lorimer 1980; citados por Arriaga, 1987).

Existen tres zonas creadas al caer un árbol, area de caída de la copa, área de impacto del fuste y area de la raíz. En cada una de las zonas se dan características diferentes de tipo ambiental (edáficas y microclimáticas) que condicionan la heterogeneidad de cada sitio. Aspectos que diferencian un claro de otro son: el tamaño, condiciones de suelo, estación de caída del arbol, origen y proceso de cierre del claro (Orians, 1982c).

Los cambios estructurales producidos por los árboles caídos crean un mosaico ambiental en la comunidad determinado por un proceso de apertura- edad- dependencia. (Brokaw 1985, Hartshorn 1980, Martínez y Ramos 1981, Nakashizuka 1984a, Oldeman 1978, Runkle 1981, Watt, 1947, Whitmore, 1975; citados por Arriaga, 1987). El bosque maduro puede ser descrito como un

mosaico de parches de diferentes tamaños de apertura, fases de reconstrucción y fases maduras (Bormann y Likens 1979, Oldeman 1978, Watt 1947, Whitmore 1975; citados por Brokaw, 1985).

La regeneración en las aperturas depende del tamaño, condiciones del dosel, patrones de establecimiento y la tasa de crecimiento inicial de cada una de las especies en relación con las de las demás (Denslow 1980, Ricklefs 1977, Orians 1982; citados por Brokaw, 1987).

Según Brokaw (1987) los gradientes de velocidad establecidos y crecimientos encontrados en su estudio sugieren una secuencia de sucesión clásica, donde especies progresivamente más tolerantes a la sombra se suceden unas a otras. Los disturbios crean un conjunto evolutivo para la especialización en "nichos ecológicos" y esos disturbios ejecutan el proceso de exclusión competitiva (Connell 1978, Huston 1979; citados por Lawton, 1978).

La probabilidad de muerte de plántulas declina con el incremento en la distancia de dispersión, disminución de la densidad de plántulas e incremento de la luz, asociado con los factores microclimáticos en cada apertura. Los tres factores están relacionados. Se ha encontrado un aumento de la densidad de plántulas al disminuir la cantidad de luz (Augspurger, 1984).

Como se puede apreciar, cuando se ha estudiado los procesos de regeneración de las diferentes especies en un bosque natural se ha aplicado generalmente el concepto de interacción entre la dinámica de aperturas naturales y las diferentes características biológicas de las especies de árboles. Se ha propuesto que muchas especies que alcanzan el dosel superior requieren la existencia de una apertura en el mismo para poder regenerar (Clark y Clark, 1987). Además se ha sugerido que las especies se distinguen por el tamaño del claro y el micrositio dentro del claro donde pueden regenerarse. (Jones, 1955; Schulz 1960; citados por Clark y Clark, 1987).

Sin embargo es discutible tal argumento y por ello se han comenzado una serie de estudios que buscan el refinamiento del marco conceptual actual. Según el estudio realizado por Clark y Clark (1987) existen dos aspectos importantes a considerar. Primero, en vez de enfocar la necesidad de un claro, es más útil identificar los factores ambientales específicos que influyen

la regeneración de una especie; esto debido a que las condiciones requeridas pueden presentarse en micrositios fuera de los claros y pueden variar significativamente dentro y entre ellos.

Segundo, es el problema de clasificar el patrón de regeneración de una especie con un solo término. Pocas veces es factible caracterizar el comportamiento de una especie desde la semilla hasta el adulto con un término "tolerante a la sombra" o "dependiente de claros" (Clark y Clark, 1987), varias especies muestran "cambios" en el grado de tolerancia a la intensidad de la iluminación de acuerdo con la edad de la planta y su posición en el dosel.

Se debe considerar que la apertura es un indicador muy aproximativo de para representar las condiciones de luz de una plántula. La luz en el bosque presenta gradientes en el plano vertical que van desde el dosel superior hasta el suelo. Estudios realizados por Chazdon (1986) demostraron que el perfil vertical de la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (RAFA) muestra una decadencia paulatina desde el dosel superior al piso inferior del bosque.

Este mismo autor señaló, que la intensidad lumínica muy baja es uniforme hasta 1.5 m de altura, presentándose un marcado aumento en alturas mayores. La mayor iluminación que recibe una planta de sotobosque proviene de las entradas de luz directa "sunflecks" que alcanzan el piso del bosque. Chazdon (1988) afirma que en general en los bosques húmedos tropicales estas entradas de luz proporcionan un 50-70% de la energía lumínica diaria que alcanza el sotobosque. En cuanto la composición espectral de la luz, la proporción de luz "roja alta" aumenta significativamente en los niveles inferiores del bosque debido a la absorción de luz "roja baja" por las hojas de las plantas de dosel. Sin embargo la RAFA en las entradas de luz presenta una composición espectral igual a la luz de campo abierto (Bazzaz, 1986).

Por estas razones para poder entender mejor el comportamiento de una especie, es importante la evaluación del crecimiento y supervivencia de individuos con mediciones específicas de los factores que intervienen en forma combinada en el proceso tales como: nutrientes, fotosíntesis, densidad de raíces y efectos de herbívoros que permitan tener una visión integral del problema.

2.1.3 CARACTERISTICAS DE LA REGENERACION Y PATRONES DE CRECIMIENTO DE ESPECIES TOLERANTES A LA SOMBRA.

Las especies tolerantes a la sombra (esciófitas), dentro de las cuales se clasifica el roble, presentan patrones de crecimiento que difieren en cuanto a la magnitud de respuesta a los cambios en el dosel. Existen diferentes niveles de respuesta de acuerdo con la habilidad de la especie para aprovechar las distintas intensidades de luz en las aperturas, lo cual permite clasificarlas en diferentes tipos de especies. Esta clasificación también se realiza considerando la edad de la planta.

Hay dos extremos dentro del rol de las especies tolerantes: especies con crecimiento lento y graduado bajo dosel cerrado sin respuesta significativa a las aperturas del dosel; y otras con un mecanismo de persistencia sin crecimiento neto significativo bajo dosel cerrado respondiendo a los cambios en el dosel cuando estos ocurren. Estos son los puntos extremos que presentan las plantas tolerantes para responder a los pulsos de luz y otros recursos creados por la muerte de árboles que causa una apertura.

Un individuo de una especie del dosel avanza por diferentes etapas que difieren en condiciones ecológicas, fisiológicas y morfológicas, por lo que el análisis debe considerar los factores ambientales específicos que controlan el proceso y la etapa durante la cual se ejerce el control (Clark y Clark, 1984).

En forma general se puede decir que la magnitud de las respuestas de las plántulas de especies tolerantes depende no solamente de la magnitud del incremento en la disponibilidad de luz, sino también en la habilidad de la planta de modificar los rasgos fisiológicos y morfológicos (tasas de crecimiento relativo, tamaño de las hojas, forma de las hojas) que determinan la eficiencia de uso de niveles más altos de recursos presentes en las aperturas del dosel (Canhan, 1988).

El patrón general es que la tasa de crecimiento relativo (TCR) incrementa con el aumento en la disponibilidad de luz (Popma y Bongers, 1988).

Es de esperar un mayor crecimiento en las áreas de apertura, debido a que las especies tolerantes que crecen bajo dosel, poseen una baja dominancia apical y a la lenta tasa de crecimiento en altura (Orians, 1982).

2.1.4 DIFERENCIAS DEMOGRAFICAS DEBIDAS A CAMBIOS EN LOS NIVELES DE LUZ Y DENSIDAD.

Los estudios de supervivencia y crecimiento muestran diferencias muy interesantes debidas a diferencias en los niveles de luz y a los efectos de la densidad sobre la supervivencia. Las condiciones de luz y/o asociadas a factores ambientales afectan grandemente la actividad de muerte de las plányulas (Augspurger, 1984). En estudios realizados por este autor en la Estación Biologica La Selva, la cantidad de plántulas muertas fue mayor en la sombra que en el sol para todas las especies estudiadas. La densidad también afecto los niveles de mortalidad, pero fue menos importante que la variable luz, encontrándose que la muerte de plántulas fue mayor en los tratamientos con densidades mayores.

2.1.5 CARACTERISTICAS GENERALES DE LOS BOSQUE TROPICALES MONTANOS.

Al aumentar la altitud sobre el nivel del mar, el bosque cambia en muchas formas sobre todo en diversidad. La estratificación vertical comienza a ser más evidente y la capa a nivel de dosel más pareja (Leigh, 1975). La fisonomía de las hojas del dosel y del sotobosque son más pequeñas que en el bosque húmedo tropical. Las hojas de las plantas del sotobosque tienden a ser colocadas más y más espiralmente (Leigh, 1975).

Los suelos de los bosques montanos son más ricos en materia orgánica en los horizontes A y B que los bosques de bajura. Un aspecto relevante son las bien desarrolladas capas de humus (Grubb, 1963). Los efectos del clima húmedo hacen que los suelos se conviertan en suelos pobres en nutrimentos (Leigh, 1975), especialmente por la lixiviación de nutrimentos y a al bajo pH del suelo. Bajo condiciones de alta acidez disminuyen rapidamente las concentraciones de Ca, Mg y K en los suelos produciéndose deficiencias de estos elementos (Fassbender, 1986). Asi mismo el pH bajo tiene gran influencia sobre la micro flora y microfauna presente en el suelo y su actividad. Los procesos de nitrificación y fijación del nitrógeno prosperan mejor en condiciones neutras, ya que la participación de bacterias en estos procesos es decisiva. La velocidad de los procesos de mineralización y amonificación también es influenciada por la reacción del suelo, ocurriendo en mejor forma bajo pH neutros (Fassbender, 1986)

Estos bosques son propensos a sufrir disturbios causados por los deslizamientos en las zonas quebradas. Este tipo de fenómeno a niveles intermedios de tamaño y frecuencia mantienen alta diversidad, retardando la exclusión competitiva. Alternativamente ese disturbio inevitablemente reduce la diversidad por medio de extinciones aleatorias a menos que sea balanceado por la inmigración (Garwood, 1979).

La dinámica en pendientes es más acentuada, lo que se evidencia por la mayor superficie bajo apertura que se presenta en áreas con pendientes (Berner, en publicación).

2.1.6 REGENERACION DE *Quercus copeyensis*

La reproducción de *Q. copeyensis* se realiza a través de una producción masiva de semillas que al germinar cubren el piso del bosque con una "alfombra" de plántulas.

Otras especies tolerantes pertenecientes a otros géneros tienen poca o ninguna dormancia, resultando en una rápida germinación después del año de la dispersión (Garwood, 1983, Ng 1978, Whitmore, 1984.. Al igual que estas las semillas de roble, parecen tener este mismo comportamiento. Dependiendo de la eficiencia de la dispersión y la cantidad de semillas producidas, más o menos evidentes son los bancos de semillas formados (Schulz 1960, Whitmore 1984, citados por Popma y Bongers, 1988). Esa "alfombra" de plántulas al igual que en otras especies puede persistir por algunos años sobreviviendo sin ningún crecimiento aparente (Augspunger 1984b, Córdova 1985, Whitmore 1984; citado por Bongers, Popma e Iriarte-Vivar, 1988). La mayoría de los brinzales permanecerán en estado de supresión hasta que ocurra una apertura en el dosel. Es decir toleran la sombra pero requieren luz para su total desarrollo. Este grupo de especies son llamadas "esciófitas parciales" y se caracterizan por requerir una alta plasticidad en términos de su fisiología y morfología, conforme encuentran ambientes contrastantes durante su ciclo vital (Bongers, Popma y Iriarte Vivar, 1988).

La fenología de *Q. copeyensis* a largo plazo es poco conocida, se han realizado estudios de los cuales se obtuvo información sobre la efoliación, floración, fructificación y dispersión de doce especies arbóreas de los bosques montanos de la Cordillera de Talamanca (Camacho, 1990), en el cual se incluye el *Quercus copeyensis*.

En lo referente al *Q. copeyensis* los datos preliminares dejan pensar que tiene períodos de floración supraanuales cada tres o mas años y con nueve o mas meses de duración. La floración se produce entre los meses de setiembre a mayo (Camacho, 1990). La fructificación al igual que la floración se produce en períodos supraanuales, pero no ha sido posible defenir el tiempo transcurrido entre la floración y la fructificación, aunque se puede suponer que sea superior a los 12 meses. Este evento fenológico se lleva a cabo entre junio a agosto. En cuanto a la dispersión se determinó que la caída de frutos

se produce entre agosto y diciembre con una duración promedio de tres meses (Camacho, 1990).

Las tasas de crecimiento en altura de las plántulas, crecimiento lateral de ramitas y producción de renuevos se incrementa al aumentar el nivel de luz. La capacidad de aumentar la intercepción de la radiación implica un costo metabólico de producción y mantenimiento de ramas laterales para soportar un área foliar mayor. La alta tasa de retorno de proteínas en las hojas es uno de los factores que ayudan en la capacidad de aprovechar los cambios en los niveles de luz, pero aumentan la transpiración (Canhan, 1988).

Considerando estas características, es importante identificar como varía el patrón de crecimiento de las plántulas de roble bajo diferentes regímenes de luz, evaluando la relevancia de la respuesta a incrementos en los niveles de luz en aperturas en contraposición de la eficiencia en el crecimiento que demuestren los brinzales bajo dosel cerrado.

2.2 RELACION ENTRE LA ECOLOGIA FORESTAL Y LA SILVICULTURA

La ecología forestal se interesa en el estudio de las comunidades arbóreas y su dinámica, tratando al mismo tiempo de evaluar la influencia del ambiente sobre los grupos de árboles y los árboles individuales. Es la base natural de la silvicultura. El forestal estudia los procesos ecológicos y los aplica en forma práctica, con el objetivo de que el manejo pueda imitar, alterar y/o acelerar los procesos naturales para producir y mantener el recurso forestal (Leibundgut H., 1982), de manera que se logre llenar los propósitos deseados y se alcancen los beneficios más elevados en un tiempo determinado.

La ecología forestal esta intimamente relacionada con ciencias tales como la edafología, la meteorología, la geología y otras, que son las que le permiten conocer el complejo de factores ambientales que rigen el desarrollo de los árboles y de la masa como un todo. Es de importancia fundamental para la ecología el conocer los procesos de sucesión natural de un habitat determinado, ya que este conocimiento proporciona una visión del modo y el ritmo en que esta siendo o puede ser alterada la composición de los rodales por causa de los procesos naturales. Esta información es utilizada por la

silvicultura para determinar las posibilidades de acelerar, modificar o interrumpir la sucesión natural para alcanzar los objetivos específicos de manejo de un área determinada. La ecología proporciona a la silvicultura el conocimiento científico necesario para hallar respuestas concretas a los problemas prácticos a los cuales debe hacer frente.

En la práctica, la silvicultura debe conciliar los intereses económicos a corto plazo con la realidad biológica a la cual debe adaptarse, debido a que el forestal no puede efectuar un control completo de los procesos naturales, y debe experimentar hasta que punto es posible adaptar estos sin arriesgar la estabilidad del ecosistema.

Los aspectos puramente biológicos en conjunto con los aspectos económicos son los que determinan la política silvícola que debe ser seguida para cada situación específica.

3 MATERIALES Y METODOS.

3.1 DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.

3.1.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA.

El sitio de trabajo esta ubicado en el Cerro Abarca, localizado en la cuenca superior de la Reserva Forestal Río Macho en la Cordillera de Talamanca (Fig. 1). La zona de investigación esta al lado del area piloto Villa Mills-Siberia del Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales (DGF/CATIE/COSUDE), localizada en las coordenadas planas 391.500 latitud Norte y 495.750 longitud Este (Fig. 2).

El área se encuentra en el kilómetro 97 sobre la carretera Interamericana Sur, a 2500 metros al noreste por una vía secundaria de propiedad privada. Su altitud es de 2870 msnm.

La investigación se llevo a cabo en un bosque primario inalterado. Sin embargo debido a los núcleos de población presentes en la zona, el uso actual de la tierra en áreas circunvecinas al sitio de estudio se caracteriza por la existencia de bosque secundario y zonas dedicadas a la producción de carbón vegetal y a la ganadería extensiva (bosques intervenidos).

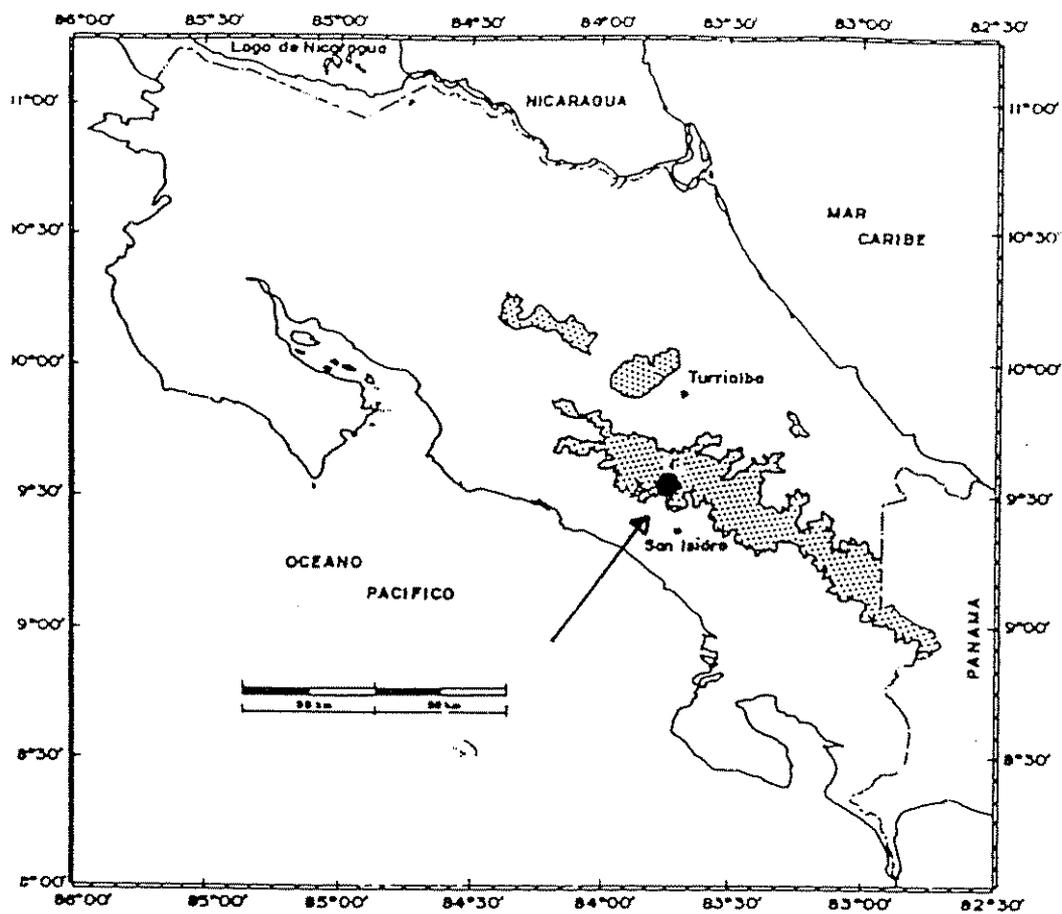


Figura 1: Ubicación del Area Piloto Villa Mills- Siberia a la cual pertenece el Cerro Abarca sitio de la investigación.

