

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DINAMICA DE LA POBLACION DE *GOETHALSIA*
MEIANTHA (J. Donn. Smith) Burrett EN UN
BOSQUE TROPICAL SECUNDARIO

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa Conjunto de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar el grado de

Magister Scientiae

por

EDUARDO SOMARRIBA CHAVEZ

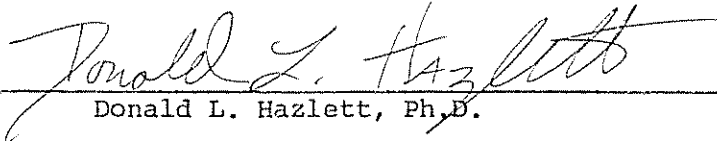
Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Departamento de Recursos Naturales Renovables
Turrialba, Costa Rica

1984

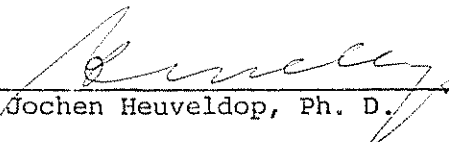
Esta tesis ha sido aceptada en su forma presente por la
Comisión de Estudios de Posgrado del Programa Conjunto UCR/CATIE
como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

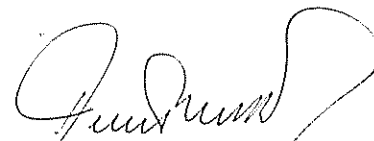
JURADO:



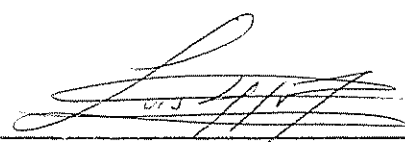
Donald L. Hazlett, Ph.D. Profesor Consejero



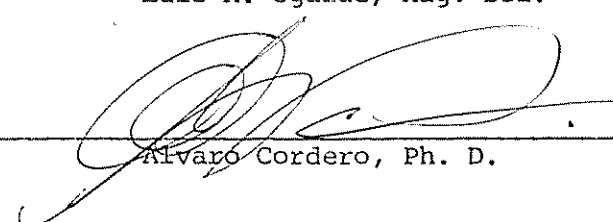
Jochen Heuveldop, Ph. D. Miembro del Comité



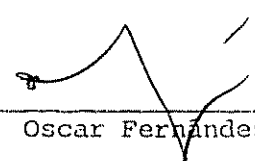
Julio Henao, Ph. D. Miembro del Comité



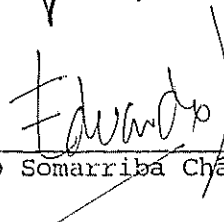
Luis A. Ugalde, Mag. Sci. Miembro del Comité



Alvaro Cordero, Ph. D. Director del Programa de
Estudios de Posgrado en
Ciencias Agrícolas y Re-
cursos Naturales



Oscar Fernández, Dr. Sc. Decano del sistema de
Estudios de Posgrado de
la Universidad de Costa
Rica



Eduardo Somarriba Chávez Candidato

DEDICATORIA

A mi esposa y mi hijo
a mis padres Eduardo y Lilliam
a mis segundos padres Víctor y Amparo
a mis compañeros de promoción
a mis amigos.

AGRADECIMIENTO

La realización de mis estudios y de este trabajo en particular fueron posibles gracias a las diligencias de varias personas, a quienes no omito manifestar mi agradecimiento.

Al Ing. Carlos Morales R. ex-director de la Escuela de Ecología de la Universidad Centroamericana por sus gestiones y apoyo en mi admisión al programa UCR-CATIE,

Al Dr. Donald Hazlett, mi asesor principal, por su dedicada labor de guía y por sus cualidades personales.

A los miembros de mi Comité Asesor, y en especial al Dr. Jochen Heuveldop Coordinador del Proyecto CATIE-GTZ por sus oportunos comentarios y soporte económico.

Al Ing. Eduardo Vargas por su dedicada asistencia en el procesamiento de datos.

Al Ing. John Palmer por hacer disponible su biblioteca personal a mis solicitudes.

A la Sra. Hilda Jiménez de Calvo por su impecable trabajo secretarial.

VITAE

Nombre: Eduardo Somarriba Chávez.

Lugar de nacimiento: Chinandega, Nicaragua.

Fecha de nacimiento: 11 de diciembre de 1956

Preparación académica

Primaria: Colegio San Luis Beltrán, Chinandega, Nicaragua.

Secundaria: Colegio Calasanz, Managua, Nicaragua.

Universidad: Universidad Centroamericana (UCA), Managua, Nicaragua.

Título obtenido: Lic. Biología y Recursos Naturales, 1978.

Posgrado: UCR-CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Título obtenido: Magister Scientiae en Recursos Naturales Renovables, con énfasis en manejo de bosques, 1983.

Experiencia profesional

- Asistente de campo, inventario Flora del Parque Nacional Volcán Masaya, Banco Central de Nicaragua.
- Asistente Técnico, Fitomejoramiento de Arroz, INTA, Ministerio de Agricultura y Ganadería.
- Encargado Ecología Urbana, Dirección Investigaciones, Ministerio de Asentamientos Humanos (MINVAH).
- Profesor de Ecología y Dasonomía, Escuela de Ecología y Recursos Naturales, Universidad Centroamericana (UCA).

CONTENIDO

	<u>Página</u>
RESUMEN	vii
SUMMARY	ix
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xii
1. INTRODUCCION	1
2. MARCO CONCEPTUAL	3
2.1 Demografía	3
2.2 Ciclo de vida de <i>Goethalsia meiantha</i>	4
2.3 El modelo de Lefkovitch	6
2.4 Componentes del modelo de población	7
2.4.1 Fecundidad, germinación y mortalidad de plántulas	7
2.4.1.1 Fecundidad	7
2.4.1.2 Germinación y mortalidad de plántulas	9
2.4.2 Estructura de población y distribución diamétrica	10
2.4.2.1 Estructura de población	10
2.4.2.2 Distribución diamétrica	11
2.4.3 Crecimiento radial	12
2.4.4 Mortalidad	14
3. CARACTERISTICAS DEL SITIO Y DE LA ESPECIE	15
3.1 Condiciones ambientales	15
3.2 Características del bosque	16
3.3 Características de la especie	17
4. METODOS DE CAMPO	20
4.1 Establecimiento de parcelas, numeración y medición de árboles	20
4.2 Germinación y mortalidad de plántulas	21
4.3 Crecimiento radial	21
4.4 Fenología reproductiva y producción anual de semillas	22

	<u>Página</u>
4.4.1 Fenología reproductiva	22
4.4.2 Producción anual de semillas	22
4.5 Mortalidad	23
5. RESULTADOS	24
5.1 Germinación y sobrevivencia de plántulas	24
5.2 Estructura de población	27
5.2.1 Estructura diamétrica	27
5.2.2 Estratificación vertical	30
5.3 Crecimiento radial	33
5.4 Fracción reproductora, producción anual de semillas y fecundidad	37
5.4.1 Fracción reproductora	37
5.4.2 Producción anual de semillas y fecundidad	41
5.5 Mortalidad	44
5.6 Tabla de vida y modelo de población	48
6. SINTESIS	55
7. CONCLUSIONES	60
8. BIBLIOGRAFIA	62
9. ANEXOS	70

RESUMEN

Se estudió la dinámica de población de *Goethalsia meiantha* (J. Donn. Smith) Burrett, una especie arbórea pionera de los neotrópicos, en un bosque secundario de la zona de vida premontano húmedo ubicado en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Con los datos obtenidos de la distribución diamétrica, crecimiento radial, regeneración natural y mortalidad de la especie, se construyó un modelo demográfico preliminar, para facilitar la interpretación sucesional de *G. meiantha* en el sitio de estudio. Los resultados muestran que la matriz de transiciones de la población tiene una raíz latente λ menor que la unidad ($\lambda=0,9963$) que indica una población en contracción a una tasa constante $r=-0,0037$. Esta reducción irá acompañada de cambios en la forma de distribución diamétrica, desde su forma acampanada actual hacia una distribución en forma de "U".

La entrada de los árboles de *G. meiantha* a su etapa reproductora ocurre una vez que alcanzan $> 33,1$ cm de diámetro (d.a.p. ó a 1 m encima del final de las raíces tablares). La producción de semillas en el período de estudio (12/81-12/82) fue de $15,4$ semillas/m², de las cuales un 9% germinan bajo condiciones naturales y un 20% lo hacen cuando se remueve la vegetación del sotobosque. Es posible obtener un índice del 67% de germinación en condiciones de laboratorio.

El crecimiento diamétrico promedio de toda la población fue de $0,57$ cm/año, aunque se registraron valores de $0,26$ y $0,47$ cm/año en las clases diamétricas grandes y pequeñas respectivamente y valores de $0,91$ cm/año en las clases medias. Los factores de mortalidad operan a partir de los 45 cm de diámetro ($0,4\%$) y aumentan hacia la clase de $70-75$ cm ($3,0\%$).

SUMMARY

The population dynamics of *Goethalsia meiantha* (J. Donn. Smith) Burret, a pioneer tree species of the neotropics, was studied in a second-growth forest (humid premontane life zone) in Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Data from studies of diameter size-class distribution, growth rates, natural regeneration and mortality were used to construct a preliminary demographic model. The model results indicated a population transition probability matrix with a latent root ("λ") of less than one ($\lambda=0.9963$), suggesting a contracting population. This population contraction was accompanied by changes in the form of the diameter size-class distribution, from bell shaped to "U" shaped. The model was used to interpret the successional position of *G. meiantha* in this forest.

Most *E. meiantha* trees in this study became reproductively active at approximately 33 cm in diameter (d.b.h. or at 1.0 m above buttress). Seed production during the study period (12/81-12/82) was 15.4 seeds/m²; of these seeds 9% germinated under natural conditions and 20% germinated when the forest understory was removed. It was possible to obtain 67% germination under laboratory conditions.

The mean diameter increment of the whole population was 0.57 cm/year. Values of 0.36, 0.91 and 0.26 cm/year were measured for the small, medium and large diameter classes respectively. Mortality increased with increasing diameter, from 0.4% annual rate in the 45 cm diameter class to 3.0 annual rate in the 70-<75 cm classes.

LISTA DE CUADROS

	<u>Página</u>
Cuadro 1. Precipitación mensual promedio en mm (1944-1981) y para el período de estudio (12/81-12/82) en CATIE, Turrialba, Costa Rica	1
Cuadro 2. Germinación máxima y sobrevivencia de plántulas de <i>Goethalsia meiantha</i> en parcelas con y sin sotobosque al cabo de ocho meses (3/82-11/82). Todos los valores en porcentajes, de un total de 116 semillas por tratamiento y repetición	24
Cuadro 3. Número de árboles de <i>Goethalsia meiantha</i> por posición sociológica y clase de altura (intervalos de 2,0 m), en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Inventario de 0,75 ha, 1982	31
Cuadro 4. Número de árboles de <i>Goethalsia meiantha</i> por posición sociológica, clasificados en base al criterio de exposición solar de Synnott y a un análisis discriminante que utiliza el diámetro ó la altura total de cada árbol como variable de clasificación. En paréntesis el valor en porcentaje del total de 105 árboles	32
Cuadro 5. Incremento diamétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> durante once meses (4/82 - 2/83) y proyectado a una base anual (IDA), proporción anual de paso (Pp) y de permanencia (Pr). En paréntesis el número de árboles medidos por clase	35
Cuadro 6. Fructificación de <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, por diámetro y posición sociológica (1/82-11/82)	38
Cuadro 7. Producción anual (1981) de sámaras de <i>Goethalsia meiantha</i> en el piso del bosque. Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Parcelas de 4 m ²	42
Cuadro 8. Número de sámaras de <i>Goethalsia meiantha</i> con 1, 2 ó 3 semillas y porcentaje de semillas vivas por tipo de sámara. Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, cosecha de 1981	42

Cuadro 9.	Tasa anual de mortalidad y sobrevivencia por clase diamétrica para <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica	45
Cuadro 10.	Tabla de vida y coeficientes de transición para <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica	49
Cuadro 11.	Matriz de transiciones para la población de <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica	50
Cuadro 12.	Distribución diamétrica actual y proyectada (20, 40, 60...100 años) de <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Los totales de las columnas excluyen las plántulas y entre paréntesis se presentan los valores en porcentajes de cada clase con respecto al total de la columna para las distribuciones actual y estable	51

LISTA DE FIGURAS Y ANEXOS

		<u>Página</u>
Figura 1.	Diagrama hipotético del ciclo de vida de <i>Goethalsia meiantha</i>	5
Figura 2.	Distribución diamétrica del bosque de Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica (árboles > 10 cm d.a.p.) inventario 0,75 ha	18
Figura 3.	Distribución diamétrica de <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Inventario 0,75 ha, 1982	28
Anexo 1.	Composición florística, número de árboles y área basal (m ²) por especie en 0,75 ha del bosque de Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, 1982	71
Anexo 2.	Germinación y mortalidad mensual de <i>Goethalsia meiantha</i> (4/82-11/82), en parcelas de 4 m ² con y sin sotobosque en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica	72
Anexo 3.	Diámetro, posición sociológica, crecimiento diamétrico a los ocho y once meses y estado reproductivo de 52 árboles de <i>Goethalsia meiantha</i> en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, 1982	73
Anexo 4.	Programa en FORTRAN para el cálculo de la raíz latente de la matriz de transiciones "M". Escrito por Ing. Eduardo Vargas, Centro de Cómputo, CATIE, diciembre, 1982	74

1. INTRODUCCION

Cuando se abre un sitio para la regeneración natural (un campo abandonado ó una apertura grande dentro del bosque primario), las especies secundarias arbóreas más agresivas colonizan rápidamente el área y toman las posiciones dominantes en el perfil vertical de la comunidad. A medida que avanza la sucesión, las especies de vida corta se vuelven senescentes, mueren y ceden el papel dominante a otras especies debido a su incapacidad para reproducirse en las condiciones de iluminación del piso del bosque. En algunos casos las especies colonizadoras tienen ciclos de vida relativamente largos y se mantienen largo tiempo como dominantes, pero al igual que sus análogos de ciclo corto, son incapaces de reproducirse eficazmente en las condiciones del sotobosque. Este segundo grupo generalmente contiene muchas de las especies valiosas (p.e. *Cordia*, *Rollinia*, *Cedrela*, etc.) y el diseño de modelos apropiados para su manejo e interpretación sucesional requiere información relevante sobre la forma (y los factores) en que se regulan sus poblaciones en el seno del bosque. En este trabajo, se estudió la regeneración natural, estructura diamétrica, crecimiento radial y mortalidad de *Goethalsia meiantha* (nombre común: guácimo blanco), en un bosque secundario de la zona de vida de bosque húmedo premontano, en Turrialba, Costa Rica. La información obtenida sirvió de base para la construcción de un modelo demográfico preliminar que permitiera describir y simular la dinámica de la población y facilitar la interpretación sucesional de la especie y del bosque.