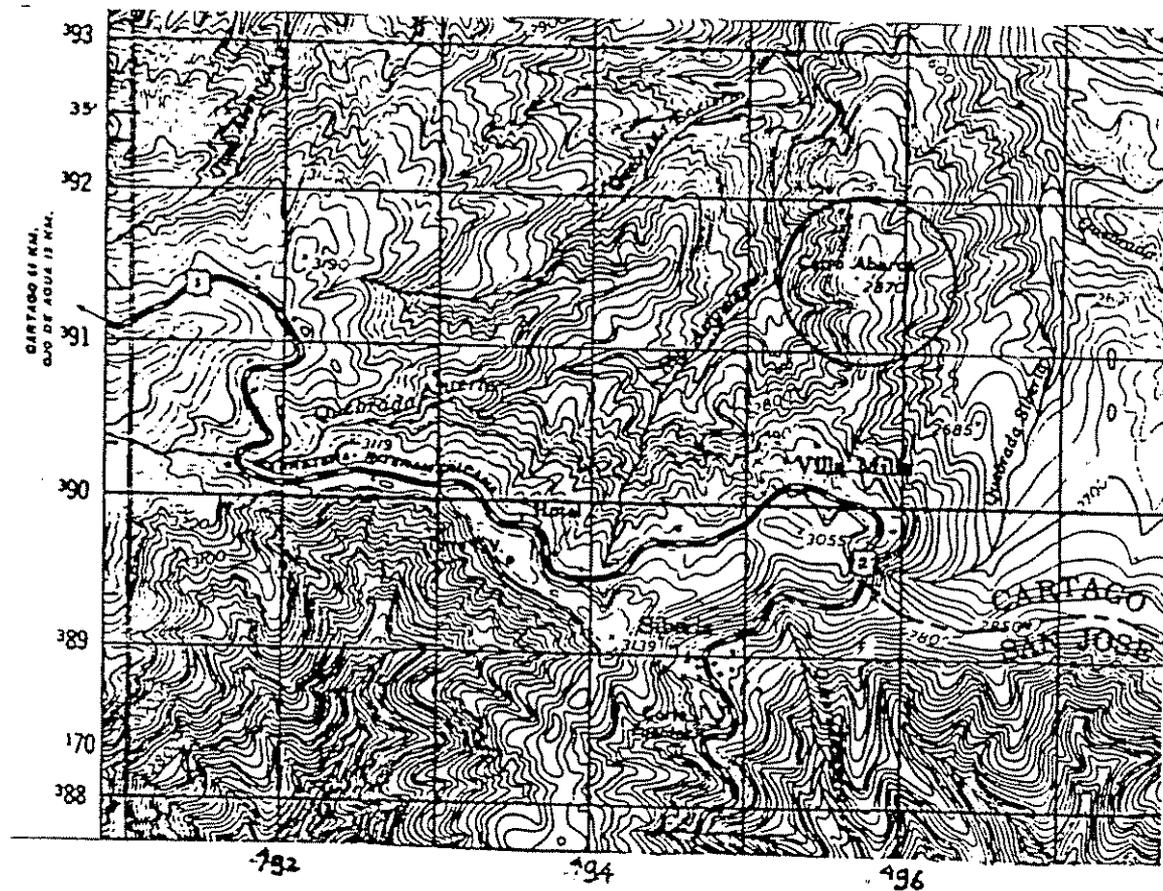


Figura 2: Ubicación exacta del Cerro Abarca.

Fuente: Hoja Cartográfica Cuerici escala 1:50000. Inst. Geográfico Nacional. 1966.

3.1.2 CLIMA

3.1.2.1 TEMPERATURA

La temperatura media anual es de alrededor de 10°C (Blaser, 1987). Se presentan temperaturas anuales uniformes, con variaciones máximas de 1.8°C entre los meses secos y lluviosos. La diferencia media diaria de temperatura es de 5.7°C.

3.1.2.2 PRECIPITACION

La distribución estacional de las lluvias es función de la latitud del sitio de interés. La variación estacional depende principalmente de la inclinación del eje del planeta con respecto al sol; los períodos cuando el sol está en el zenit tienden a ser períodos de altas precipitaciones (abril a diciembre) y los períodos intermedios son comparativamente secos o con menor precipitación (enero a marzo).

El régimen anual de precipitación esta determinado por la influencia de la Zona de Convergencia Intertropical. Debido a este efecto la zona de investigación presenta durante los meses de enero a marzo una disminución considerable del regimen de lluvias (estación seca) y desde abril hasta diciembre se produce el aumento en la precipitación (estación lluviosa).

En julio-agosto se produce el del denominado "Veranillo de San Juan" como una consecuencia del traslado de la zona de convergencia Intertropical hacia el norte, lo cual produce que el area de investigación se encuentre escazamente al sur de la zona de Convergencia (Blaser, 1987).

Las lluvias son en su mayor parte de carácter orográfico acentuadas por los vientos alisios procedentes del Atlántico. El promedio anual de precipitación asciende a 2650 mm (Blaser, 1987).

Un factor adicional que contribuye al total de humedad de los bosques montanos en general, es la precipitación horizontal causada por la condensación de gotas de agua al entrar en contacto las nubes con la vegetación (Blaser, 1987). Sin embargo en Villa Mills los resultados de un estudio preliminar al respecto (Stadtmüller y Berner, en preparación) no

demuestran un aumento de precipitación bajo dosel; aparentemente el bosque de Villa Mills esta situado en un piso superior al piso de bosques nublados en su mejor manifestación.

3.1.2.3 HUMEDAD RELATIVA.

La humedad relativa es constantemente alta con 88-96% como promedio mensual, permaneciendo normalmente cercana al punto de saturación durante la epoca de lluvias (Blaser, 1987).

Existe gran cantidad de nubes y neblina durante todo el año, existiendo sin embargo una disminución de la cantidad de nubes durante la estación seca. En la época de lluvia el cielo se nubla alrededor de las 11 am, mientras que en la estación seca la nubosidad se presenta en horas de la tarde, aproximadamente a las tres o cuatro.

3.1.2.4 VIENTOS

Las corrientes de aire presentan su mayor intensidad durante los meses de noviembre a enero.

Los vientos poseen un papel importante en la dinámica del bosque debido a que son causantes de la caída y quebradura de árboles y ramas que abren en mayor o menor grado el dosel creando condiciones más favorables para el crecimiento de la regeneración.

3.1.3 DESCRIPCION GENERAL DE GEOLOGIA Y SUELOS.

3.1.3.1 GEOLOGIA

El material basal es de origen marino, conformado de sedimentos de; terciario, con posteriores deposiciones volcánicas y plutónicas intercaladas (Weyl, 1957)

La época del geosinclinal transcurrió desde el eoceno superior hasta el mioceno inferior. Del vulcanismo del terciario se originaron principalmente basaltos y andesita (Weyl, 1957).

La orogénesis que porbablemente transcurrió en la época de transición del mioceno inferior al superior, fue causa de un plegamiento de relativamente poca intensidad. A este plegamiento siguió un plutonismo muy fuerte que originó magmas básicas y ácidas. Las rocas intrusivas de esta época componen el cimientto del núcleo entero de la cordillera (Weyl, 1957).

A consecuencia de movientos corticales se retiró el mar, y se depositaron sedimentos clásticos de considerable espesor, durante el mioceno medio y superior.

Plegamientos más recientes provocaron provablemente otro levantamiento en la cordillera, la cual al principio del plioceno estaba ya denudada hasta el nivel de la intrusión.

En el plioceno superior se llevó a cabo la última fase evolutiva, la cordillera se levantó a lo largo de las fallas y encorvaduras de amplia extensión y alcanzó la altitud actual (Weyl, 1957).

En tiempos mas recientes la zona ha sido influenciada por el vulcanismo activo de la Cordillera Central el cual ha intervenido en la geología y formación de suelos, específicamente por la deposición de cenizas en le suelo superior (Knoblich *et al*, 1976).

3.1.3.2 SUELOS

Los suelos en bosques montanos se caracterizan por ser pobres en nutrimentos especialmente de fósforo y nitrógeno (Grubb, 1976).

En general los suelos contienen grandes cantidades de humus en el horizonte A aumentando con la altitud, lo cual se evidencia por la existencia de halofanos (Foelster y Christen, 1977).

Los suelos presentan un pH bajo, existiéndo una tendencia a aumentar la acidez con la altitud debido a una mayor saturación de aguas del suelo y a una mayor actividad de ácidos orgánicos (Foelster y Christen, 1977 citado por Blaser, 1987).

En cuanto al contenido de bioelementos este es extremadamente bajo y la relación C:N indica una lenta descomposición del humus debida a las bajas temperaturas y acides baja que no permite el desarrollo de la microfauna, factor necesario para llevar a cabo el proceso de descomposición de la materia orgánica.

Los suelos predominantes en la zona de investigación pertenecen al Orden Inceptisoles, los cuales se caracterizan por tener un horizonte ombrico, mólico o edpipedón plágico o un horizonte Cámbico. Pertenecen al suborden Andepts, suelos formados por la descomposición de cenizas volcánicas provenientes de la época del vulcanismo activo de la Cordillera Central.

Existen dos tipos de suelo los pertenecientes al Gran Grupo de los Placandept y son designados como Typic Placandept, los cuales se originan de cenizas volcánicas y presentan una deposición delgada de hierro debajo del horizonte A.

El suelo asociado pertenece al Gran Grupo Dystrandept y se designa com Typic Dystrandept. Estos también son derivados de cenizas volcánicas, no presentan el horizonte pláquico y la saturación de bases es mayor del 50%.

Una propiedad física muy favorable de estos suelos es que poseen un buen drenaje, lo cual se presenta especialmente en el Dystrandept.

3.1.4 VEGETACION

El bosque existente en el área de investigación pertenece según el sistema de clasificación de Holdridge a la zonas de Vida "bosque muy húmedo montano tropical" Se caracteriza por ser un bosque siempre verde, con una composición florística menos compleja que la existente en los pisos altitudinales inferiores. La composición florística en este tipo de bosque esta dominada por especies del género *Quercus*. Las especies mas representadas del genero son: *Q. costaricensis* y *Q. copeyensis*.

Otras especies que se encuentran en el piso intermedio de este tipo de bosque son: *Weimmannia pinnata*, *Rapanea pittieri*, *Cornus disciflora*, *Magnolia poasana*, *Ocotea sp.*, *Nectandra spp.*, *Vaccinium consaguineum*, *Clusia sp.*,

Drymis weinterii, *Zanthoxylum* sp, y otras, las cuales se encuentran en el estrato intermedio y representan el 11.8% del área basal total por hectárea (Orozco, 1990).

Cuadro 1: Porcentajes del Número de árboles (N), área basal (G) y volumem a partir de 10 cm de DAP, PARA *Q. copeyensis*.

DAP Clases(cm)	BOSQUE DE ROBLE SOBRE DYSTRANDEPT		
	N	G	V
10-19.9	49.7	6.8	3.9
20-29.9	20.8	8.1	5.9
30-39.9	8.9	7.0	5.7
40-49.9	4.9	6.7	5.6
50-59.9	2.7	5.4	5.0
60-69.9	2.6	7.3	7.6
70-79.9	2.9	10.8	11.8
80-89.9	2.8	13.3	13.9
90-99.9	1.9	11.4	13.0
100-109.9	1.5	11.2	13.0
>110	1.3	12.0	14.6
Total	100	100	100
abs.(Ha)	455.0	52.0	713

Fuente: Blaser, 1987.

El bambú del género *Chusquea* domina el estrato inferior, con una altura total menor a los 10 m (Blaser, 1987), presentando un aspecto más vigoroso en las áreas de apertura pero también esta presente bajo el dosel del bosque. Blaser reporta alturas de 6.8 a 8.5 para las especies de *Chusquea spp* estudiadas por él. En el área de la Cordillera de Talamanca se han identificado 12 especies de *Chusquea spp.*, de las cuales se encuentran en la zona de estudio: *Chusquea talamancensis* en las aperturas 1, 2 y 5 y *Chusquea tomentosa* en los claros 3 y 4 (Widmer, 1990).

Existe gran cantidad de musgo tanto en le suelo como en los fustes, así como una gran variedad de epífitas (Araliaceas Bromeliaceas, Guttiferae, Orchidaceae, y otras) debido a la alta humedad atmosférica. La existencia de epífitas cubriendo las ramas aumenta el peso de las copas debido a la acumulación de agua en las ellas. Esta situación sumado al efecto de una menor estabilidad de los árboles cuando el suelo se encuentra saturado de agua, produce con frecuencia la caída de árboles o parte de ellos (ramas), lo cual favorece el establecimiento de la regeneración.

3.2 METODOLOGIA

El investigación realizada comprende dos ensayos diferentes:

- a) Estimación de la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* en función de la cobertura (dosel, borde de apertura, apertura pequeña, apertura grande).
- b) Estudio del crecimiento y la supervivencia de plántulas bajo diferentes condiciones de luz (dosel-apertura), con y sin la presencia *Chusquea spp.*

Para el caso de esta tesis fue considerada como plántula los individuos de *Q. copeyensis* con una altura de 0-50 cm.

3.2.1 PRIMERA INVESTIGACION: ESTIMACION DE LA DENSIDAD DE PLANTULAS EN FUNCION DE LA COBERTURA.

3.2.1.1 DISEÑO EXPERIMENTAL.

Con el objetivo de cuantificar la densidad de plántulas en aperturas y bajo dosel, se utilizaron parcelas de una hectárea ya establecidas para el "Estudio de la influencia de las pendientes sobre la dinámica de los robledales" (Berner, en publicación). Dicha investigación esta basada sobre un diseño experimental que permite estudiar los niveles altitudinales, las pendientes, los aspectos y los tipos de suelos. Para este efecto se muestreó un área total de 21 hectáreas, dividida en parcelas de una hectárea y sus respectivas repeticiones. Los "tratamientos" corespondían a pendientes fuertes, intermedias, planicias y controles en una y otra orientación de pendiente en cada tipo de suelo". Cada parcela esta subdividida en unidades de muestreo de 20 x 25 metros, por un total de 20 subparcelas por hectárea. A partir de esta red ya establecida de subparcelas se diseñó el ensayo para la recolección de datos sobre la densidad de plántulas (Fig. 3).

En cada subparcela se ubicaron tres unidades de muestreo de un metro cuadrado sobre una línea central paralela a los lados largos de la misma. Para establecer esta línea se conocía el rumbo de establecimiento de las 20 subparcelas de cada hectárea.

Las unidades de muestreo se colocaron de la siguiente manera: uno a los 5 metros a partir del lindero de la subparcela, otro a los 12.5 metros y el último a 20 metros sobre la línea (Fig. 3).

En cada unidad se contó el número de individuos presentes de *Q. copeyensis* (roble) Se registro el número de individuos con altura entre 0-50 cm, valor que se supone corresponde al último cohorte de 1988.