Las hipótesis de este trabajo están íntimamente ligadas a la supuesta historia sucesional del sitio de estudio. El bosque de Florencia Norte crece sobre un cafetal abandonado hace unos 56-70 años (31, 88) y colonizado masivamente por árboles de *G. meiantha* que crecieron rápidamente hasta alcanzar una posición dominante en el perfil vertical del bosque. Debido a su longevidad fisiológica, estos árboles se han mantenido como dominantes, pero parece que la edad sucesional del bosque está alcanzando este

límite de longevidad y la población actual estará entrando en una fase de contracción, con alta mortalidad, poca regeneración natural y cambios en su distribución diamétrica. Con estos antecedentes se han planteados las siguientes hipótesis.

1. La población de *G. meiantha* en Florencia Norte está reduciéndose.
2. Debido a la historia del bosque y a la incapacidad de la especie para reproducirse bajo sombra, la población de *G. meiantha* presenta una estructura diamétrica con el mayor número de árboles en las clases grandes y pocos árboles pequeños.
3. Como corolario de la hipótesis anterior, la mayor proporción de los árboles de la población se encuentran en las posiciones emergentes, dominantes y co-dominantes del perfil vertical del bosque, con pocos árboles intermedios y suprimidos.
4. La entrada anual de individuos nuevos a la población de *G. meiantha* es nula debido a que las condiciones de iluminación del piso del bosque reducen la germinación y elevan la mortalidad de las plántulas.
5. Por ser una especie secundaria pionera, *G. meiantha* entra en la etapa reproductiva, muy temprano en su rango diamétrico.
6. Los árboles grandes de la población están entrando en una etapa de elevada mortalidad.

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 Demografía

La demografía se desarrolló inicialmente para el estudio actuarial de las poblaciones humanas y pronto se convirtió en uno de los pilares más fuertes de la ecología animal (71, 79). Los estudios demográficos en plantas son relativamente recientes y se han concentrado en especies herbáceas y en unas pocas especies arbóreas de zonas templadas (33, 82). Los primeros estudios con especies tropicales se iniciaron con los trabajos de Hartshorn (36), Enright (23, 25), Valen (96) y Sarukhan (79) y han despertado un gran interés en los últimos años. Una revisión detallada sobre las bases conceptuales necesarias para los trabajos demográficos en plantas ha sido presentada por Harper y White (34) y una recopilación de los trabajos publicados sobre este mismo tema han sido presentados recientemente por Harper (33).

Esta evolución en los dominios de los estudios demográficos ha ido acompañada de cambios en las herramientas de análisis. Los estudios clásicos se contentaban con la elaboración de una tabla de vida y una curva de supervivencia de la población y no se pretendía analizar formalmente las respuestas a cambios en el ambiente o en la estructura interna de la población. El factor tiempo se tomaba una constante y se trabajaba con poblaciones estables. El enfoque era estrictamente descriptivo y solo era posible formular algunas inferencias obvias sobre el efecto de uno u otro factor en la curva de supervivencia.

El desarrollo de modelos matemáticos que permitían describir, inferir y simular el comportamiento de poblaciones estables, ampliaron las posibilidades de investigación demográfica. Con los trabajos de Leslie (58, 59) aparecieron modelos en los que el tiempo se podía tomar como un factor discreto, no se asumía estabilidad poblacional ni constancia en el tiempo requerido para pasar de una clase de edad a la siguiente. A pesar de sus ventajas, estos modelos consideraban la estructura por edades como el pivote central de todo el análisis. Lefkovitch (57) modificó estos modelos al utilizar clases variables de tamaños o estadios de vida en lugar de clases de edades

para el estudio de las poblaciones de insectos, y no obstante su objetivo original, abrieron grandes oportunidades para el estudio de poblaciones vegetales en las que era difícil estimar la edad de los individuos. Una revisión detallada del desarrollo y campos de aplicación del modelo original de Leslie ha sido presentado por Usher (93, 94, 95) y sus alcances en la interpretación ecológica fueron presentadas recientemente por Pielou (75).

2.2 Ciclo de vida de *Goethalsia meiantha*

Debido a que la información disponible sobre *G. meiantha* es muy limitada, el objetivo de esta sección es presentar un modelo teórico del ciclo de vida de *G. meiantha*, el cual debe tomarse como una herramienta de análisis mientras se obtiene información relevante sobre la especie.

La clasificación botánica de la especie (4) indica que las flores de *G. meiantha* son hermafroditas, y asumiendo que no existe autoincompatibilidad, esto significa que el tamaño de la fracción reproductora es igual al número de árboles en floración. Por otro lado, los estudios sobre fenología en La Selva (26, 38, 102) y en Florencia Norte (77) sugieren que los árboles reproductores de *G. meiantha* fructifican anualmente, de modo que la incorporación de individuos nuevos (la semilla es un individuo latente) a la población ocurre sobre una base anual. Janzen (47, 48) ha sugerido que especies iteroparas de fructificación anual tienden a producir cosechas de similar tamaño a menos que ocurran grandes variaciones climáticas entre un año y otro. Sin embargo, otros autores (25, 50) han demostrado que esta periodicidad de fructificación no asegura cosechas de igual magnitud.

Este comportamiento reproductivo de *G. meiantha* se complica por la presencia de un banco de semillas que pueden permanecer viables en el suelo por lo menos un año (103, 106). La acumulación de dos o más generaciones de semillas en el banco del suelo complica el cálculo de la tasa anual de fecundidad por árbol debido a que se desconoce la dinámica de la acumulación, germinación o mortalidad de las semillas en el suelo y porque pueden dar origen a un ciclo de vida heterogéneo. No existe evidencia que *G. meiantha* pueda reproducirse vegetativamente, aunque Werner (103) menciona que en La

Selva, Costa Rica, árboles jóvenes creciendo libremente son capaces de rebrotar (no reproducirse) cuando son cortados. Este comportamiento no afecta los cálculos de fecundidad pero complica las estimaciones de mortalidad y no ha sido observado en las condiciones de Florencia Norte.

Los árboles de *G. meiantha* alcanzan hasta 70-80 cm de diámetro y para propósitos de estudio, este rango diamétrico puede dividirse en clases de amplitud fija o variable dentro de las cuales es posible estimar el crecimiento radial, mortalidad y fecundidad. Si excluimos las complicaciones del banco de semillas, un diagrama hipotético (Fig. 1) para una especie hipotética con características semejantes a *G. meiantha* ha sido presentado recientemente por Caswell (13, 14).