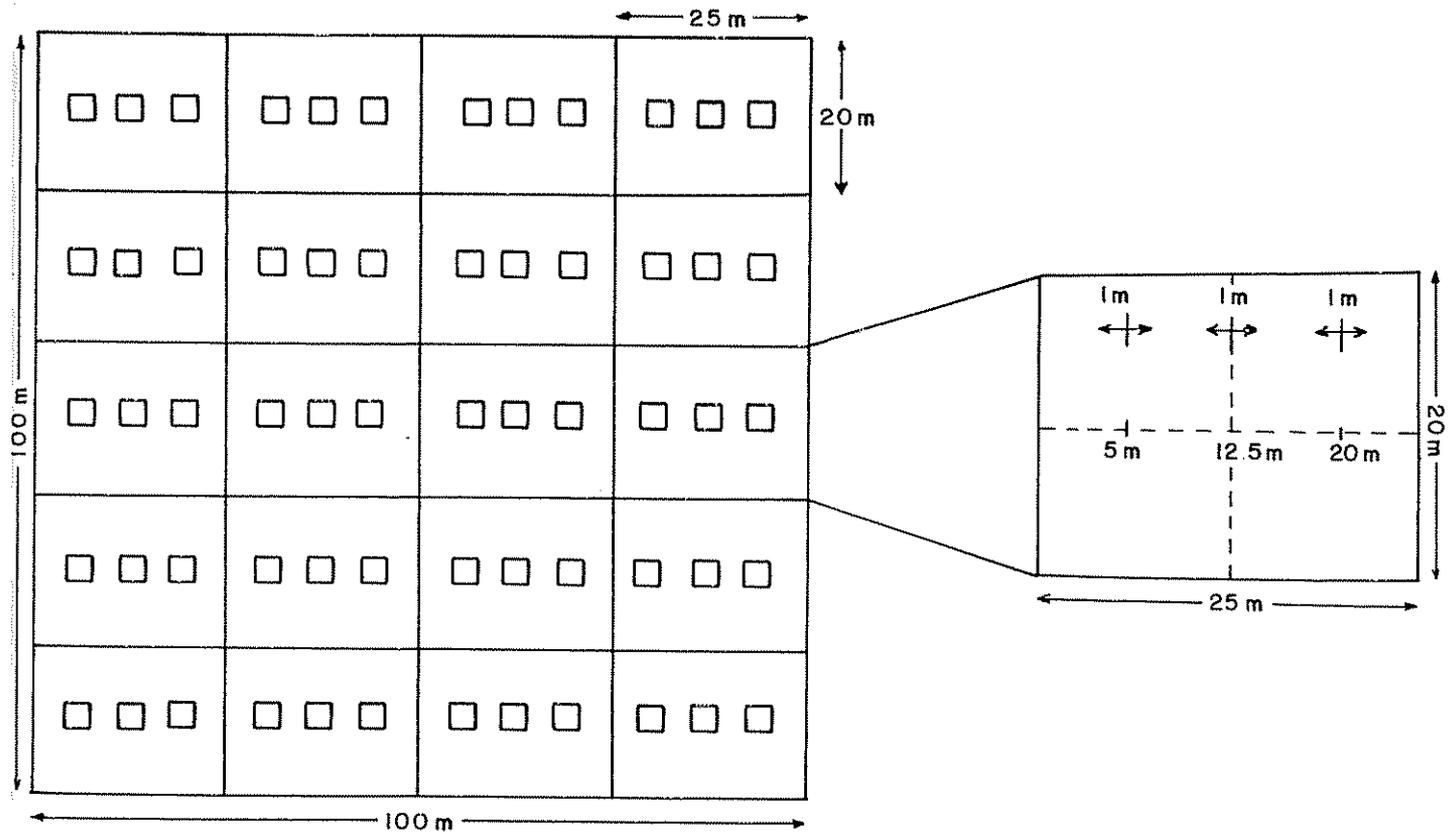


Figura 3 Ubicación de los puntos de muestreo para el estudio de densidad

3.2.1.2 DETERMINACION DE LA COBERTURA.

Con el propósito de clasificar cada punto de acuerdo a la cobertura (apertura o dosel) se utilizaron mapas elaborados en computadora que resultaron de la información obtenida en el estudio "Aperturas en un Robledal de Costa Rica" (Berner, 1989 y Berner en publicación). Cada una de las 21 hectáreas cuenta con un mapa con información de la cobertura clasificada en cuatro categorías de acuerdo a la altura de los árboles en cada punto.

Para efectos de este ensayo se consideraron las categorías (1-2-3-4) como áreas bajo dosel y los pixels con valor cero como sitios de apertura. Para obtener la información de interés se procedió a marcar en cada una de las 20 subparcelas de las diferentes hectáreas los unidades correspondientes a los sitios de muestreo de plántulas (5m; 12.5m y 20m). Se verificó si el valor correspondía a dosel o apertura. Se determinó el número de pixels con valor "0" (apertura) adyacentes a cada punto muestreado. En el caso que el valor marcado fuera "0", se contó el número total de ceros de la apertura (Fig. 4). Para el conteo, los ceros en diagonal no fueron considerados para evitar introducir una fuente de error, ya que la distancia en diagonal de un pixel a otro es mayor que entre pixel adyacentes lo cual hubiese hecho que se sobrestimara el área de la apertura.

A partir de los datos que se recolectaron en el campo y con la información de los mapas de aperturas existentes para cada parcela muestreada, fue posible determinar cuatro grupos de aperturas. (a) Conteniendo la información proveniente de dosel cerrado (todos los puntos de muestreo cuyo valor fuera diferente de cero y no tuviera ceros adyacentes). (b) Con los datos de los puntos de muestreo ubicados en borde de apertura (los puntos diferentes de cero que presentan únicamente un cero como vecino). (c) Comprendiendo los sitios de apertura pequeña (las aperturas de 1 a 8 ceros) con un área entre 6.25 y 50 metros cuadrados y (d) con la información de aperturas grandes (aperturas de 9 y más ceros) que corresponde a un área de 56.25 metros cuadrados y más.

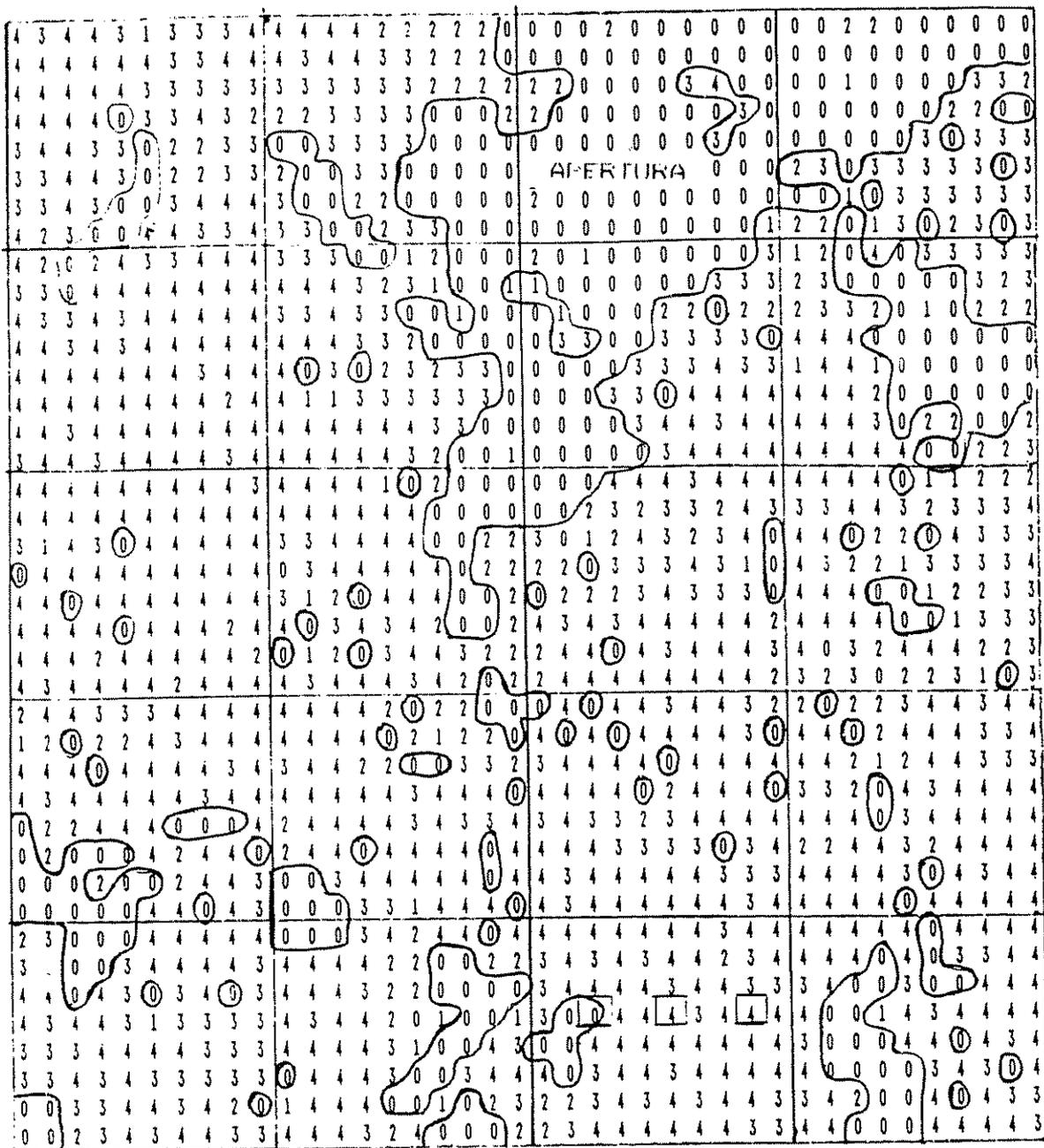


Figura 4: Mapa computarizado de cobertura para la parcela Marco 1, ubicación de los puntos de muestreo en una de las subparcelas de 20x25 m y localización de la apertura I del estudio de supervivencia y crecimiento. Los valores 1-2-3-4 corresponden a grados de cobertura, considerados como dosel para efectos del estudio y el valor 0 corresponde a las aperturas.

Fuente : Estudio "aperturas en un robledal de Costa Rica" (Berner, 1989).

Con esta información se estimó el número de individuos de *Q. copeyensis* en apertura y bajo dosel, se aplicó un análisis de varianza para determinar diferencias entre los cuatro conjuntos de datos y se realizó un análisis de correlación entre el área de apertura y la densidad. Para realizar este último análisis se clasificaron las aperturas en ocho clases de acuerdo al área de las mismas. Las clases utilizadas fueron las siguientes:

CLASE	No. PIXELS	AREA
Clase 1	1	6.25 m ² .
Clase 2	2	12.25 m ²
Clase 3	3-4	18.75-25m ²
Clase 4	5-8	31.25-50m ²
Clase 5	9-12	56.25-75m ²
Clase 6	13-16	81.25-100m ²
Clase 7	15-24	106.26-150m ²
Clase 8	>25	>=156.25m ²

3.2.2 SEGUNDA INVESTIGACION: ESTUDIO DE SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE *Q. copeyensis* EN APERTURAS Y BAJO DOSEL.

3.2.2.1 SELECCION DE SITIOS EXPERIMENTALES.

Para seleccionar los sitios experimentales se buscaron aperturas naturales (según la definición ya expuesta anteriormente), de formación reciente (2 o 3 años), con topografía plana, con regeneración de roble proveniente de la semillación de 1989 y con *Chusquea spp* bien establecido.

Para llevar a cabo el ensayo fueron seleccionadas en total cinco aperturas de superficie suficientemente grande y cinco áreas bajo dosel adyacentes a las mismas.

3.2.2.2 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA EL ENSAYO DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA.

En cada apertura seleccionada y en el rodal vecino en Noviembre de 1989, fue cortado con una "tijera" podadora el bambú (*Chusquea spp*), en una sección correspondiente a la mitad de la superficie del claro. Las raíces de las sepas permanecieron en el sitio. La otra parte del área del experimento, se dejó intacta. De esta manera se obtuvo en cada bloque cuatro tratamientos: (a) apertura sin bambú, (b) apertura con bambú, (c) dosel sin bambú y (d) dosel con bambú.

De acuerdo a la anterior distribución de tratamientos el diseño utilizado se definió como un diseño de bloques completos, con parcelas divididas y con una estructura de tratamientos factorial, con dos factores y dos niveles por factor, con un total de cuatro tratamientos. Las áreas de apertura y dosel fueron las parcelas mayores, las áreas donde fue dejado o eliminado el bambú correspondieron a las parcelas menores.

Los factores utilizados fueron:

- COBERTURA (factor 1)
- CHUSQUEA (factor 2)

con dos niveles por factor:

- apertura (nivel 1 del factor 1)
- dosel (nivel 2 del factor 1)
- Sin chusquea (nivel 1 del factor 2)
- Con chusquea (nivel 2 del factor 2)

Los tratamientos con los cuales se trabajo fueron los siguientes:

			COBERTURA	
			Sin	Con
Sin	apert. sin chusquea	dosel sin chusquea		
CHUSQUEA				
Con	apert. con chusquea	dosel con chusquea		

El modelo utilizado explica los diferentes efectos presentes en el ensayo y permitió tener un número suficiente de repeticiones para asegurar la representatividad estadística. La utilización de parcelas divididas facilitó la instalación de los tratamientos en el campo y la distribución factorial hizo posible estudiar los efectos de los dos factores combinados.

MODELO: $Y_{ijk} = u + B_k + V_i + M_j + (V \times M)_{ij} + E_{ijk}$

B_k = efecto de bloque

V_i = efecto de cobertura

M_j = efecto de manejo de chusquea

E_{ijk} = Error

El diseño esta conformado por cinco bloques, con un número variable de parcelas por tratamiento dependiendo de la cantidad y distribución de las plántulas en cada uno de los ellos.

Cada tratamiento consta de un número constante de plántulas (200), lo que corresponde a 800 por bloque y un total de 4000 plántulas para el estudio.

Las subparcelas utilizadas para el estudio de plántulas fueron de forma circular con diámetros de un metro en caso de estar ubicadas en áreas con altas densidades de plántulas o de dos metros, si por el contrario, la densidad era baja.

La ubicación de las subparcelas se realizó al azar, por medio del levantamiento en el campo de un eje de coordenadas en cada tratamiento y sorteando los puntos correspondientes a los centros de parcela.

En el caso de las aperturas fue necesario considerar la orientación de las mismas con respecto a la trayectoria solar debido al efecto que provoca sobre la entrada de luz en el claro. A saber por la mañana la luz entra de este a oeste incidiendo directamente sobre la parte oeste del claro, resultando afectada la sección este por la sombra que produce el dosel. Por la tarde debido al aumento de la nubosidad disminuye la cantidad y cambia la calidad de luz disponible, existiendo por lo tanto un área de la apertura que siempre se ve afectada por tener condiciones de luz diferentes.

Para minimizar esta fuente de error, el área se dividió de este a oeste, asegurando con ello que la luz afectara de igual modo las secciones en donde fueron instalados los tratamientos.

Para la ubicación de los tratamientos bajo dosel se colocaron en una zona adyacente del claro siguiendo la dirección de la línea divisoria aplicada en éstos.

3.2.2.3 ESTABLECIMIENTO DEL ENSAYO DE CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA.

Los 200 arbolitos de cada tratamiento se marcaron permanentemente mediante un alambre de cobre con una placa metálica con un código numérico indicando el número de apertura, tratamiento y el número de brinjal. Las placas fueron colocadas alrededor del tallo con cuidado de no ajustar demasiado el alambre para evitar daños.

Ejemplo de la placa utilizada:

01	1	001
No. apert.	No. trat.	No. plant.

Se tuvo precaución de marcar solo arbolitos procedentes de semillas producidas en 1989, ya que en algunos tratamientos se encontraron individuos con características morfológicas que denotaban sus mayores edades. Estos individuos eran parte de la supervivencia de fructificaciones anteriores por lo cual no debían ser incluidos en el estudio.

A cada uno de las plántulas marcadas se les midió la altura total, desde la base al ápice utilizando una regla graduada al milímetro y se verificó su estado fisiológico (vivo o muerto).

Las plántulas fueron evaluadas (cada 3 meses) para registrar la aparición de hojas nuevas, así como para realizar la medición de la altura y controlar el estado general del ensayo.

Las mediciones se realizaron de la siguiente manera:

<u>MEDICION</u>	<u>FECHA</u>	<u>EPOCA SECA</u>
Primera	nov-inicio dic 1989	inicio
Segunda	finales febrero 1990	mediados
		<u>EPOCA LLUVIOSA</u>
Tercera	finales mayo 1990	inicio
Cuarta	finales julio 1990	mediados

Para determinar la causa de muerte de la plántula se consideró el estado físico de la plántula (marchitez de las hojas, tallo y raíces), las condiciones del sitio (humedad, presencia de ramas caídas pertenecientes a árboles de estratos superiores, densidad de plántulas), así como similitud en el tipo de daño. Con estos elementos se evaluó la causa de muerte de cada plántula y se clasificó bajo cinco categorías: (A) corte terminal del tallo (saltamontes), (Q) quebradura del tallo, (C) corte al cuello de la raíz (*Terobrachus asperatus*), (H) muerte por patógenos (damping off) y (D) causa de muerte desconocida (Cuadro 8).

4 RESULTADOS Y DISCUSION.

4.1 ESTIMACION DE LA DENSIDAD DE PLANTULAS.

Del análisis de varianza aplicado para todos los datos de densidad, se determinó que el efecto de cobertura es altamente significativo ($p=0.0004$). Esto indica que la densidad de plántulas en el primer año después de la germinación es consistentemente mayor bajo dosel que en aperturas (Cuadro 2).

Cuadro 2: Análisis de varianza para la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* bajo cuatro coberturas.

FUENTE	GL	SC	CM	F
COBERTURA	3	9277.27	3092.42	6.05***
ERROR	1125	575400.40	511.46	
TOTAL	1128	584677.40		

De este análisis se obtuvo el promedio de densidad de 12.38 plántulas por metro cuadrado bajo cobertura lo que corresponde a 123800 por hectárea.

Además se realizó una prueba de comparación múltiple para las medias por tratamiento (Tukey), considerando como tratamiento cada una de los sitios muestreados (dosel, borde de apertura, apertura pequeña y grande). Esta prueba encontró diferencias significativas entre los promedios de densidad de los tratamientos de dosel y apertura grande, así como entre los promedios de los tratamientos de borde y apertura grande (Cuadro 3). Entre los tratamientos de apertura grande y pequeña no se detectó diferencia, y tampoco entre el dosel y borde de apertura.

Los promedios por tratamiento fueron de: 14.8 plántulas por metro cuadrado (148000/Ha) bajo dosel y de 7.32 plántulas por metro cuadrado (73200/Ha) en apertura grande (Cuadro 3). En los bordes de aperturas la densidad fue de 130200 plántulas por hectárea y en aperturas pequeñas de 104800 por hectárea (Fig. 5).

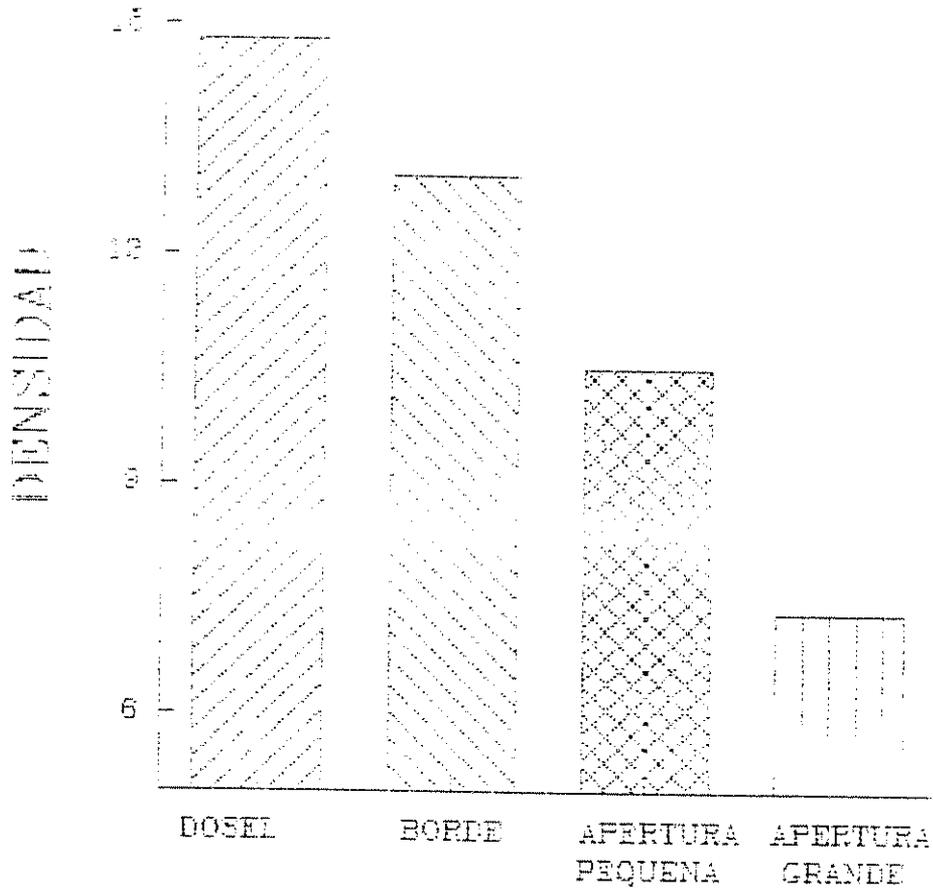


Figura 5: Densidad promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* bajo cuatro coberturas diferentes.

Cuadro 3: Densidad promedio de plántulas de *Q. copeyensis* por hectárea bajo cuatro coberturas diferentes

COBERTURA	N	DENSIDAD		DESVIACION ESTANDAR
DOSEL	525	148000	a	24.79
BORDE	217	130200	a b	21.67
APERT. PEQUEÑA	172	104900	a b c	22.49
APERT. GRANDE	215	73200	c	17.48

Con los datos obtenidos en los sitios de muestreo de borde, aperturas pequeña y grande, se aplicó un análisis de correlación con el propósito de verificar si existía interdependencia entre el área de la apertura y la densidad de las plántulas de *Quercus copeyensis*.

Sin embargo como se observa en el diagrama de dispersión de los datos (Fig. 6), se determinó que no hay relación lineal entre las dos variables. El valor de R obtenido fue de $R = -0.06$ con $p = 0.36$.

El efecto de la cobertura sobre la densidad de plántulas fue corroborado por medio del análisis de varianza el cual fue altamente significativo ($p = 0.0004$). Esta situación puede explicarse considerando que la dispersión de semillas de los *Quercus* se realiza por gravedad, por lo tanto entre más árboles estén presentes en un sitio (mayor cobertura) mayor será la producción de semillas y el establecimiento inicial de plántulas.

La prueba de comparaciones múltiples confirma que la densidad de plántulas aumenta con el grado de cobertura de roble existente en el sitio, ya que existe diferencias significativas entre los promedios de densidad de plántulas bajo dosel y en bordes con la densidad de plántulas en aperturas grandes. Esto ocurre a causa a que la dispersión por gravedad no es homogénea existiendo una limitada distribución de semillas en las áreas centrales de la apertura, las cuales por lo general quedan con un menor

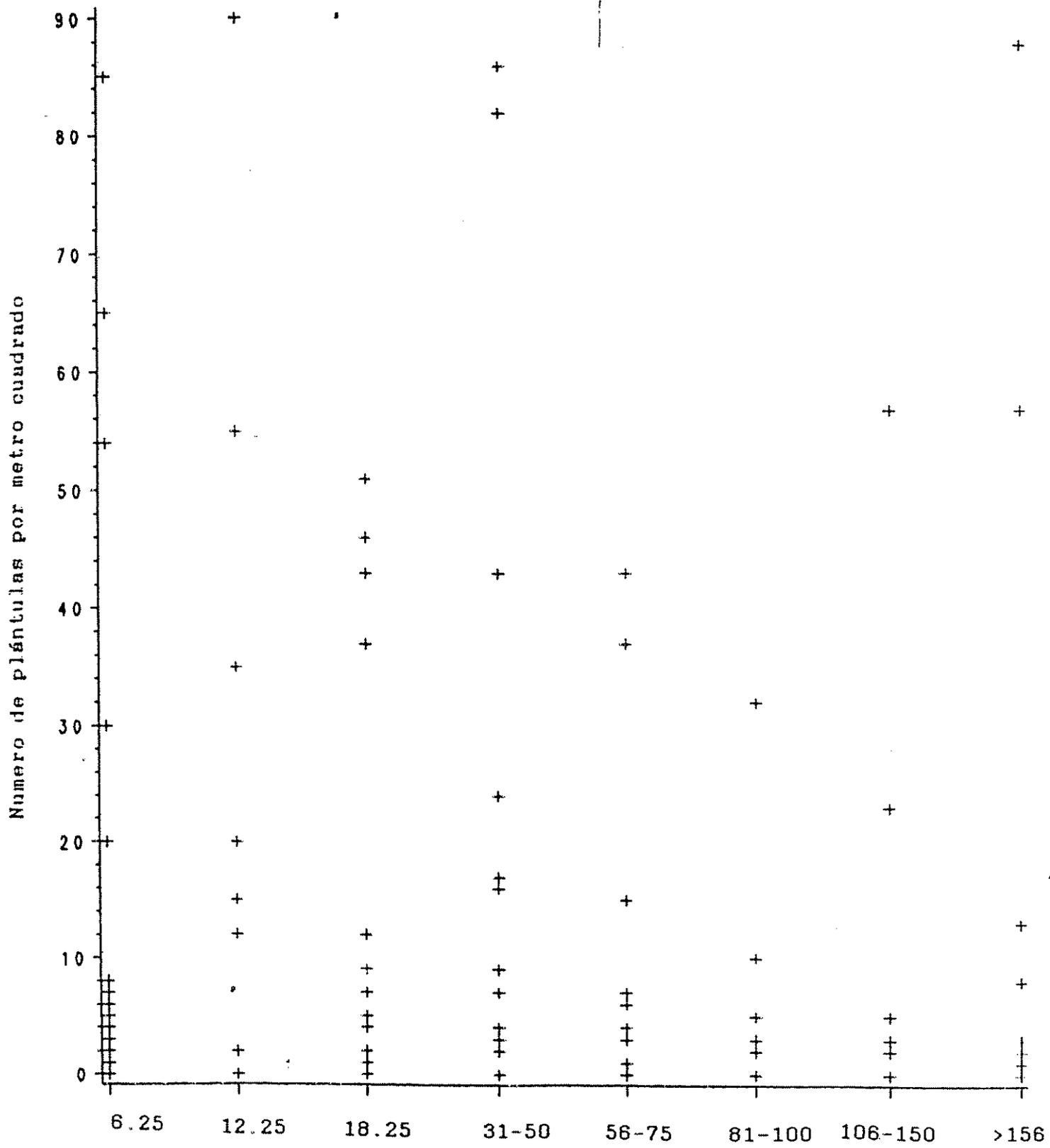


Figura 6: Diagrama de dispersión de la densidad de plántulas de *Q. copeyensis* por clase de área.

número de plántulas. Los únicos arbolitos que se encuentran en la región central del claro deben su existencia a situaciones del azar (rodamiento a causa de pendientes, acarreo de semillas por animales o por agua, etc), con respecto a lo anterior es posible que algunas especies de fauna silvestre (ardillas, roedores) tengan algún papel en el proceso de diseminación de semillas, sin embargo hasta el momento no se han realizado investigaciones en el sitio que proporcionen datos que lo demuestren.

Por otra parte el no haber obtenido significancia estadística para la correlación entre el área de aperturas y la densidad de plántulas permite formular dos posiciones: (a) podría existir algunas limitaciones en la metodología utilizada para determinar la cobertura en cada punto de muestreo, que no permitió evaluar con mayor exactitud si realmente existe una relación entre ambos factores (área de apertura y densidad); (b) los resultados permiten deducir que la matriz de aperturas existente en este bosque presenta suficientes aperturas pequeñas para asegurar un adecuado establecimiento de plántulas en toda el área, salvo en aquellas zonas que presenten condiciones de sitio muy particulares tales como exceso de humedad, que influyen negativamente el desarrollo normal del proceso de germinación y el establecimiento de las plántulas.

Esta tendencia de disminución en el número de plántulas con el aumento del área del claro, evidenciada en la diferencia relativa en el suministro de semillas en las zonas centrales de aperturas grandes, permite sugerir para efectos de manejo, que no es conveniente la aplicación de una tala rasa, sino que debe considerarse la necesidad de dejar un número suficiente de árboles semilleros para evitar que las áreas aprovechadas presenten problemas para regenerarse "homogéneamente" en forma natural. Debe destacarse sin embargo que la diferencia en el número de plántulas es como ya se mencionó de carácter relativo, ya que una densidad de 73000 plántulas por hectárea es suficiente para producir una cosecha final satisfactoria (100 árboles/Ha como un estimado). Lo anterior se puede confirmar si consideramos los datos que se reportan en otros estudios efectuados en los robledales de Villa Mills (Blaser, 1987) para otras categorías de la población de *Q. copeyensis* (Fig. 7).

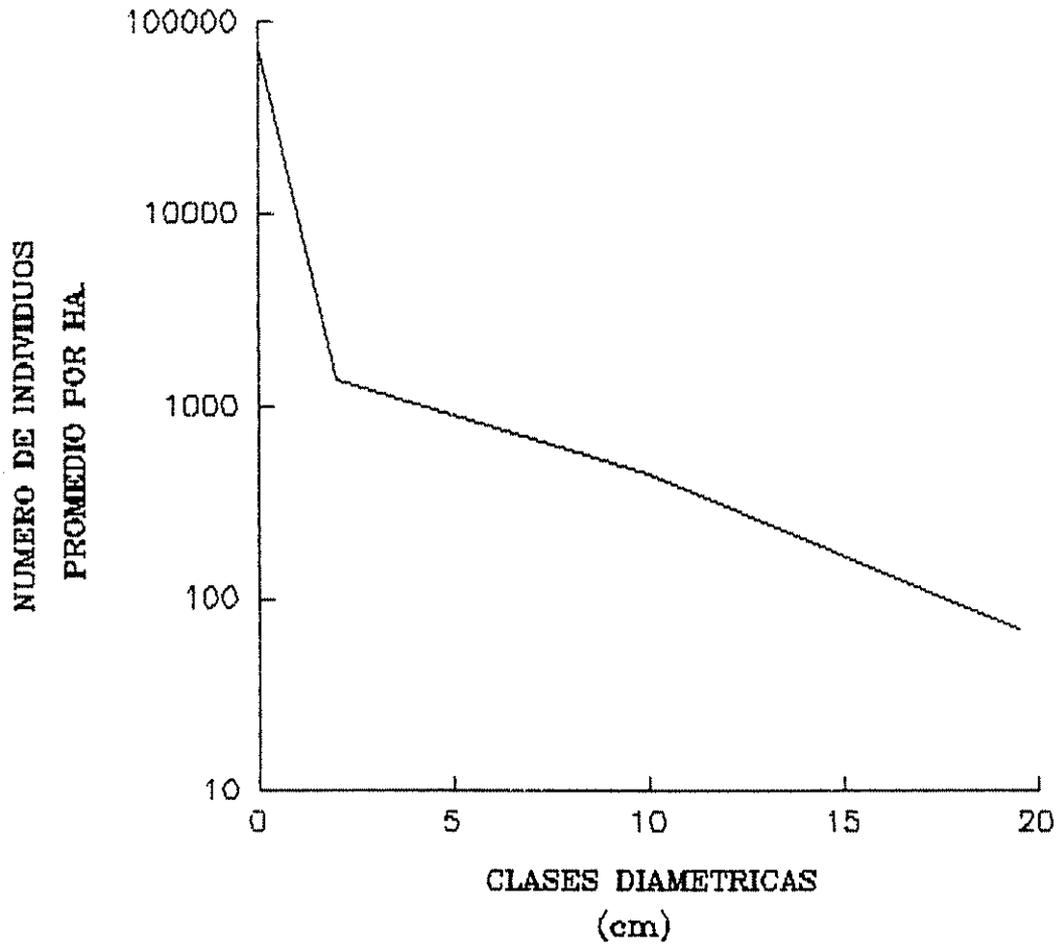


Figura 7: Distribución del número de individuos de *Quercus copeyensis* según clase diamétrica.

4.2 SUPERVIVENCIA DE PLANTULAS DE *Q. copeyensis*.

Se realizó un análisis de varianza con los datos de supervivencia para cada una de las fechas de los conteos con el propósito de verificar si existían diferencias entre los tratamientos (Cuadro 4). La población inicial registrada en el primer conteo fue considerada como punto de partida. Tal como se describió en la sección 3.2.2.2, se evaluó el efecto sobre la supervivencia de los factores *Chusquea spp* y cobertura. Ambos factores influyen en la entrada de luz y en la competencia de nutrientes a nivel radicular.

Sin embargo como se observa en el Cuadro 4 no se encontraron diferencias significativas para el factor cobertura ni para el factor bambú en ninguno de los tres conteos, lo que demuestra que la supervivencia de las plántulas no fue afectada significativamente durante el estudio por ninguno de estos dos factores. La mayor influencia sobre la supervivencia la tuvieron la densidad de plántulas, el ataque de patógenos y plagas.

Es importante hacer notar que la interacción (bloque por cobertura) fue altamente significativa en el conteo realizado a los 6 meses y significativo en los conteos efectuados a los 9 y 12 meses. Esta interacción puede interpretarse en función de variaciones en el tipo de cobertura debidas a la presencia de dos diferentes especies de bambú en el área de estudio, lo cual ya fue mencionado en la sección de materiales y métodos. Esta situación

Cuadro 4: Análisis de varianza de la supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* para los factores cobertura y bambú.

Fuente	Supervivencia						
	6 meses			9 meses		12 meses	
	GL	CM	F	CM	F	CM	F
Bloque	4	0.0012	3.06	0.0149	1.63	0.0154	1.32
Cob	1	0.0004	1.02	0.0082	0.90	0.0135	1.23
Bloque*Cob	4	0.0035	8.73***	0.0337	3.68**	0.0407	3.70**
Bambú	1	0.0012	3.23	0.0032	0.36	0.0005	0.05
Bambú*Cob	1	0.0011	2.84	0.0000	0.00	0.0013	0.12
Error	8	0.0004		0.0092		0.0110	
TOTAL	19						

pudo haber producido ciertas diferencias en la cantidad de luz que recibían las plántulas, lo cual fue detectado por el análisis de varianza. Sin embargo la tendencia a la disminución de la significancia de esta interacción a través del tiempo, indica que esta interacción pierde importancia al aumentar la edad de las plántulas.

En forma general el comportamiento de la supervivencia durante todo el período de estudio se caracterizó por una disminución periódica en las porcentajes de supervivencia, como se observa en el Cuadro 5 y la Fig. 8.

Cuadro 5: Supervivencia de plántulas de *Q. copeyensis* por conteo

	CONTEO			
	NOV-DIC 1890	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
No. INDIVIDUOS OBSERVADOS	4000	4000	4000	4000
No. INDIVIDUOS VIVOS	4000	3760	3400	3228
TASA DE SUPERVIVENCIA	1	0.94	0.85	0.81

Es importante destacar que los datos de supervivencia obtenidos en los diferentes conteos son bastante altos, registrándose en el último conteo 81% de supervivencia. Durante el período del estudio no se detectó ningún indicio de haber llegado a una fase de mortalidad severa que pudiese reducir dramáticamente el número de plántulas existentes en ese momento.

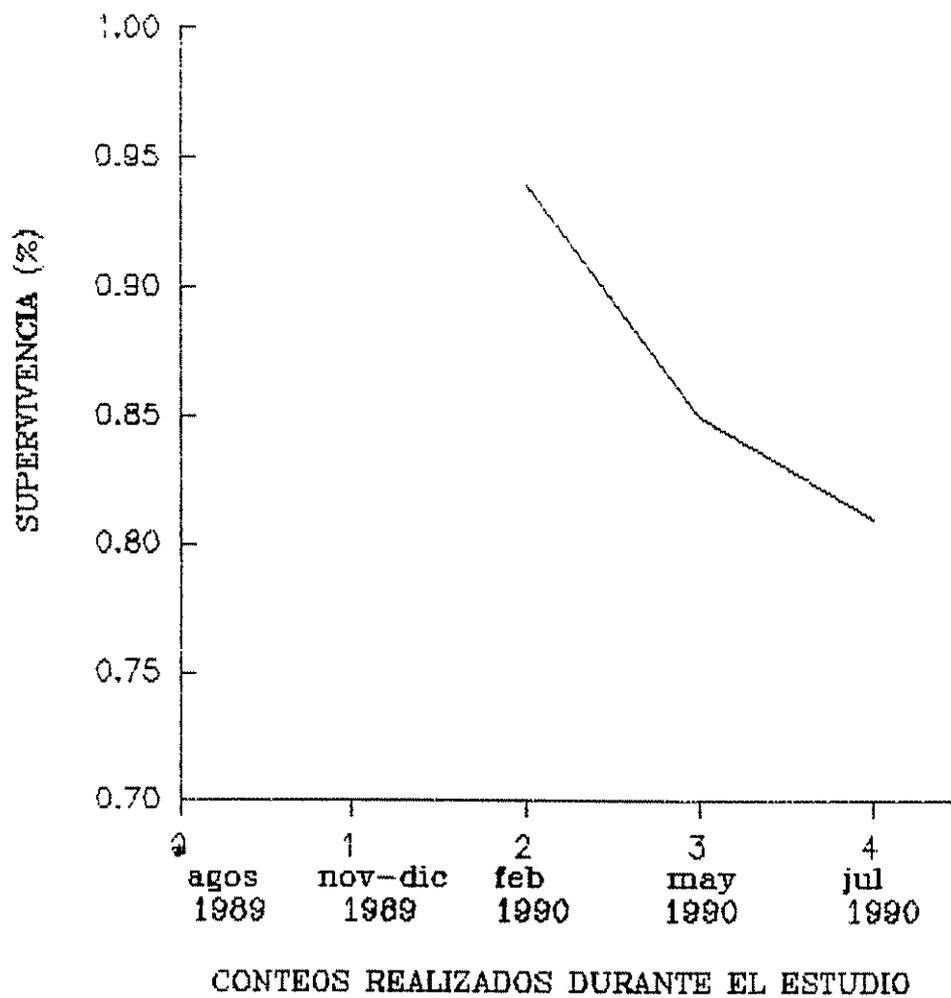


Figura 8: Supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* durante un año después de la germinación.