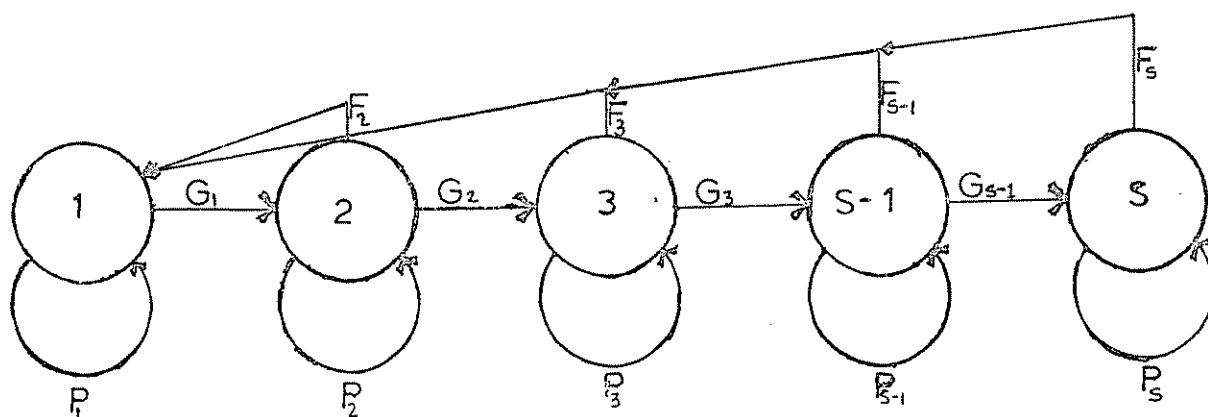


Fig. 1. Diagrama hipotético del ciclo de vida de *Goethalsia meiantha*.

En este diagrama los círculos (1, 2, ..., S) representan las clases diamétricas de la población, las flechas G_1, G_2, \dots, G_{S-1} representan las contribuciones de cada clase a la siguiente (árboles que sobreviven y crecen hasta la clase siguiente), las flechas de reciclaje P_1, P_2, \dots, P_S representan la contribución de cada clase así misma después de una unidad de tiempo (árboles que sobreviven y permanecen dentro de una misma clase) y las flechas de retroalimentación $F_2, F_3, \dots, F_{S-1}, F_S$ representan la contribución de cada

clase en una unidad de tiempo. Una población de este tipo puede describirse adecuadamente con el modelo desarrollado por Lefkovitch (54).

2.3 El modelo de Lefkovitch

El modelo utilizado en este estudio tiene: a) un componente de estructura de población representado en forma de un vector " n_t " que indica la abundancia de individuos en las " s " clases en que dividimos la población y b) una matriz cuadrada " M " de dimensión " s " que contiene los valores de fecundidad por clase (i.e la contribución de nuevos individuos por cada clase), las probabilidades que un individuo cualquiera permanezca y sobreviva dentro de una misma clase (a_{ij}) después de una unidad de tiempo ($t \rightarrow t + 1$) y las probabilidades de que el mismo individuo sobreviva y avance a la clase siguiente (b_{ij}) en la misma unidad de tiempo. El resto de la matriz son ceros, pero pueden incluirse otros términos para representar reproducción vegetativa y situaciones en que algunos individuos avancen más de una clase después de una unidad de tiempo (13, 14, 95).

$$\begin{array}{c} \left[\begin{array}{c} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_{s-1} \\ n_s \end{array} \right] \\ n_{t+1} \end{array} = \begin{array}{c} \left[\begin{array}{cccccccc} a_0+f_0 & f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{s-1} & f_s \\ & b_0 & a_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ & 0 & b_1 & a_2 & \dots & 0 & 0 \\ & \vdots & 0 & b_2 & \dots & \vdots & \vdots \\ & \vdots & \vdots & 0 & \dots & b_3 & \dots & 0 \\ & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & 0 & \dots & \vdots \\ & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & 0 & \dots & \vdots \\ & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \dots & a_{s-1} \\ & & & & & & & b_{s-1} & a_s \end{array} \right] \\ M \end{array} \times \begin{array}{c} \left[\begin{array}{c} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_{s-1} \\ n_s \end{array} \right] \\ n_t \end{array}$$

La matriz " M " es irreductible y no-negativa porque todos los coeficientes son cero o positivos y tiene un valor propio positivo y dominante " λ "

igual a e^r , donde "r" es la tasa intrínseca de crecimiento de la población. Si $\lambda = 1$, la población no aumenta ni disminuye de tamaño, si $\lambda > 1.0$ la población aumenta y viceversa (35, 36). En la operación del modelo, la matriz "M" es un multiplicador del vector de estructura " n_t " que permite calcular la estructura de la población en el futuro.

La posibilidad de introducir cambios en los coeficientes de la matriz "M" equivalentes a raleos, extracciones, cambios en germinación, etc. y observar el comportamiento de la población a través de la respuesta del modelo, han estimulado su utilización en una gran variedad de problemas. Usher (93, 94) lo ha propuesto como un método de manejo de recursos naturales, para la interpretación del estado de sucesión de una o más especies (25), para estudiar la dinámica de regeneración de bosques (50), para la definición del estado de equilibrio de una población (11, 24, 35) para justificar programas de extracción forestal (8) o para la identificación de la aptitud de diferentes historias de vida (15, 25) ó mecanismos reproductivos (11, 15, 80, 81, 82). Una revisión detallada de las aplicaciones para manejo e interpretación han sido presentadas por Usher (95), Enright y Hartshorn (24) y Hartshorn (35) las limitaciones del modelo han sido discutidas por Vandermeer (97) y Pielou (75).

2.4 Componentes del modelo de población

En las secciones siguientes se discuten separadamente los diferentes aspectos de reproducción, estructura diamétrica, crecimiento y mortalidad, analizando la información disponible y argumentando la forma en que estos componentes han sido incluidos dentro del modelo de población de *G. meiantha*.

2.4.1 Fecundidad, germinación y mortalidad de plántulas

2.4.1.1 Fecundidad

Los estudios sobre la producción de frutos (semillas o plántulas) en árboles tropicales y templados de diferente edad o tamaño son escasos y no concluyentes. Para algunas especies de zonas tropicales estacionalmente secas, Janzen (47) ha demostrado que la entrada a la etapa reproductiva es un proceso gradual que va acompañado de cambios en el tamaño

de la cosecha y en la periodicidad de la fructificación. Los árboles jóvenes entrando en etapa reproductiva producen cosechas pequeñas en comparación con los árboles adultos, en cambio, la periodicidad de fructificación varía de una especie a otra. Singh (84) ha reportado que los árboles jóvenes de *Mangifera indica* fructifican anualmente pero que los árboles adultos lo hacen bienalmente. Janzen (47) ha documentado el proceso contrario para *Hymenaea courbaril*.

En teoría existen tres patrones básicos que describen la fecundidad en las clases reproductivas: 1) producción constante en todos los individuos de la población independiente de sus tamaños o edades (forma rectangular) 2) aumento constante en la producción de frutos, semillas o plántulas por árbol a medida que se avanza hacia las clases mayores de edades o tamaños (forma lineal) y 3) producción máxima en las clases intermedias y descenso hacia las clases grandes y pequeñas (forma cuadrática). Hasta la fecha no se han documentado especies con fecundidad constante, aunque se ha sugerido esta posibilidad en varias ocasiones (23, 33). Los estudios de *Cocos nucifera*, *Citrus* spp., *Theobroma*, *Pinus* y *Quercus* citados por Harper y White (34) y los trabajos de Singh (84) con *Mangifera* sugieren que una forma cuadrática es el patrón de fecundidad más representativo de especies arbóreas perennes. Una justificación hacia este tipo de comportamiento fue sugerida por Enright y Ogden (25) a partir del análisis de sensibilidad de los modelos de población de *Araucaria* y *Nothofagus* a cambios en el patrón de fecundidad. Debido a los riesgos crecientes de mortalidad en las clases diamétricas mayores, una tasa lineal de fecundidad reduce sensiblemente el valor de la raíz latente (λ) de la matriz de transiciones y afecta desfavorablemente la estabilidad numérica de la población. La forma cuadrática resultó la estrategia más apropiada para mantener o elevar el valor de λ , mientras que un patrón rectangular no produjo cambios consistentes, hacia abajo o hacia arriba, en la tasa intrínseca de crecimiento de la población. En condiciones tropicales se han utilizado patrones cuadráticos (23, 36) y lineales (79, 96) de fecundidad, aunque este último patrón parece ser característico de especies herbáceas perennes, como se desprende de los estudios sobre aptitud reproductiva de *Ranunculus* spp. (80, 81, 82) y *Dipsacus sylvestris* (15, 44, 104).

La identificación de la forma del gráfico de fecundidad por clase requiere registros prolongados de un gran número de árboles en todas las clases y bajo diferentes condiciones ambientales. En el caso de árboles el problema se complica por la dificultad de contar, marcar y observar las flores y frutos en las copas de los árboles (79). Los estudios demográficos publicados (22, 23, 25, 36, 79, 96) utilizan estimaciones indirectas de la fecundidad por clase (P.e. árboles caídos en fructificación) sin considerar las variaciones entre todas las clases posibles. En este estudio se asume un patrón constante (rectangular) de fecundidad en las clases reproductoras de *G. meiantha*.

2.4.1.2 Germinación y mortalidad de plántulas

Los estudios sobre la germinación de las semillas de especies tropicales se han concentrado en la selección de tratamientos pregerminativos apropiados para el manejo en vivero de unas pocas especies comercialmente valiosas. Por otro lado, los estudios de germinación bajo condiciones naturales se han concentrado en el estudio de la ecofisiología de la germinación de especies que tipifican determinadas etapas serales dentro de la sucesión del bosque (98) y en el estudio de los cambios temporales y espaciales en el banco de semillas del suelo (18, 98, 106). Con excepción de los estudios en los bosques de dipterocarpaceas (19, 70), la literatura tropical es muy escasa en estos temas. Esto es especialmente cierto en los neotrópicos.

Los estudios sobre la mortalidad de plántulas en bosques naturales son aún más escasos (28, 40, 106) pero demuestran que ésta es la etapa más crítica en todo el ciclo de vida de una especie cualquiera. La mayoría de los estudios a largo plazo en los neotrópicos (17, 100) han utilizado plantas $>3,0$ cm de diámetro como límite inferior de sus inventarios y han sido interpretados en forma global analizando los cambios temporales en clases de tamaño sin analizar estos cambios a nivel de especie o población. Los estudios más recientes (43) han ampliado su límite inferior para incluir brinzales de 1,0 cm de diámetro pero dejan sin analizar los estados más críticos ($<1,0$ cm de diámetro) para el establecimiento de las especies.

2.4.2 Estructura de población y distribución diamétrica

2.4.2.1 Estructura de población

A pesar de la aprehensión inicial hacia los modelos demográficos que utilizan clases de tamaños en lugar de edades como estructura de población, muchos autores han coincidido en que debido a la plasticidad del crecimiento y la ontogenia de cada planta, las clases de tamaño son más relevantes que las clases de edades (10, 13, 14, 23, 33, 79, 97, 104). Este es también el punto de vista adoptado en este trabajo y a continuación se discuten las razones por las que se ha seleccionado al diámetro de los árboles como variable de estructura poblacional.

Los argumentos más fuertes se apoyan sobre la existencia de tres etapas (supresión, crecimiento apical y crecimiento radial) durante el ciclo de vida de las especies dentro del bosque (3, 7, 91). Una primer etapa tiene lugar cuando después de germinar dentro del bosque, las plántulas desarrollan un poco en diámetro y altura y luego detienen su crecimiento esperando que se presenten mejores condiciones de iluminación. En este estado de supresión el crecimiento radial es mínimo, aunque puede detectarse un ligero incremento en altura (2). El tiempo que una planta puede permanecer en este estado varía de una especie a otra y funciona como un reloj biológico que decide si la planta responderá o perecerá aunque mejoren las condiciones de iluminación (5).

Si las condiciones de luz mejoran antes de este período crítico (segunda etapa), la planta crecerá rápidamente en altura con escaso engrosamiento del tronco. Una vez que la planta alcanza el dosel superior del bosque, el crecimiento apical se detiene rápidamente debido a la dificultad de transporte de agua hasta la zona fotosintética o porque se elevan los riesgos de tumbamiento por el viento si la copa del árbol sobresale del dosel general del bosque¹. Esta segunda etapa de crecimiento es muy corta en relación a todo el ciclo de vida del árbol (3, 73).

¹/ La tensión lateral sobre la base del tronco aumenta a medida que el punto de aplicación de la fuerza se encuentra más alto (39).

El desarrollo diamétrico del árbol (tercer etapa), se inicia una vez que la planta ha alcanzado el dosel superior y ha desarrollado una estructura fotosintética que le permite robustecer su soporte estructural, almacenar reservas y lograr un balance energético apropiado para satisfacer sus necesidades de mantenimiento, crecimiento y reproducción (92). Generalmente esta es la etapa más larga del ciclo de vida del árbol. Aún al momento de la muerte del árbol, el diámetro es una variable sensitiva ya que en condiciones naturales, vientos, deslizamientos, plagas, etc. matan los árboles antes de alcanzar su máxima longevidad fisiológica (37).

Apoyo adicional para la selección del diámetro como variable descriptiva de la estructura poblacional se obtiene observando el comportamiento reproductivo de los árboles dentro del bosque. Desde un punto de vista poblacional y filogenético, la parte más crítica del ciclo de vida de un árbol se inicia con su entrada a la etapa reproductiva (30), y en condiciones naturales esto se logra solamente una vez que ha alcanzado una posición y un tamaño que le permite satisfacer exitosamente sus necesidades de crecimiento y reproducción (23, 34, 47).

2.4.2.2 Distribución diamétrica

Los estudios sobre distribuciones diamétricas se han orientado principalmente hacia la definición de un estado de equilibrio o desequilibrio del bosque sobre el cual basar los programas de manejo o aprovechamiento (55, 66, 86). Con este propósito se ha reconocido la existencia de distribuciones "estables" que se pueden aproximar con series geométricas decrecientes (56) y distribuciones en forma de campana con diferentes grados de asimetría o kurtosis que han sido descritas con funciones gamma, beta, weibull, etc. (6). El concepto actual favorece a las funciones más flexibles, como beta y weibull, que incluyen parámetros de forma, magnitud y ubicación y permiten describir casi cualquier tipo de distribución diamétrica. Estos mismos conceptos de equilibrio y sus argumentos descriptivos han sido utilizados en bosques tropicales (65) pero se ha cuestionado seriamente su aplicación en los trópicos (63).