* Inicio de la germinación.

Se presentó una disminución de la supervivencia en general para todos los tratamientos en las diferentes repeticiones. Sin embargo cabe mencionar que el bloque 5 presentó una fuerte disminución de la supervivencia en el tratamiento de dosel sin bambú a partir del tercer conteo, dicha disminución en la supervivencia fue causada por el ataque de *Terobrachus asperatus* Bates.

En el Cuadro 6 se pueden apreciar los promedios de supervivencia de plántulas de *Q. copeyensis* en aperturas y bajo dosel.

Cuadro 6: Supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* por conteo en aperturas y bajo dosel, con y sin presencia de bambú

	MEDICION			
	<u>EPOCA SECA</u>		<u>EPOCA LLUVIOSA</u>	
	NOV-DIC 1989	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
APERTURA	1	0.95	0.87	0.84
DOSEL	1	0.94	0.83	0.78
SIN BAMBU	1	0.95	0.84	0.80
CON BAMBU	1	0.94	0.87	0.81

Cabe destacar que las curvas de supervivencia presentaron valores un poco más altos en las áreas de aperturas que bajo dosel (Fig. 9).

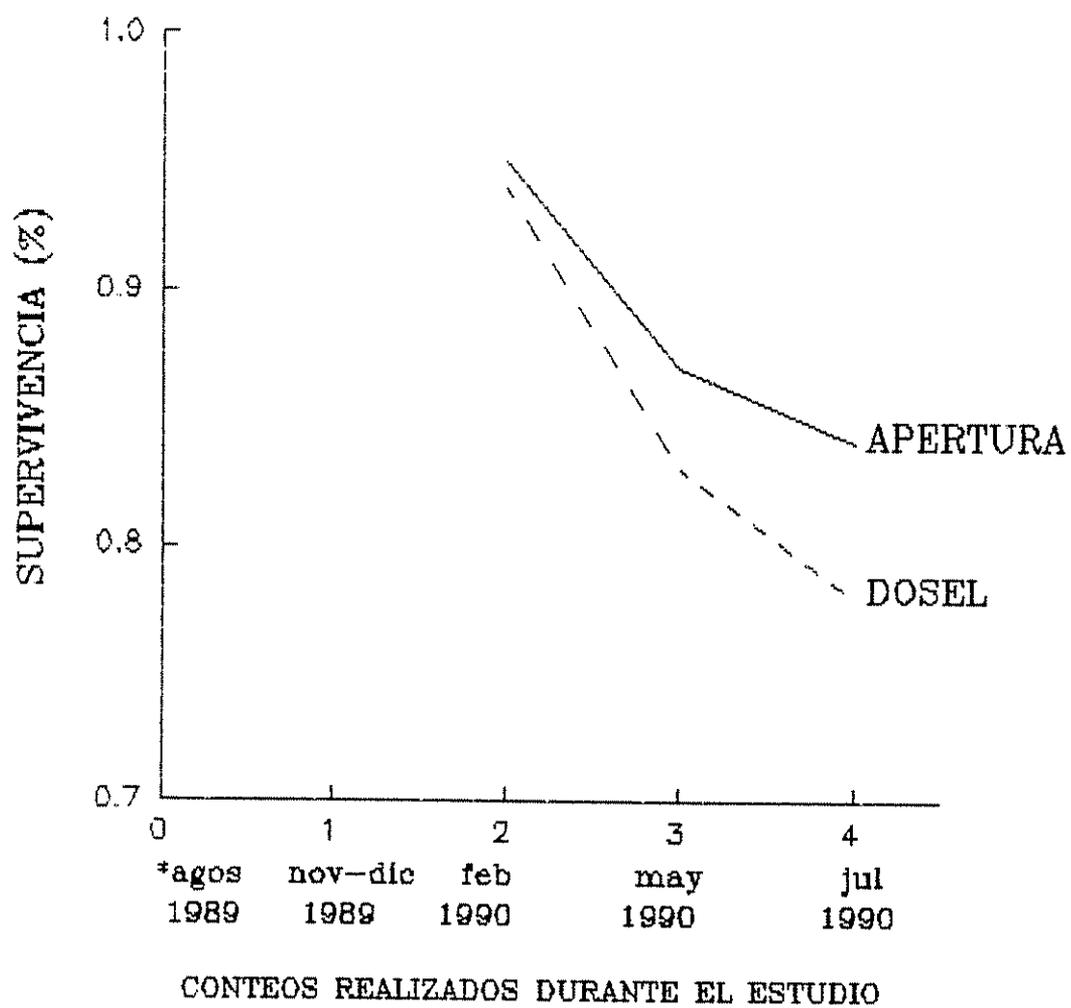


Figura 9: Supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* bajo dosel y en aperturas.

* Inicio de la germinación.

Los datos obtenidos del análisis de varianza para el efecto de la *Chusquea spp* mostraron un comportamiento similar al anterior existiendo una gran semejanza entre los promedios de supervivencia en los sitios con y sin bambú en cada uno de los conteos, no logrando encontrar diferencias significativas a un nivel del 5%. Los datos de supervivencia con y sin bambú se presentan en el cuadro 6 y (Fig. 10).

En cuanto al efecto del bambú se presenta una situación interesante. En la medición realizada en febrero (mediados de la estación seca), el promedio de supervivencia era semejante en los tratamientos sin bambú y con bambú (0.95% y 0.94%). Los tratamientos sin bambú en los siguientes tres meses (conteo de mayo inicio de la época lluviosa) sufrieron una disminución en el porcentaje de supervivencia mayor que los tratamientos donde *Chusquea spp* permaneció (0.84% y 0.87% respectivamente). Esta diferencia corresponde a una disminución de la supervivencia de 0.11% en los tratamientos donde la *Chusquea spp* fue eliminada y de 0.07% en las áreas donde permaneció. Esta diferencia desapareció casi por completo durante los tres meses posteriores (de mayo a julio), obteniéndose porcentajes de supervivencia similares en los tratamientos con y sin bambú en el conteo de julio 1990 (mediados de época lluviosa) 0.81 y 0.80 respectivamente. Ver (Fig. 10).

Lo anterior permite pensar que el bambú posee alguna función protectora cuya importancia es más relevante durante la época seca y especialmente en los sitios de apertura, donde la incidencia directa de los rayos del sol causan un aumento en la mortalidad de las plántulas de *Quercus copeyensis*.

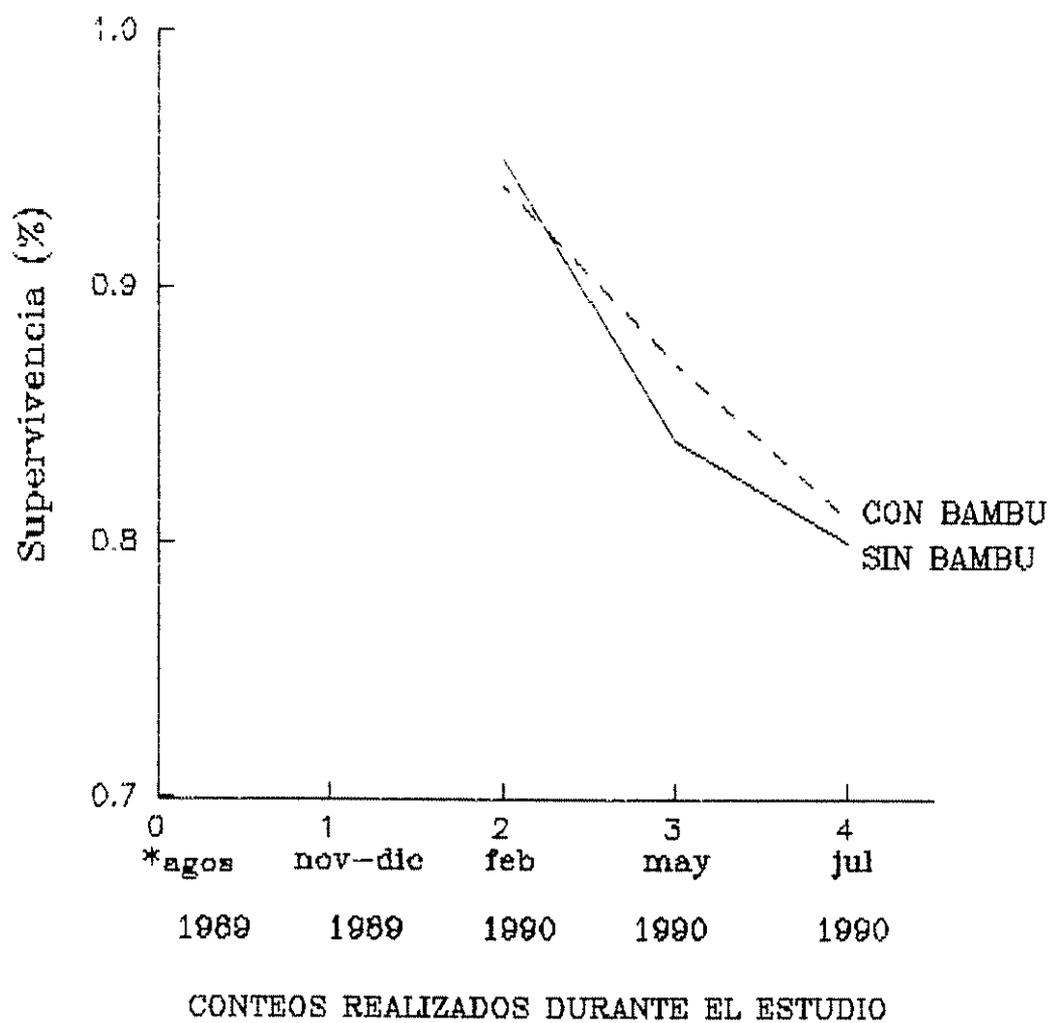


Figura 10: Supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* con y sin bambú

* Inicio de la germinación.

Así mismo los resultados obtenidos en el análisis de varianza para la interacción bambú por cobertura no mostró significancia estadística a un nivel de 5% (Cuadro 4). Los datos de los cuatro tratamientos (apertura con bambú, apertura sin bambú, dosel con bambú y dosel sin bambú) se observan en el Cuadro 7. La Fig. 11 muestra las curvas de supervivencia por tratamiento.

Cuadro 7: Supervivencia de plántulas de *Q. copeyensis* por tratamiento y conteo

<u>TRATAMIENTO</u>	<u>MEDICION</u>			
	<u>EPOCA SECA</u>		<u>EPOCA LLUVIOSA</u>	
	<u>NOV-DIC</u> <u>1989</u>	<u>FEB</u> <u>1990</u>	<u>MAY</u> <u>1990</u>	<u>JUL</u> <u>1990</u>
APERTURA SIN BAMBU	1	0.95	0.86	0.82
APERTURA CON BAMBU	1	0.95	0.89	0.85
DOSEL SIN BAMBU	1	0.96	0.82	0.79
DOSEL CON BAMBU	1	0.93	0.85	0.78

Por otra parte los factores principales a los cuales puede atribuirse la mortalidad del *Quercus copeyensis* en cada uno de los conteos puede observarse en el Cuadro 8.

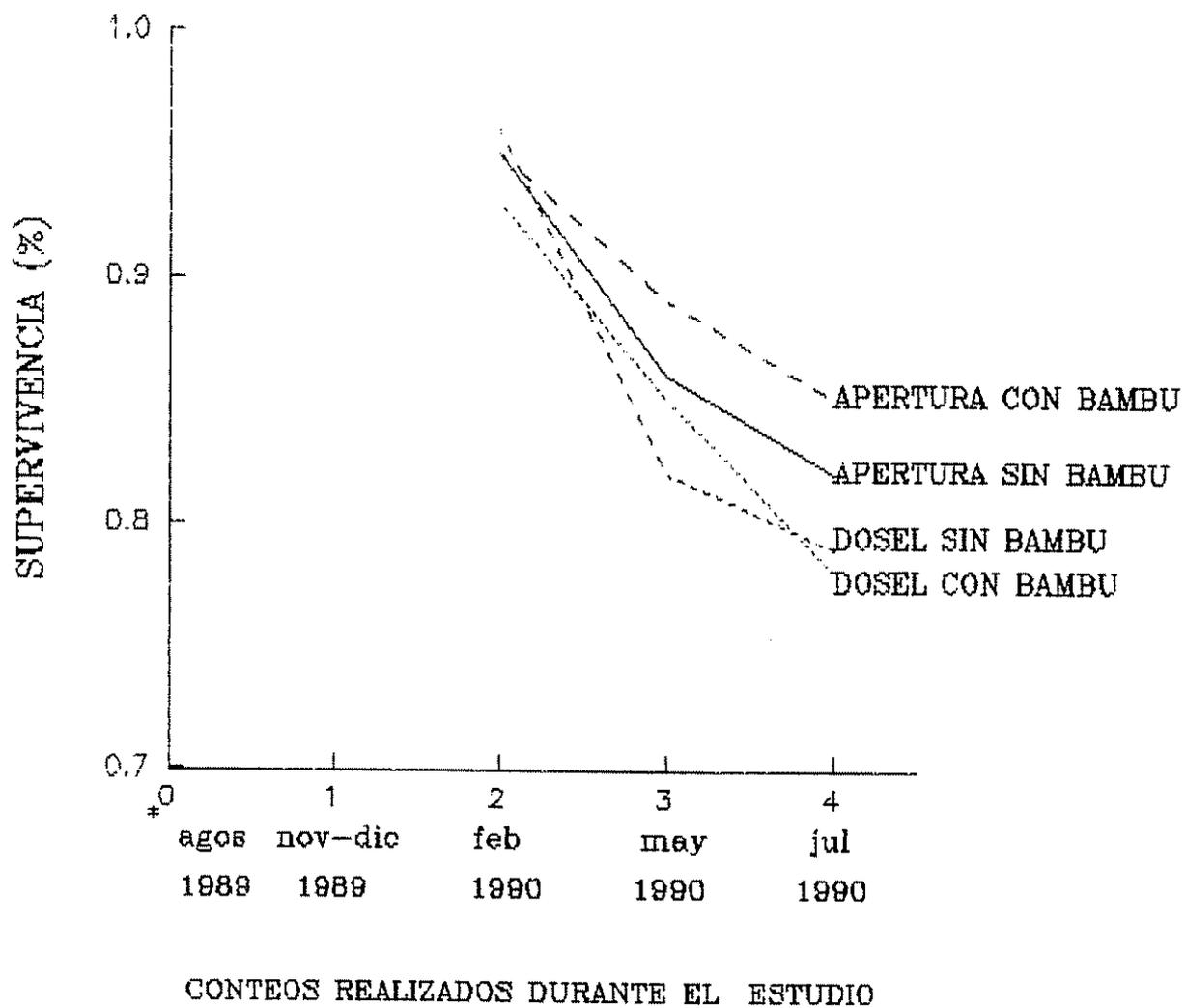


Figura 11: supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* por tratamiento.

* Inicio de la germinación.

Cuadro 8: Porcentajes de mortalidad de plántulas de *Q. copeyensis* por conteo según la causa de muerte

CAUSA DE MUERTE	MEDICION			
	NOV-DIC 1989	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
Saltamontes (Corte terminal del tallo) (A)	-	0.010	0.027	0.030
Agentes físicos (Quebradura del tallo) (Q)	-	0.003	0.003	0.003
<i>Terobrachus asperatus</i> C)	-	0.001	0.029	0.062
Muerte por patógenos (H)	-	0.040	0.083	0.095
Causa desconocida (D)	-	0.001	0.003	0.003
Tasa de Mortalidad por medición	-	0.068	0.150	0.193

El factor (Q) se refiere basicamente a agentes físicos que causan un daño severo al tallo provocando la muerte (caída de ramas, epifitas o pisoteo de ganado), el factor (C) es causado por *Terobrachus asperatus* BATES, un Cerabidae que el cual llega al sitio y corta a la altura del cuello de la raíz gran cantidad de plántulas en una sola noche. El factor (H) posiblemente es producido por una interacción entre humedad, alta densidad e infecciones por hongos (damping off) y bacterias que provocan la muerte de la plántula. El factor (A) se debe a un insecto (saltamontes) que ingiere tanto hojas tiernas como la parte terminal del tallo llegando a producir la muerte. Cabe mencionar que en algunos casos cuando la plántula sufre este tipo de daño es capaz de rebrotar. Por último en el grupo (D) se colocaron todos las plántulas que no fue posible localizar luego de realizar una búsqueda intensiva en la parcela o cuando se encontró unicamente la placa sin que el arbolito estuviese sujeto a ella.

Si observamos el Cuadro 8 constatamos que la mortalidad en el conteo realizado en febrero 1990 (mediados de la época seca) fue de 0.068 en total y se debió en un mayor porcentaje 0.04 a la muerte por causada por patógenos. Este tipo de muerte se presentó con mayor frecuencia en los tratamientos bajo dosel, donde existe una alta densidad de plántulas debido a la mayor dispersión de semillas en estas áreas. También fue evidente en algunas aperturas en las cuales había alta densidad de plántulas debido a condiciones particulares, tales como leves depresiones del terreno que facilitaban la acumulación de semillas.