Si además de las distribuciones diamétricas de cada especie se cuenta con información sobre crecimiento, mortalidad, dinámica e historia del bosque, las interpretaciones clásicas adquieren mayor significado (38, 53). Estudios de este tipo han sido utilizados previamente en la literatura tropical para interpretar el estado sucesional de las especies o de todo el bosque (53) y para la predicción de rendimientos utilizando modelos matemáticos (32, 89). Su utilización en modelos demográficos es muy reciente. Un estudio detallado de los diferentes tipos de distribuciones diamétricas ha sido presentado por Rollet (76).

La interpretación de la distribución diamétrica de una población requiere un cuidado especial debido a su sensibilidad a la amplitud del intervalo utilizado. Los estudios demográficos de especies arbóreas tropicales (23, 36) han utilizado intervalos de 5,0 cm de ancho pero han dejado sin discutir las implicaciones que esto tiene sobre la forma de la estructura estable y tamaño de la población estimadas a partir de los modelos matemáticos. Los datos de este estudio no se prestan para un análisis de este tipo y el criterio utilizado consiste en seleccionar el intervalo mínimo que permite contar con valores positivos en todas las entradas del vector de estructura " n_t ". Este es un requisito indispensable en modelos con matrices de transición, como el utilizado en este estudio (97).

2.4.3 Crecimiento radial

Los estudios del crecimiento diamétrico por clase son parte importante de los modelos para proyección del crecimiento de bosques y plantaciones (52, 89). En condiciones tropicales estos estudios han sido utilizados para estimaciones de la productividad, predicción de cambios en la estructura diamétrica de una población (64) y para estimar la edad de los árboles (20, 21, 72). En este trabajo, se utilizan para estimar la proporción de individuos que avanzan (y los que permanecen) de una clase diamétrica a la siguiente después de una unidad de tiempo. Para estas estimaciones se utilizan las tasas medias de incremento diamétrico por clase y se asume que los árboles (diámetros) se distribuyen homogéneamente dentro de cada intervalo.

Excluyendo los trabajos con palmas, en los estudios demográficos de árboles tropicales o templados (23, 24, 25, 36), las proporciones de permanencia ó paso de una clase a otra se han estimado midiendo y marcando todos los árboles de una población (ó una muestra de ella) y re-midiendo sus diámetros al cabo de 1 o 2 años. La proporción anual de paso por clase se estima expresando el total de árboles que salen de la clase diamétrica como una fracción ($0 \leq f \leq 1$) del número inicial de árboles en la clase. La proporción de permanencia se calcula como la diferencia de la proporción de paso con respecto a la unidad. Cuando al cabo del período de mediciones no se registran árboles que avanzan de una clase a otra, la proporción de paso se estima proyectando hasta los próximos 5 años el diámetro de cada árbol en base a su tasa de incremento y diámetro original. Al cabo de este período se registra el diámetro final de cada árbol, se calcula el número de árboles que han salido de la clase y se expresa como fracción del número inicial de árboles en la clase.

Este tipo de procedimiento no considera que las proporciones de paso en cada clase varía de un año a otro dependiendo del número de árboles que entran y salen simultáneamente de la clase y que la tasa de incremento diamétrico de cada árbol varía dentro de los 5 ó más años que se utilizan para proyección. Debido a la presencia, en la clase diamétrica considerada y en la clase inmediata inferior, de árboles que crecen en diámetro con tasas variables (64) el patrón de permanencia y/o paso debe mostrar eventos discontinuos con períodos en los que ningún árbol sale de la clase.

La presencia de raíces tablares hasta unos 5,0 m de altura en los árboles grandes de *G. meiantha* es una condición que podría complicar las comparaciones entre las tasas de crecimiento diamétrico de los árboles grandes medidos a 6,0 m de altura y los árboles pequeños sin raíces tablares medidos a 1,30 m de altura. Se conoce que la forma del crecimiento radial varía dependiendo de la altura a que se toman las mediciones (38, 52), pero es hipótesis de este trabajo que el significado biológico del crecimiento es equivalente en ambos casos y que no es conveniente, ni necesario, ajustar la tasa de crecimiento a una altura constante. La única evidencia de soporte a esta hipótesis son los estudios que indican la función estrictamente estructural de las raíces tablares (39, 83, 85).

2.4.4 Mortalidad

Los estudios de mortalidad de árboles por clase diamétrica en las zonas templadas se han concentrado en la identificación de las variables que permiten estimar las probabilidades de muerte de cada árbol y en la formulación de modelos matemáticos, determinísticos o estocásticos, que permiten decidir si un árbol debe considerarse como vivo o muerto. La decisión se establece en base a un valor crítico en la tasa de crecimiento ó en los índices puntuales de competencias de cada árbol, obtenidos por medio de regresión a partir de registros prolongados de mortalidad (32, 51, 67, 68). En condiciones tropicales los estudios prolongados sobre mortalidad son muy escasos y los pocos ejemplos documentados utilizan estimaciones globales de la mortalidad al incluir simultáneamente los registros de todas las especies y tamaños presentes. A pesar de sus limitaciones, estos estudios han demostrado que dentro de una clase diamétrica la tasa anual de mortalidad no es lineal en el tiempo, y que existen simultáneamente dos funciones de mortalidad que dependen de la tasa anual de crecimiento de cada árbol (64, 68). Árboles de lento crecimiento tienen una tasa de mortalidad mayor que los árboles de rápido crecimiento.

Los estudios demográficos tropicales publicados hasta el momento han estimado las tasas anuales de mortalidad por clase diamétrica a partir de las curvas de sobrevivencia (79, 96) o de promedios calculados en base a observaciones de la mortalidad en cortos períodos de tiempo (23, 36). Estos enfoques tienen dos componentes de error. Por un lado, la tasa de mortalidad obtenida a partir de la curva de sobrevivencia solo tiene sentido en el caso de poblaciones estables (40, 73) y por otro lado, la mortalidad observada en cortos períodos de tiempo no ofrece seguridad alguna sobre la predicción de la tasa de mortalidad dentro de la misma clase después de cierto tiempo y mucho menos sobre la mortalidad de todo el bosque (64).

Este trabajo, como los otros estudios demográficos, adolece de todas estas limitaciones debido a que solo se cuenta con un año de registros (12/81-12/82) y las estimaciones de la mortalidad por clase son más bien groseras. Debido a que los métodos de estimación utilizados dependen de la forma de los datos obtenidos en este estudio, los tres métodos de estimación utilizados se presentan en detalle en la sección correspondiente del capítulo de resultados,

3. CARACTERISTICAS DEL SITIO Y DE LA ESPECIE

3.1 Condiciones ambientales

El estudio se llevó a cabo en la sección del bosque de Florencia Norte, CATIE, Turrialba, Costa Rica que no ha sufrido manejo silvicultural desde su abandono hace unos 56 años (31). El bosque está ubicado a los 9°53' Lat. Norte y 83°38' Long. Oeste, en la zona de vida de bosque premontano húmedo (62) y tiene un área aproximada de 2,5 ha. Las parcelas de estudio están ubicadas en la parte superior de un promotorio que se eleva 50 m por encima del valle (652 msnm) con pendientes entre 5-15%.