Cuando existió mortalidad debida a patógenos se produjo en parches, especialmente en sitios húmedos y sombreados (bajo dosel) donde los arbolitos presentan un promedio de 148000 por hectárea, lo cual favorece el contagio por hongos y bacterias debido a la cercanía entre unos y otros..

En el conteo hecho en mayo 1990 (inicio época lluviosa) la mayor mortalidad fue debida principalmente a la infección por patógenos. La mortalidad aumento fuertemente hasta alcanzar 0.083, para un incremento de 0.043, esto debido al aumento en la humedad que favorece la proliferación de patógenos. También se observa el efecto del corte terminal (ápice) de la plántula causado por saltamontes que obtiene (0.027), y empieza a manifestarse con mayor fuerza el ataque de *Terobrachus asperatus* BATES (0.029). Este cerambicidae actúa especialmente en los tratamientos donde el bambú fue eliminado. Se presentó tanto en aperturas como bajo el dosel del bosque, provocando la destrucción de cerca del 50% del tratamiento de dosel sin bambú en la repetición 5.

En el conteo realizada en Julio 1990 (mediados época lluviosa) la mortalidad causada por *Terobrachus asperatus* BATES alcanzó su máximo valor (0.062), siendo junto con la muerte por patógenos (0.095) los dos factores que aportaron los mayores porcentajes de mortalidad (Fig. 12). Los datos muestran que *Terobrachus asperatus* ataca con mayor intensidad en la época de lluvia, ya que entre mayo y julio se experimentó un aumento de 0.033% en la mortalidad causada por este factor.

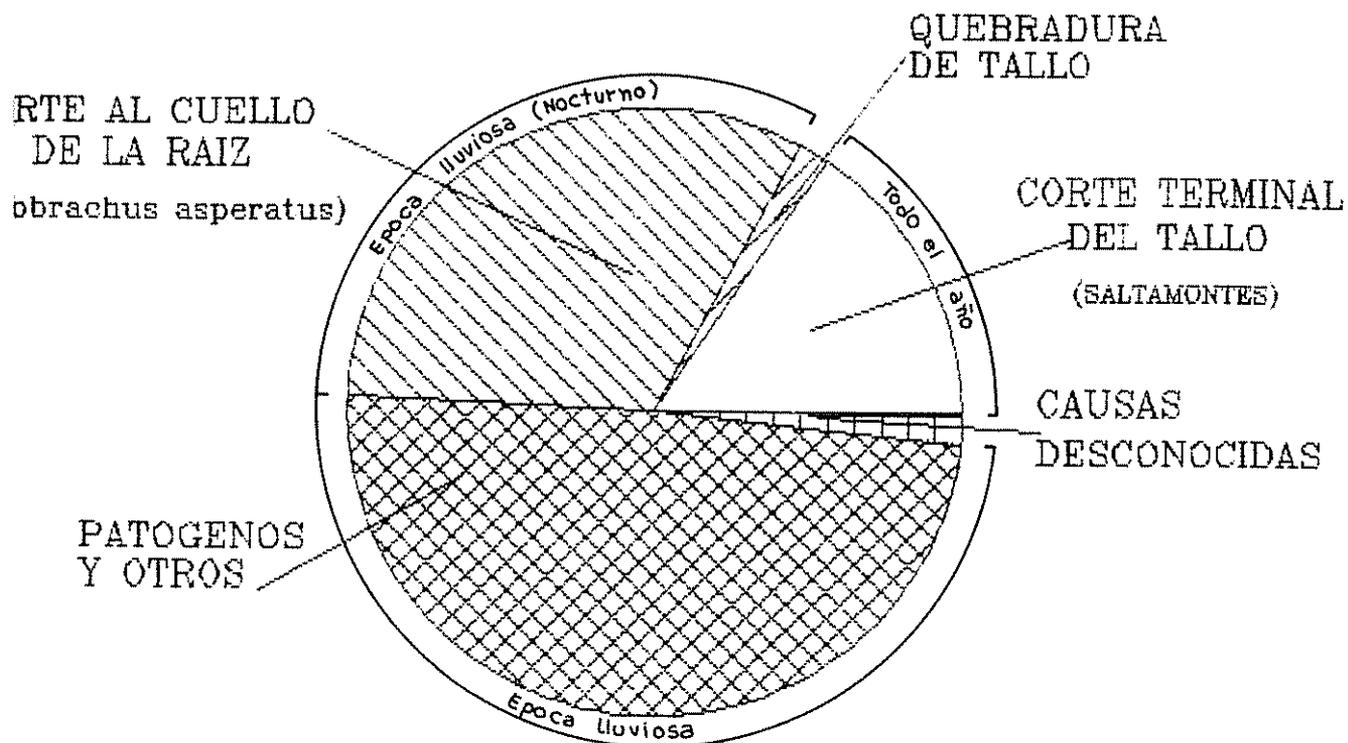


Figura 12: Causas de mortalidad de plántulas de *Quercus copeyensis* al final del período de estudio.

* Inicio de la germinación.

4.2.1 DISCUSION SOBRE LA SUPERVIVENCIA.

Los datos de supervivencia obtenidos sugieren que existe un buen establecimiento inicial de plántulas, encontrándose un promedio de supervivencia de 81% después de un año de la germinación, con base en los resultados de los análisis de varianza.

Esta situación es un buen indicador silvicultural ya que aparentemente la producción de semillas y su viabilidad es adecuada para contar con un banco de plántulas suficiente (148000 bajo dosel y 73200 en aperturas) para asegurar el establecimiento inicial del *Quercus copeyensis*.

Datos similares de supervivencia de plántulas fueron obtenidos por Griffin (1971), el cual reporta 86% para *Q. douglasii*, 94% para *Q. kelloggii*, 88% para *Q. turbinella* entre otros.

4.2.1.1 FACTOR COBERTURA CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.

En cuanto al efecto de la cobertura sobre la supervivencia, como se observa en la (Fig. 9), existe una tendencia a la apertura de las curvas lo que hace sospechar que un período de medición mayor o una muestra más grande, permitiría detectar diferencias estadísticas entre ambos tratamientos. La menor supervivencia bajo dosel es debida al efecto causado por la sombra, a la mayor competencia intraespecífica causada por la alta densidad y al aumento de la actividad de hongos y bacterias que producen la muerte de las plántulas.

Estas tendencias muestran similitud con los datos encontrados por Augspurgers y Kelly (1984) los cuales determinaron una mortalidad de plántulas más alta en la sombra que en el sol, tanto en densidades altas como bajas.

4.2.1.2 FACTOR BAMBU CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.

Por otra parte en cuanto al efecto del factor bambú, los datos no demuestran estadísticamente que la *Chusquea spp* posea un papel importante sobre la supervivencia del *Quercus copeyensis* en sus primeras fases de crecimiento. Sin embargo como se mencionó anteriormente en la época seca parece ser que cumple un papel protector específicamente en aperturas. (Fig. 10).

Asi mismo el efecto de interacción bambú por cobertura no presentó significancia estadística, lo cual se evidencia en la Fig. 11, donde se puede apreciar los promedios obtenidos en el tratamiento de apertura con y sin bambú, que en julio de 1990 obtuvieron una supervivencia de 85 y 82% respectivamente, lo que significa una diferencia de 3% entre ambos tratamientos.

Por otra parte debe mencionarse la posibilidad de que el bambú tenga la capacidad de actuar como barrera física contra el ataque de *Terobrachus asperatus*. Esta posibilidad se respalda en el aumento en el ataque de *Terobrachus asperatus* encontrado en los tratamientos sin bambú, tanto en apertura como bajo dosel. Sin embargo este efecto deberá ser estudiado más afondo para poder afirmar con veracidad científica tal situación.

4.2.1.3 EFECTOS DE LA DENSIDAD Y LA LUZ CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.

Por otra parte según Augspurgers y Kelly (1984), la densidad y la luz son los factores que afectan de mayor manera la actividad de enfermedades en las plántulas, tanto por los efectos de la competencia en sí, como por la posible pérdida de vitalidad de los individuos. Ellos encontraron que todas las especies con tratamientos de alta densidad mostraron muerte por enfermedad y encontraron efectos significativos de la densidad sobre la enfermedad en seis de las 18 especies estudiadas.

En el caso del *Q. copeyensis* se puede afirmar que existe interacción entre la densidad, la luz y la actividad de patógenos. Es interesante hacer notar que los datos muestran que la principal causa de muerte (patógenos), se presentó con mayor énfasis en áreas bajo dosel y con alta densidad. Además es importante destacar que durante la época de lluvia aumenta la importancia de la muerte por patógenos debido al incremento de la humedad, lo que favorece el desarrollo de hongos y bacterias en el suelo.

4.2.1.4 PLAGAS (*Terobrachus asperatus* BATES) CON RESPECTO A LA SUPERVIVENCIA.

Por otra parte este estudio permite afirmar que el mayor ataque de *Terobrachus asperatus* se presenta durante los meses de lluvia, causando los daños más severos en las áreas donde *Chusquea spp* no esta presente. Los hábitos de alimentación nocturnos, el tamaño pequeño y el color negro de *Terobrachus asperatus* BATES, dificultaron el poder detectar el momento en que se producía el ataque, así como el poder cuantificar la población. Sin embargo considerando las potentes mandíbulas y al apetito tan voraz que posee, es posible que unos "pocos" individuos esten causando el daño total registrado (L. Hilje, comunicación personal).

Por otra parte hay que tener presente que como es natural en un ambiente frío y húmedo, el mayor problema que enfrenta la supervivencia es debida a los patógenos como lo indica la (Fig. 12), y que al existir 78000 plántulas supervivientes después de un año de la germinación es evidente que no existe ninguna dificultad para el establecimiento inicial del *Q. copeyensis*. Además como se observa en la (Fig. 7), con respecto a la J-invertida, la tasa de mortalidad de plántulas es precisamente el inicio de un proceso que deberá durar muchos años todavía.

Los resultados del presente estudio sugieren que la supervivencia de las plántulas de roble está en función de la interacción de factores como: la presencia de *Chusquea spp*, disponibilidad de luz, la densidad intraespecífica de plántulas, la presencia de patógenos y la colonización en sitios favorables. Estos factores interactúan en una compleja relación. Esta investigación a encontrado indicios que sugieren que la densidad de plántulas junto con el bambú son los factores que afectan de manera más relevante la supervivencia de *Quercus copeyensis* en su primera etapa de desarrollo. El primero por estar relacionado con el aumento en la posibilidad del ataque de plagas y enfermedades. El segundo por el papel protector contra la incidencia de los rayos del sol especialmente en áreas de apertura, contra la pérdida de humedad del suelo y como barrera física de protección contra el ataque de *Terobrachus asperatus*.

El siguiente cuadro resume la importancia del factor bambú bajo dosel y en aperturas:

Cuadro 9: Importancia del factor bambú en relación con tres diferentes aspectos que afectan la supervivencia bajo dosel y en apertura.

FACTOR	DOSEL		APERTURA	
	CON BAMBU	SIN BAMBU	CON BAMBU	SIN BAMBU
HUMEDAD	negativo	positivo	positivo	negativo
SOMBRA	negativo	positivo	positivo	negativo
PLAGAS (<i>Terobrachus asperatus</i>)	positivo	negativo	positivo	negativo

4.3 ALTURA TOTAL DE PLANTULAS

Se realizó un análisis de varianza con los promedios de altura total de las plántulas de roble para cada una de las cuatro mediciones (Cuadro 10).

La significancia estadística obtenida para los bloques en todas las mediciones (Cuadro 10) es importante de señalar, e indica que el área es heterogénea, posiblemente debido a los efectos que produce la variación topográfica que inevitablemente se presenta en todos los estudios forestales, a pesar de que se trata de minimizar con la cuidadosa selección de sitios experimentales.

Estos análisis muestran que el efecto de cobertura sobre la variable altura es significativo a un nivel del 5% ($p=0.033$ y $p=0.021$) en la primera y segunda medición y altamente significativo a un nivel de 1% ($p=0.004$ y $p=0.001$) en la tercera y cuarta medición, lo que indica que la altura promedio es consistentemente mayor en aperturas que bajo dosel (Cuadro 10). En la Cuadro 11 y la (Fig. 13) se muestran los promedios de altura total obtenidos bajo dosel y en apertura.

Por otra parte el efecto del bambú no fue significativo estadísticamente en las tres primeras mediciones, pero logra alcanzar la significancia a un nivel de 5% en la medición de julio de 1990, con un valor $p=0.03$ (Cuadro 10). Esto indica que la presencia de bambú afecta significativamente el crecimiento inicial en altura total de las plántulas de *Quercus copeyensis*.

Cuadro 10: Análisis de varianza de la altura total de plántulas de Quercus copeyensis para los factores cobertura y bambú.

Fuente	Altura promedio (cm)													
	3 meses				6 meses				9 meses				12 meses	
	GL	CM	F	GL	CM	F	GL	CM	F	GL	CM	F	CM	F
Bloque	4	27.265	13.00***	4	41.494	13.31***	4	42.012	16.73***	4	46.642	14.61***	46.642	14.61***
Cob	1	12.762	6.08**	1	25.589	8.21**	1	39.842	15.87***	1	69.047	21.62***	69.047	21.62***
Bloque*Cob	4	2.867	1.37	4	3.434	1.10	4	3.591	1.43	4	8.480	2.66	8.480	2.66
Bambú	-	-	-	1	9.892	3.17	1	11.301	4.50	1	20.425	6.40**	20.425	6.40**
Bambú*Cob	-	-	-	1	0.035	0.01	1	0.040	0.02	1	0.242	0.08	0.242	0.08
Error	10	2.097		8	3.118		8	2.510		8	3.193		3.193	
TOTAL	19			19			19			19				

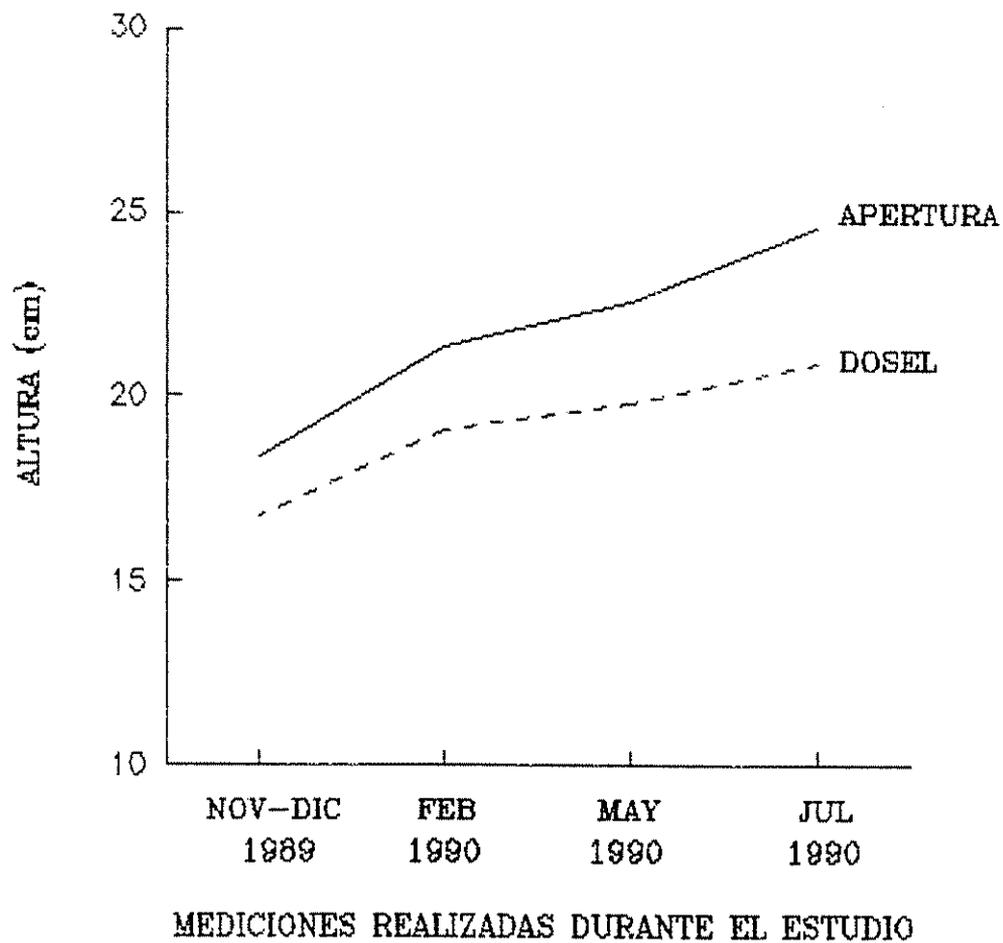


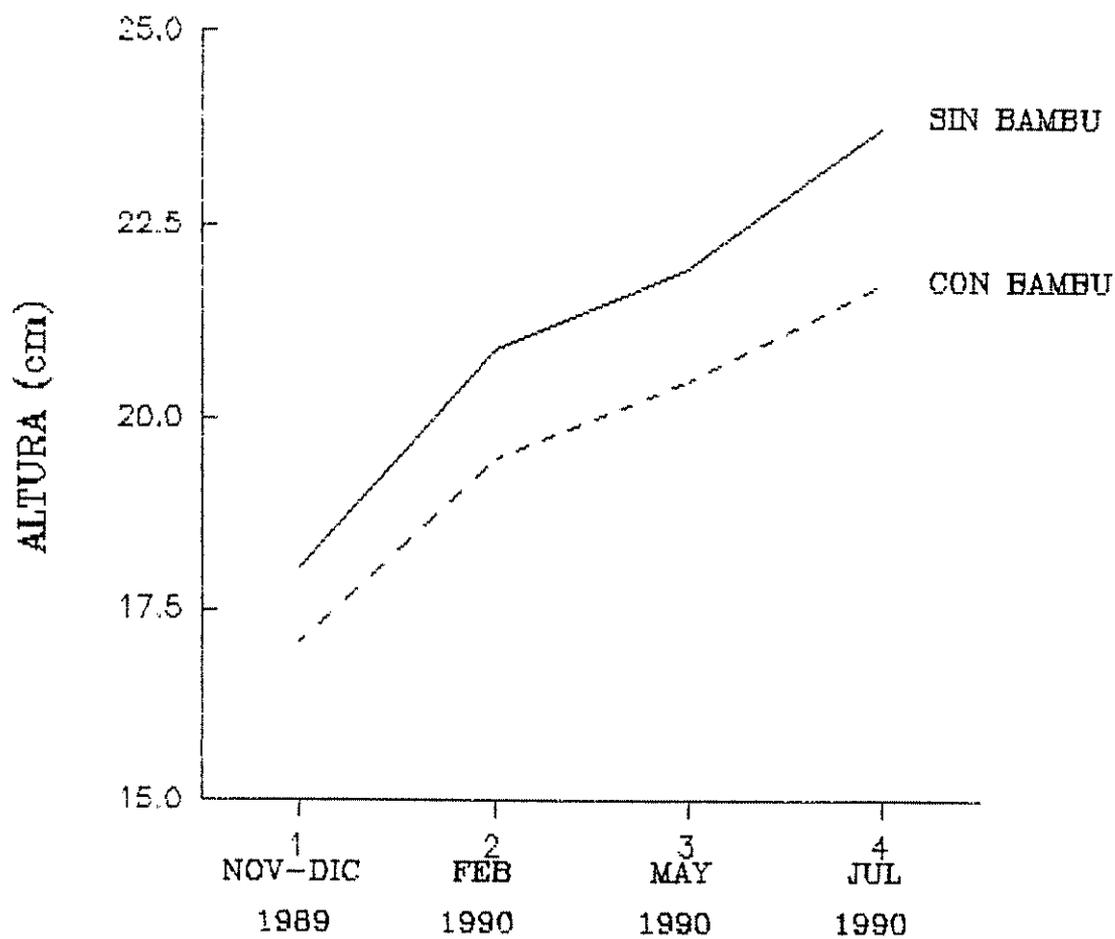
Figura 13: Altura total promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* bajo dosel y en aperturas.