La precipitación media anual es de 2656 mm, con un período relativamente seco entre febrero-abril (Cuadro 1). Sin embargo, la precipitación durante los meses de estudio fue considerablemente menor que los promedios respectivos.

Cuadro 1. Precipitación mensual promedio en mm (1944-1981) y para el período de estudio (12/81-11/82) en CATIE, Turrialba, Costa Rica.

MESES	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
Promedio	328	171	141	71	135	219	287	275	240	253	241	287
Actual	171	54	47	63	37	233	286	506	279	222	417	169

La temperatura media anual es de 22,3°C con oscilaciones máximas promedio de 9,3°C entre el mes más cálido (abril) y el más frío (enero). Los suelos son inceptisoles volcánicos profundos, arcillo-arenosos, de estructura granular y con pH de 4,9 (3, 16).

3.2 Características del bosque

El bosque crece sobre un cafetal abandonado hace unos 56 años y de acuerdo a los datos de este estudio contiene un total de 26 especies/0,75 ha, distribuidas en 15 familias, de las cuales MORACEAE (5 especies), MELIACEAE y LAURACEAE (3 especies cada una) son las más representadas (Anexo 1).

La densidad del bosque es de 213 árboles > 10 cm de diámetro en 0,75 ha (284 árboles/ha) y un área basal de 17,65 m²/0,75 ha (23,53 m²/ha). Todos estos valores son sensiblemente más bajos que los reportados para bosques en zonas de vida similares en los que se han encontrado entre 60-150 especies/ha y entre 30-51 m²/ha de área basal y entre 400-580 árboles/ha (41) la pobreza florística de este bosque puede deberse a su historial de uso antes del abandono y a la ausencia de áreas boscosas cercanas que sirvan como fuente de semillas.

Utilizando las frecuencias de individuos por especie, el índice de diversidad de Shannon $H' = \sum P_i \times \ln P_i$ indica que la diversidad florística del bosque es bastante baja $H' = -2,0303$. Este índice incluye un componente de presencia ó ausencia de una especie cualquiera y su abundancia relativa dentro de la colección florística (74). La equidad "J" de la distribución es el cociente de la diversidad observada "H" y la diversidad máxima " H_{\max} " que se obtendría si el número de individuos de toda la colección se distribuyera equitativamente en todas las especies. El valor de "J" oscila entre cero para bosques con una sola especie y uno en condiciones de máxima equidad. En nuestro caso $H_{\max} = 3,2581$ y la equidad $J = 0,62$ indica que existe una concentración fuerte de individuos en unas pocas especies (p.e. *G. meiantha*; *V. koschnii*; *R. microsepala* y *M. argentatum*, Anexo 1).

Al utilizar los valores de frecuencia de individuos por especie se asume que un árbol de 10 cm diámetro es igualmente importante que otro de 50 cm de diámetro. La información obtenida de estos índices puede mejorarse utilizando los valores de área basal por especie (que combina número y tamaño de los árboles) como variable de trabajo. En este caso, la diversidad del bosque desciende a $H' = -1,2417$ y la equidad a $J = 0,18$. Esto significa que la mayor parte de la información está contenida en unas pocas especies p.e. *G. meiantha* representa un 51% de los individuos y un 73% del área basal del bosque).

De acuerdo a la clasificación por posiciones sociológicas de Synnott (90)¹ el bosque de estudio presenta un estrato suprimido muy dentro entre 0-6 m de altura, un estrato intermedio muy abierto entre 6-28 m de altura que contiene el 55 % de todos los árboles de las 0,75 ha, un estrato codominante entre 28-34 m de altura que contiene 16 % de los árboles, un estrato dominante bien diferenciado entre 32-37 m de altura que contiene 26 % de los árboles y finalmente, unos pocos emergentes que alcanzan 37-39 m de altura y representan 3 % de los árboles. Estos valores coinciden con otras descripciones de este bosque que muestran índices de área foliar de 3,3 en el dosel superior (emergentes, dominantes y codominantes), 0,3 en la parte media y 3,3 en el sotobosque (88).

La distribución de diámetros de todo el bosque en clases de 5,0 cm de intervalos produce una distribución en forma de "J" invertida (Fig. 2), con las clases diamétricas mayores dominadas casi totalmente por árboles de *G. meiantha*. En cambio, las clases menores contienen la mayoría de todas las especies cuyos individuos adultos no alcanzan grandes tamaños (p.e. *Miconia*, *Pseudolmelia*, *Croton*, *Rheedia*, *Protium*, etc.).

3.3 Características de la especie

G. meiantha, única especie del género, fue descrita como *Luehea meiantha*, por J. Donnell Smith en 1897 y como *G. isthmica* por Pittier en 1914. En cambio, el género *Goethalsia* había sido clasificado dentro de Flacourtiaceae y/o

1 Los criterios de clasificación son los siguientes:

- 0 = EMERGENTE = Árboles con la copa completamente expuesta a la luz solar directa, sin competencia lateral.
- 1 = DOMINANTE = Plano superior de la copa completamente expuesta, con competencia lateral.
- 2 = CODOMINANTE = Parte del plano superior de la copa completamente expuesta pero parcialmente sombreado por árboles más altos (sombreo vertical).
- 3 = INTERMEDIO = Árboles con sombreado vertical completo, pero con exposición directa a luz lateral que entra por aperturas del dosel.
- 4 = SUPRIMIDO = Copa completamente sombreada.