La altura con y sin bambú puede observarse en la Cuadro 11 y en la Fig. 14. Es importante hacer notar que la eliminación del bambú produjo un mayor crecimiento, el cual es semejante al que se logra obtener en apertura. Si se considera que la influencia adversa de los patógenos y de plagas como *Terobrachus asperatus* quedan dentro de los límites aceptables, se puede recomendar la corta del bambú como una medida rutinaria para aumentar la tasa de crecimiento en altura total. Ver (Fig. 14).

Cuadro 11: Altura promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* por medición en apertura y bajo dosel, con y sin la presencia de bambú.

FACTOR	MEDICION			
	EPOCA SECA		EPOCA LLUVIOSA	
	NOV-DIC 1989	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
	ALTURA			
APERTURA	18.36	21.32	22.60	24.63
DOSEL	16.76	19.06	19.78	20.90
SIN BAMBU	18.05	20.89	21.94	23.77
CON BAMBU	17.06	19.48	20.47	21.75

Por otra parte la interacción cobertura x bambú no fue significativa. Sin embargo no se puede afirmar que el efecto combinado de ambos factores no afecte significativamente la altura de las plántulas de *Q. copeyensis*, ya que si solamente uno de los factores afecta la variable (como en este caso lo hace la cobertura), es muy probable que el efecto combinado afecte la altura total de las plántulas, aunque no existe interacción significativa.



MEDICIONES REALIZADAS DURANTE EL ESTUDIO

Figura 14: Altura total promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* con y sin bambú

Esta información permite afirmar que no debe realizarse ambas acciones para lograr el crecimiento óptimo, sino que es suficiente manipular únicamente uno de los factores para alcanzar el efecto deseado sobre la altura. En este caso se puede pensar en recomendar la corta de *Chusquea spp* para aumentar la tasa de crecimiento en altura total, ya que el bambú sería el factor de mayor facilidad de manipulación tanto desde el punto de vista práctico como económico.

Así mismo de estos análisis se determinó que la altura promedio por medición varió de 17.56 en la medición realizada en nov-dic de 1989 a 22.77 cm en la medición de julio 1990 (Cuadro 12 y Fig. 15). Esta variación representa un incremento de 29.6% en promedio en los 9 meses de duración de la investigación. Este crecimiento puede clasificarse como relativamente alto considerando que el *Quercus copeyensis* es una especie tolerante, y este tipo de especies poseen por lo general tasas de crecimiento lento.

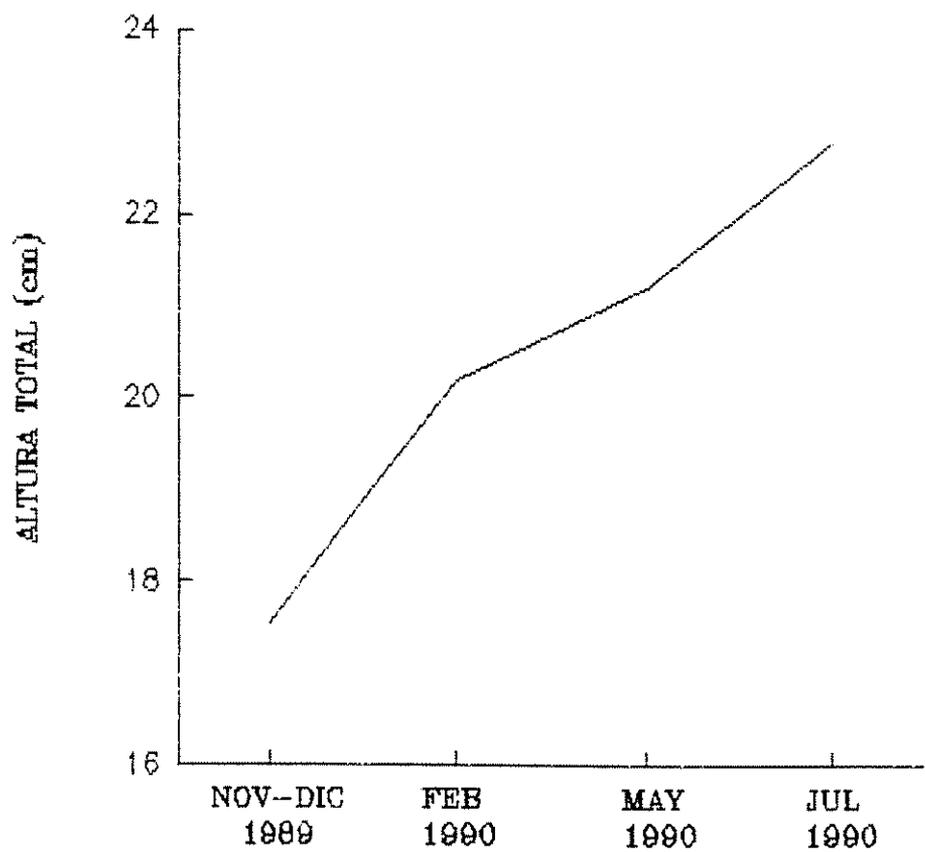
Cuadro 12: Altura promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* por medición

	MEDICION			
	<u>EPOCA SECA</u>		<u>EPOCA LLUVIOSA</u>	
	NOV-DIC 1989	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
ALTURA	17.56	20.19	21.20	22.77

Analizando los datos de la interacción de los dos factores se observa que la altura promedio varía inversamente al grado de cobertura (Cuadro 13), obteniéndose curvas mayores en los tratamientos de apertura (sin bambú y con bambú), seguidas por el tratamiento de dosel (Fig. 16).

Cuadro 13: Altura promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* por tratamiento para cada medición.

TRATAMIENTO	MEDICION			
	EPOCA SECA		EPOCA LLUVIOSA	
	NOV-DIC 1989	FEB 1990	MAY 1990	JUL 1990
Apertura sin bambú	18.95	22.06	23.39	25.52
Apertura con bambú	17.76	20.57	21.81	23.72
Dosel sin bambú	17.16	19.71	20.49	22.01
Dosel con bambú	16.36	18.39	19.06	19.77



MEDICIONES REALIZADAS DURANTE EL ESTUDIO

Figura 15: Altura total promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* por tratamiento.

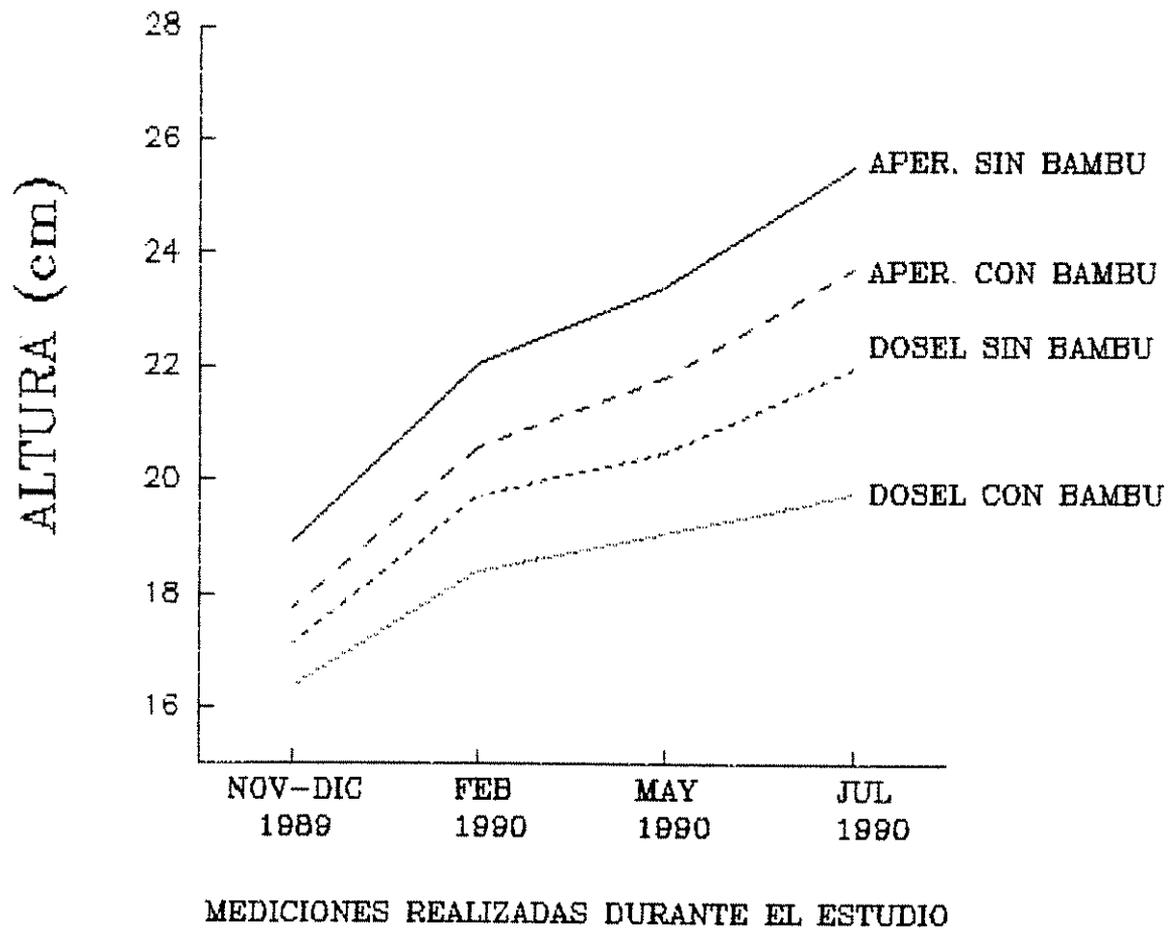


Figura 16: Altura total promedio de plántulas de *Quercus copeyensis* por tratamiento.

4.3.1 DISCUSION DE LA VARIABLE ALTURA TOTAL DE PLANTULAS.

Es interesante comparar, el dato de crecimiento promedio de altura del roble (5.2cm) durante los 9 meses de investigación, (equivalente a una tasa de 6.9 cm promedio por año), con el incremento en altura de *Pentaclethra macroloba*, del bosque húmedo de bajura. Para esta última se reporta 3.2 cm + 6.5 cm/año para individuos de 0-50 cm (Harstshorn, 1972), lo cual permite demostrar que el *Q. copeyensis* posee un crecimiento en altura bastante rápido durante su etapa inicial de desarrollo.

4.3.1.1 FACTOR COBERTURA EN RELACION CON LA ALTURA TOTAL DE PLANTULAS.

Por otra parte la significancia obtenida para el efecto de cobertura sobre el crecimiento en altura de las plántulas de *Q. copeyensis*, permite afirmar que existe una mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa en las aperturas que favorece el crecimiento inicial y desarrollo de las plántulas de roble.

Los resultados de este trabajo a este respecto coinciden con los obtenidos por otros autores los cuales determinaron usualmente los valores de crecimientos más altos en las plántulas que crecían en los claros que las que se encontraban bajo dosel (Popma y Bongers , 1988; Augspurgers, 1984b; Fletcher *et al*, 1983).

4.3.1.2 FACTOR BAMBU CON RESPECTO A LA ALTURA TOTAL DE PLANTULAS

El valor $p=0.03$ obtenido para el efecto del bambú en la última medición permite pensar que la *Chusquea spp* afecta la altura de las plántulas. Este planteamiento se explica en función de que la eliminación de la *Chusquea spp* permite que el suministro de energía lumínica proveniente de las entradas de luz directa (sunflecks) sea más eficientemente aprovechada por las plántulas de *Q. copeyensis* (Fig. 16). Tal situación se presenta debido a que las hojas de *Chusquea spp*, en caso de que ésta este presente, por una parte disminuye la cantidad de luz que logra llegar a nivel del sotobosque por el efecto de sombra que producen y por otra, absorben parte de la luz "roja baja" que esta disponible, lo cual disminuye la calidad de la energía lumínica (composición espectral) que puede ser aprovechada por las plántulas de roble.

Los resultados del efecto obtenido sobre el crecimiento al analizar los datos de ambos factores combinados, coinciden con los obtenidos por Popma y Bongers (1988), los cuales realizaron su estudio en México, y determinaron para todas las especies con las cuales ellos trabajaron, una tasa de crecimiento mayor en altura total cuando la disponibilidad de luz era más alta. Además encontraron incremento mayores en las tasas de crecimiento cuando las plántulas fueron trasladadas a condiciones de más luz, demostrando que poseían gran capacidad de aclimatación a condiciones más favorables de iluminación.

Lo anterior parece haber ocurrido también con con las plántulas de *Q. copeyensis* que crecían en la sombra producida por la *Chusquea spp* tanto en aperturas como bajo dosel, lo cual explica la respuesta al incremento en la disponibilidad de luz reflejada en el mayor crecimiento en altura de los brinzales liberados (Fig. 16).

Este factor asume especial importancia en el manejo de bosques si consideramos que el efecto que provoca la aplicación de cortas, la principal operación de manejo forestal, funciona principalmente basado sobre la modificación de las condiciones de iluminación .

El *Quercus copeyensis*, en el estado de plántula demostró ser una especie tolerante a la sombra, con crecimiento lento en altura bajo dosel y con capacidad de respuesta a pequeños incrementos en la disponibilidad de luz. Considerando esta capacidad las plántulas de *Q. copeyensis* que crecen bajo dosel podrían verse favorecidas con la eliminación del bambú tanto en aperturas como bajo dosel.

4.4 DISCUSION GLOBAL DEL ENSAYO DE SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO.

Considerando los resultados globales de supervivencia y crecimiento se puede afirmar que la eliminación de *Chusquea spp* favorece definitivamente el crecimiento en altura del roble, pero no se puede asegurar que este mismo tratamiento tenga un efecto favorable sobre la supervivencia de las plántulas de esta misma especie. Sin embargo considerando que existe suficiente regeneración para asegurar el ciclo de colonización natural, lo más razonable, desde el punto de vista silvicultural, es preocuparse por tratar de maximizar el crecimiento.

La altura de las plántulas de *Q. copeyensis* se ve incrementada con la mayor disponibilidad de luz (eliminación de *Chusquea spp*) tanto en aperturas como bajo el dosel del bosque.

En este estudio se obtuvo una diferencia de 8.5% en la altura de las plántulas de roble con y sin la competencia de la *Chusquea spp*. Esto implica que si la tendencia se mantiene por algunos años, los árboles que se encuentran en sitios donde el bambú fue eliminado, tendrán en promedio una altura total mayor con respecto a aquellos que crecen junto con la *Chusquea spp*.

Es importante indicar que debido a que el estudio se realizó para la etapa más efímera de la población (fase de plántulas), sería más prudente continuar por una parte el registro de información de esta investigación con el propósito de ver la evolución de la población a mediano plazo, e iniciar si es posible un estudio sobre demografía y crecimiento con los brinzales y latizales existentes actualmente para contar con la información necesaria para recomendar algún tipo de tratamiento silvicultural con respecto al manejo tanto de la cobertura arbórea como del sotobosque (*Chusquea spp*).

Es necesario contar con información a más largo plazo no solo sobre plántulas sino también sobre brinzales y latizales que permita sugerir pautas de manejo que aseguren el rendimiento sostenido de estos bosques y la estabilidad integral del ecosistema.

Sin embargo con base en los resultados de esta investigación se deduce que una modalidad de manejo basada en la aplicación de aclareos sucesivos

parece ser la que podría dar los mejores resultados, asegurando por una parte la condiciones para el establecimiento de la regeneración (provisión de semillas) y por otra, proporcionando la protección que parecen requerir las plántulas para su supervivencia temprana. Además se puede recomendar que se realice la corta de la *Chusquea spp* para favorecer el crecimiento inicial en altura de las plántulas y brinzales de *Q. copeyensis* y con el propósito de acelerar el proceso de mortalidad que de forma natural necesitaría un período mayor.

5. CONCLUSIONES

- 1 La densidad promedio de plántulas de *Q. copeyensis* para las 21 hectáreas muestreadas fue equivalente a una densidad de 124000 plántulas por hectárea 1 año después de la caída de las semillas en los robledales de Villa Mills. Los datos aquí presentados indican que existe un banco de plántulas más que suficiente para asegurar que el establecimiento inicial del roble sea satisfactorio para el manejo sostenido.
- 2 Se confirma que la densidad promedio de plántulas de *Q. copeyensis* esta afectada significativamente por la cobertura. La densidad de plántulas de esta especie en el primer año después de la germinación es consistentemente mayor bajo dosel y en bordes de apertura que la densidad de plántulas en aperturas grandes (56 metros cuadrados y más).
- 3 Al aplicar un análisis de correlación entre el área de la apertura y la densidad de plántulas utilizando datos agrupados bajo ocho clases de áreas, se determinó que no existe correlación matemática entre las dos variables. Lo anterior permite plantear dos situaciones, la primera es que parece ser que actualmente existe en el bosque una matriz de aperturas pequeñas, que aseguran un establecimiento inicial de plántulas satisfactorio en toda el área lo cual se aprecia en la Fig. 6. La segunda situación es la posibilidad de la existencia de algunas limitaciones metodológicas que pudiesen haber imposibilitado la determinación más precisa de la cobertura en cada punto, no permitiendo encontrar una relación lineal entre el área de la apertura y la densidad de plántulas.
- 4 La tasa de supervivencia de plántulas de *Quercus copeyensis* obtenida durante el transcurso del primer año de establecimiento fue de (80.7%). Esto indica que mueren aproximadamente 20 de cada 100 individuos lo que sugiere que la regeneración, en su fase de plántula, no presenta problemas para su establecimiento inicial. Esta condición es importante ya que permite al silvicultor tener una mayor flexibilidad y confianza para la manipulación del bosque.

- 5 La tendencia de las curvas de supervivencia obtenidas, permiten intuir que tanto la cobertura como el bambú tienen relación con el porcentaje de supervivencia del *Q. copeyensis*. Sin embargo, los análisis estadísticos no encontraron diferencias significativas.
- 6 Los principales factores que redujeron la supervivencia de las plántulas de *Q. copeyensis* fueron la infección por patógenos, la alta densidad y el ataque de *Terobachus asperatus* BATES. La interacción entre estos dos primeros factores causó el mayor porcentaje de mortalidad en las plántulas de roble, específicamente en los sitios bajo dosel donde la alta densidad de plántulas favoreció el contagio de enfermedades y el desarrollo de plagas al proporcionar más facilidad para la proliferación de los agentes causantes del problema. Lo anterior refuerza la propuesta de la conveniencia de abrir la cobertura (eliminación de bambú), con el propósito de disminuir la densidad de plántulas bajo dosel. Por otra parte el ataque de *Terobrachus asperatus* BATES fue otro agente importante que afectó la supervivencia de las plántulas, sin embargo con base en los resultados obtenidos en esta investigación la pérdida de plántulas debido a patógenos y a *Terobrachus asperatus* se encuentra dentro de los límites aceptables, y por lo tanto se concluye que no es una situación preocupante para el manejo de estos bosques. Sin embargo con base en los datos existentes es recomendable sugerir que debe evitarse cortar el bambú durante esta época de lluvia, considerando que *Terobrachus asperatus* tuvo su mayor impacto durante esta época.
- 7 La altura total promedio de las plántulas de *Q. copeyensis* fue consistentemente mayor en las aperturas que bajo dosel. En la última medición se obtuvo una altura total promedio de 24.6 cm en apertura y de 20.9 cm bajo dosel. Lo anterior permite concluir que el *Quercus copeyensis* es una especie tolerante a la sombra con crecimiento lento bajo dosel y con una fuerte respuesta a los incrementos en la cantidad de luz disponible. Por otra parte en las áreas sin *Chusquea spp* se obtuvo al concluir el estudio, una altura total promedio de 23.8 cm comparada con 21.7 cm en los sitios donde el bambú permaneció. En forma global se puede afirmar que la eliminación de la *Chusquea spp*, permitió lograr alturas mayores en las plántulas de *Q. copeyensis*, similares a la que se

logra obtener en aperturas. Considerando lo anterior, se puede concluir que la eliminación del bambú, ayudaría por una parte a agilizar el manejo ya que el abrir los sitios bajo dosel permitiría eliminar en forma más rápida 73000 plántulas/Ha, las cuales sino en forma natural tendrían que morir paulatinamente, y por otra parte la corta de la Chusquea spp mejoraría significativamente la tasa de crecimiento inicial en altura de las plántulas, después de lo cual las éstas entrarían en menor tiempo en una fase de competencia más fuerte.

6. RECOMENDACIONES

- 1 Utilizar un sistema silvicultural que permita tener control del tamaño de las aperturas generadas en el aprovechamiento, específicamente evitando la creación de aperturas grandes con el fin de asegurar una adecuada repoblación de las áreas aprovechadas. Una modalidad de manejo basada en la aplicación de aclareos sucesivos podría ser la más indicada para cumplir con lo anterior, proporcionando además protección de la energía lumínica a los árboles jóvenes en sus primeras fases de desarrollo, esto considerando el temperamento observado en las plántulas de *Q. copeyensis*.
- 2 Considerando que la *Chusquea spp* ha demostrado, en estudio, tener un efecto sobre el crecimiento de las plántulas y su supervivencia así como parece ser importante en el control de *Terobrachus asperatus* BATES, sería de gran interés ecológico el poder continuar la investigación y determinar la verdadera importancia de este elemento dentro del ciclo natural de los robledales, lo cual proporcionaría información muy valiosa desde el punto de vista silvicultural al determinar la posible utilidad del bambú como herramienta silvicultural para el manejo de estos bosques.
- 3 La limitada información disponible hasta el momento con respecto a la regeneración de las especies presentes en este tipo de bosque, evidencian la necesidad iniciar nuevas investigaciones con el fin de obtener mayor información acerca de la dinámica del *Quercus copeyensis*. La información generada permitiría el estudio de la gráfica de "j" invertida determinando si sobreviven un adecuado número de brinzales y latizales de roble y de otras especies arbóreas de interés forestal, que permitan garantizar una cosecha final que asegure la rentabilidad del manejo de estos bosques bajo rendimiento sostenido.
- 4 Realizar ensayos similares en las áreas aprovechadas hasta el momento, con el propósito de determinar si en dichas áreas que se lleve a cabo el proceso de repoblación natural en forma satisfactoria.

7. BIBLIOGRAFIA

- ARRIAGA, L. 1987. Gap dynamics of a Tropical Cloud Forest in Northeastern Mexico. *Biotropica* 20 (3): 178-184.
- AUGSPURGERS, C. 1983c. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- _____. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- _____. 1984b. Light requirements of tropical tree seedling: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.* 72: 777-795.
- AUGSPURGER, C.; KELLY, C. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedling: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*. 61: 211-217.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. 1980. Physiologicla ecology of tropical treefall gap size and light flux in a neotropical forest in Costa Rica. *Journals of Tropical Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- BLASER, J. 1987. Standortliche und Waldkundliche Analyse eines Eichen-Wolkenwaldes (*Q. spp*) der Montanstufe en Costa Rica. *Gottinger Beitrage Zur Land-und forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen*, Hefszle, Guttingen.
- BERNER, P.O. 1989. Canopy gaps of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. *Supplement to Bolletin of Ecological Society of America* Vol 70(2)
- _____. (en publicación). Effect of slopes on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica.
- _____. (en publicación). Gap abundance, size in relation to slopes.
- BONGER, F.; POPMA, J. 1988. Leaf dynamics of seedling of rain forest species in relación to canopy gaps. pp137-147.
- _____. y IRIARTE-VIVAR. 1988b. Response of *Cordia megalantha* seedling to gap environments in tropical rain forest. *Funcional Ecology* 2.

- BORCHERT, M. et al. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70 (2): 389-404.
- BORMANN, F.H.; LIKENS. 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forest. *Am. Sci.* 67: 660-669.
- BROKAN, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. In E.G. Leigh, A.S. Rand, y D.M. Windsor (Eds). *The Ecology of a tropical forest*, pp. 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- _____. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. In S.T.A. Pickett, y P.S. White (Eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 53-69. Academic Press, New York.
- _____. 1986. Gap-phase regeneration in a tropical forest *Ecology* 66(3): 682-687.
- _____. 1987. Gap-phase regeneration of tree pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19.
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- _____. 1966. Some ecological characteristics of higher tropical mountains. *Turrialba*, 16(2): 159-163.
- CHAZDON, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palm. *J. of Ecology* 74: 995-1012.
- _____. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63
- CAMACHO, A.M. 1990. Estudio Fenológico de Doce Especies Arbóreas de los Bosques Montanos del Sector Noroccidental de la Cordillera De Talamanca. CATIE, Costa Rica. pp 33.
- CANHAM, C. 1988. Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: Response to canopy Gaps. *Ecology* 69(3): 786-795.
- CLARK, D.A; CLARK, D.B, 1985. Seedlings dynamics of tropical trees, impacts of herbivory, and meristem damage. *Ecology* 66: 779-791.

- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles de dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.* 35 (supl.1): 41-54
- CONNELL, L. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CORDOVA, B. 1895. Demografía de árboles tropicales En Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. Vol II A. Gomez-Pompa y S. del Amo (Eds.).pp, 103-128. INIREB-Alhambra, Mexico.
- DAYTON, W. 1944. Copey Oak in Costa Rica. *Agriculture in America* 4 (7): 134-135.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 25: 47-55.
- EWEL, J.J. 1980. Tropical Succession: Manifold Routes to Maturity. In J.J. Ewel (Ed). *Tropical Succession. Supplement to Biotropica.* pp. 2-7.
- FASSBENDER, H. 1986. Química de suelos. IICA. San Jose, Costa Rica. pp. 398.
- FETCHER, N.B.R.; STRAIN, AND S.F. OBERBAUER, 1983. Effect of light regime on the growth, leaf morphology, and water relation of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia (Berlin)* 58: 314-319.
- FOLSTER, H.; CHRISTEN, H. 1977. The influence of quaternary uplift on the altitude zonation of mountain soils on diabase and volcanic ash in humid parts of the Colombian Andes. *Catena (Giessen)* 3: 233-263.
- GARWOOD, C.; JANOS, D. y BRÓKAW, N. 1979. Earth quake-caused landslides: Mayor disturbance to Tropical Forest. *Science*, Vol 205: 997-999.
- GARWOOD, C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical rain forest in Panama: a community study. *Ecol. Monogr.* 53: 159-181.
- GOMEZ-POPMA, A; et al. 1976. Regeneración de Selvas. Editorial Continental. México. pp. 676.
- GRIFFIN, J. 1971. Oak Regeneration in the Upper Carmel Valley, California. *Ecology* 52 (5): 862-868.

- GRUBB, P.J. ET AL. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *J. Ecol.* 51:567-601.
- GRUBB, P.J. 1976. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (Stony Broke, N.Y.) 8: 83-107.
- HANSON, P.J. et al. 1986. A morphological index of *Quercus* seedling ontogeny for use in studies of physiology and growth. *Tree Physiology* 2, 273-281.
- HARTSHORN, G. 1972. The ecology life history and poblacion dynamic of *Pentaclethra maculosa*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron axcelsum* an ocasional associate. Thesis of degree of Doctor of Philosophy. University of Washington. pp 119.
- _____. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (Eds). *Tropical trees an living systems*, pp. 617-638. Cambrige University Press, London.
- HAWLEY, R.; SMITH, D. 1982. *Silvicultura Practica*. Ediciones Omega, S.A. España. pp 544.
- HOLDRIGE, L.R. ET AL. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones*. A pilot Study. Pergamon Press. pp. 747.
- HUBBELL Y FOSTER. 19??. Canpoy gaps and the dinamics of a tropical forest. pp 77-97.
- HUSTON, M. 1979. A general hypotheisi of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- IVANOVA, N. 1967. Young Oak Stands on Dark-Gray Loamy Soils in Upland Oak Woods in the Forest Steppe. Translated fron Russiam. Published for the U.S. Departament of Agriculture and the National Science Foundation. U.S.A. pp 132.
- KNOBLICH, K.; ZIRFAS, J. y TORRES, C. 1977. Rutschungen im Bereich der Cordillera de Talamanca von Costa Rica. *Giessener Geologische Schriften* (Giessen) 12: 175-198.

- LABASTILLE, A. y POOL, D. 1978. On the for a System of Cloud-forest Parks in Middle America and the Caribbean. *Environmental Conservation*, Vol 5(3): 183-190.
- LANG, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-period in a tropical moist forest. *Ecology* 64(5): 1075-1080.
- LAWTON, R. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-Exposed Tropical Cloud forest. *Ecology* 69(3): 764-777.
- LEARY, R. 1985. *Interaccion Theory in forest ecology and Management*. Martinus Nijhoff/Dr Junk Publishers. U.S.A. pp.219.
- LEIBUNDGUT, H. 1982. *Europaeische Urwaeldre der Bergstufe*. Verlag Haupt Bern Stuttgart. page 14.
- LEIGH, E. 1975. Structure and Climate in Tropical Rain Forest. *American. Rev. Ecology*. pp 67-86.
- LIEBERMAN, D.M. ET AL. 1985. Growth rates and age-size relations of tropical wet forest trees in Costa Rica. *J. Tro. Ecol.* 1: 97-109.
- LORIMER, G. 1980. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61(5):1169-1184.
- LORIMER,G.; LEE,F. 1988. Estimating Gap Origin Probabilities for Canopy Ytress. *Ecology* 69(3): 778-785
- LLOYD, J.; ORIAN, G. 1982. the Influence of Tree Falls in Tropical Forest in Tree Species Richness. *Tropical Ecology* 23 (2): 255-279.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos Vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas perennifolias. In A. Gomez-Pompa and S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas de Veracruz, Mexico*. Vol II, pp. 191-239. Editorial Alhambra Mexicana, Mexico.
- NAKASHIZUKA, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV Gap Formation. *Jap. J. Ecol.* 34: 75-85.

- NG, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan Forest trees. Pages 129-162. T.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (Eds). Tropical trees as living systems. Cambridge University. London.
- OLDEMAN, R.A. 1978. Architecture and energy exchange of *Dicotyledonus* trees in the forest. In P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (Eds). Tropical Trees and living systems, pp. 535-560. Cambridge University Press, London.
- ORIAN, G. 1982c. The influence of tree-falls in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology* 23(2): 255-279.
- OROZCO E.L. 1991. Estudio ecológico y estructural de seis comunidades boscosas de la parte noroeste de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Tesis Lic. For. Heredia, Universidad Nacional (en Preparación).
- PERALTA, P.; HARTSHORN, G. 1987. Reseña de Estudios a Largo Plazo sobre composición florística y dinámica del bosque Tropical en la selva, C.R. Editorial UCR. *Rev. Biol.Trop.* (supl.1): 23-39.
- POPMA, J.; BONGERS, F. y WERGER, M.J.A. 1988. Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rain forest species. 97-109
- POPMA, J.; BONGERS, F. y IRIARTE-VIVAR, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* seedlings to gap environments in tropical rain forest. 111-123.
- POPMA, J.; BONGERS, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. pp127-135.
- _____. 1988. Acclimation of seedlings of three tropical rain forest species to changing light availability. pp 151-161.
- RAO K.S., RAMAKRISHNAN P.S. 1989. Role of bamboo in Nutrient conservation during secondary succession following Slash and Burn Agriculture (jhum) in Northeast India. *J. Appl. Ecology*. 26:625-633.
- REICH, P.B. ET AL. 1980. Periodic Root and shoot Growth in Oak. *Forest Sci.* 26(4): 580-598.
- RICHARDS, P.W. 1953. The tropical rain forest. University Press, Cambridge.

- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a Hypothesis. *American Nat*, III, 376-381.
- RUNKLE, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. *Ecology* 62(4): 1041-1051.
- SCHULZ, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in Northern Surinam. N.V. Noord-Hollandsche VitGivers Maatshappij, Amsterdam, The Netherlands.
- SCHUPP, E. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- SCHUPP, W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- SHAW, M. 1969. Factors affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus petrae*) in North Wales. II Acorn Lossses and Germination Under Field Conditions. *Ecologia* 57: 647- 659.
- SPURR, S. 1964. *Forest Ecology*. The Ronald Press Company. U.S.A. pp 352.
- SYNNOTT, T.J. 1980. *TropicL Rainforest Silviculture: a Research Proyect Report*. C.F.I. Ocasional Papers No 10. England. pp 45.
- TAPPEINER, J; McDONALD, M y HUGHES, T. 1986. Survival for tanoak (*Lithocarpus densiflorus*) and Pacific madrone (*Arbutus menziesii*) seedling in forest of southwestern Oregon. *New Forest* 1: 43-55.
- THOMSON, T.; JERRAM. 1960. *Selvicultura Práctica*. Ediciones Zeus. España. pp 340.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J Ecol*. 35:1-22..
- WEBER, H. 1959. Los Páramos de Costa Rica y su Concatenación Fitogeográfica con los Andes Suramericanos. *Inst. Geog. de Costa Rica*. San Jose, Costa Rica. pp 71.
- WEYL, R. 1957. Contribución a la Geología de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica. *Inst. Geog. de Costa Rica*. San jose, Costa

WECK, G. 1966. Dictionary of Forestry. Elsevier Publishing Company. Alemania. pp 573.

WHITMORE, T.C. 1984. Tropical rain Forest of the Far east. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford.

_____. 1975.

WIDMER Y.; CLARK L.G. (en prep.) New species of *Chusquea* (*Poaceae* *Bambucoideae*) from Costa Rica. (Publ. Ann. Mis. Bot. Gard., E.U.A.).

_____. 1990. Floración de algunos bambues (*Chusquea spp*) del sotobosque de los robledales (Cordillera de Talamanca, Costa Rica) y consideraciones para el manejo Forestal. Turrialba, Costa Rica. pp 27.