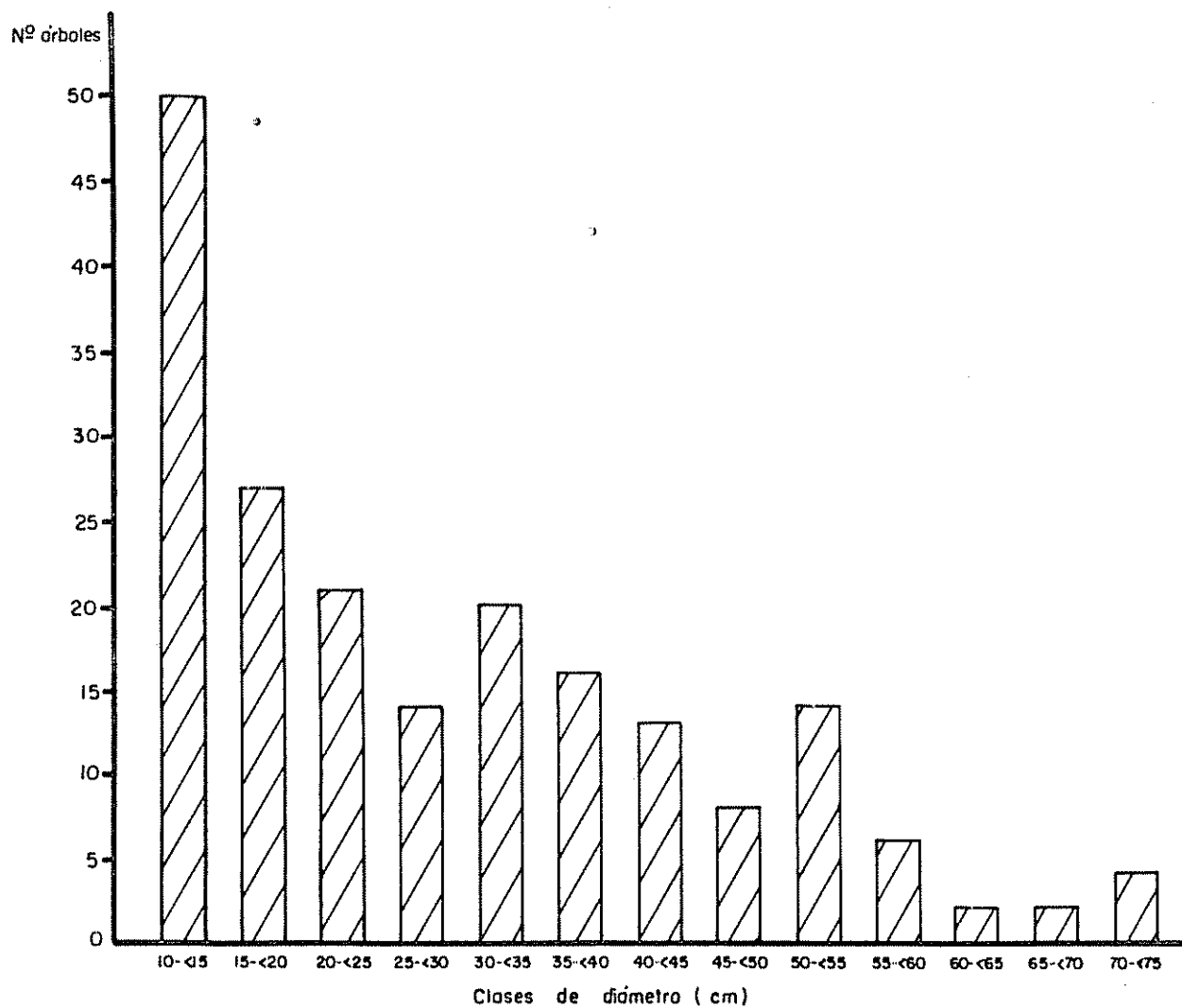


Fig. 2 Distribución diamétrica del bosque de Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica (árboles >10 cm d.a.p.) Inventario de 0.75 ha , 1982

Bixaceae por Gleason y Baehni en 1935, hasta su ubicación definitiva dentro de Tiliaceae por Weibel en 1945 (4).

Es una especie neotropical que ha sido colectada en las zonas húmedas de Perú, Venezuela¹, Colombia, Panamá y Costa Rica (aunque probablemente se extiende más hacia el norte o el sur) en bosques jóvenes y/o maduros a elevaciones entre 0-900 m en las zonas de vida tropical húmedo basal y premontano (4, 41). Observaciones personales indican su tolerancia a suelos con drenaje moderadamente impedido y sujeto a inundaciones leves (p.e. Reserva Biológica Carara y La Selva, Costa Rica).

En las condiciones de Florencia Norte, *G. meiantha* muestra un comportamiento fenológico regular con períodos de floración, fructificación y brotación de hojas que se suceden en secuencia en ciclos anuales (26, 77). Los frutos son sámaras aladas de 22 mm de ancho y 45 mm de largo (4) que maduran un poco antes de la llegada de los meses secos y caen al suelo antes de la entrada de las lluvias. Es una especie semi-caducifolia (92) con un período de renovación foliar corto y sincronizado al nivel de población que produce la impresión de perennifolia. En períodos extremadamente secos, como el de 1982, los árboles detienen su crecimiento radial. Un estudio sobre su ecofisiología (1) indicó que su máxima capacidad fotosintética ($0,75 \text{ g/m}^2/\text{h}$) y su asimilación neta de CO_2 ($0,65 \text{ g/m}^2/\text{h}$) ocurre a bajas intensidades de luz.

Se le considera una especie promisoría para la producción forestal en turnos de 20 años debido a su rápido crecimiento inicial, a su capacidad de rebrotar y a su colonización agresiva (102). Por otro lado, sus hábitos gregarios pueden asegurar la ausencia de controles alelopáticos intraespecíficos (102).

¹/ Gerardo Budowski, Comunicación personal, CATIE, 1983.

4. METODOS DE CAMPO

4.1 Establecimiento de parcelas, numeración y medición de árboles

Se establecieron tres parcelas de 0,25 ha cada una en el bosque de Florencia Norte, dejando una franja amortiguadora de al menos 10 m de ancho entre los límites de las parcelas y los accidentes del bosque (plantaciones circundantes, ríos, senderos, etc.). Cada parcela se tomó como un plano cartesiano dentro del que se numeraron consecutivamente todos los árboles de *G. meiantha* (hasta un mínimo de 1,0 cm dap) avanzando sobre el eje OY de la parcela. Los árboles se marcaron con una placa de aluminio clavada al tronco, o con una cinta plástica atada al tronco en árboles 5,0 cm dap, y se miden sus diámetros con cinta diamétrica o con un calibrador vernier (1,0 mm de precisión) en árboles 10 cm dap. Los diámetros se midieron a una altura constante de 1,30 m sobre el suelo ó 1,0 m por encima del final de las raíces tablares. Se midió la altura total y la altura del tronco hasta la primer ramificación con un hipsómetro Blume-leiss y se estimó el radio de la copa por medio de 2 estimaciones perpendiculares. La posición sociológica dentro del perfil vertical del bosque se estimó para cada árbol dependiendo del grado de exposición de la copa a la luz solar según la metodología de Synnott (90).

Cada uno de los árboles de *G. meiantha* se tomó como el centro de cuatro cuadrantes hipotéticos con uno de sus ejes orientado en la dirección del eje principal de la parcela. En cada uno de los cuadrantes se seleccionó el árbol vecino (>10 cm dap) más cercano, se identificó por especie, se midió la distancia y se tomaron las mediciones anotadas para el árbol central (altura total, posición sociológica, etc.). Este tipo de muestreo incluyó todos los árboles >10 cm dap dentro de cada parcela y sirvió para el estudio del arreglo espacial de los árboles de *G. meiantha* (no incluido en este trabajo). Los datos básicos del estudio no se reproduce en este documento, pero puede obtenerse del banco de datos del Departamento de Recursos Naturales, CATIE, bajo el código DRNR 9015.

4.2 Germinación y mortalidad de plántulas

Se evaluó la germinación de las semillas de *G. meiantha* bajo tres condiciones diferentes: a) bajo bosque (con y sin sotobosque), b) en condiciones controladas y c) a cielo abierto. La germinación bajo bosque se estimó estableciendo al azar una subparcela de 4 x 4 m dentro de cada parcela de 0,25 ha. Cada una de estas subparcelas se dividió a su vez en dos franjas de 2 x 4 m, en una de las cuales se eliminó la vegetación del sotobosque. Se recolectaron todas las sámaras presentes sobre el suelo (sección 5.4.2) se separaron las sámaras de la última cosecha¹ y de éstas se devolvieron un total de 100 a cada franja para evitar parcelas con diferentes número de sámaras. Se llevaron registros mensuales de germinación y mortalidad durante 8 meses.

La germinación de las semillas de *G. meiantha* bajo condiciones controladas se estimó poniendo a germinar un total de 200 semillas aparentemente sanas en una cámara de germinación a 28°C y 97% de humedad. Las semillas se colocaron en discos de petri con papel humedecido, se regaron cada cuatro días y se llevaron registros semanales de germinación durante 45 días.

La germinación a cielo abierto se evaluó poniendo a germinar un total de 840 sámaras en una cama de germinación en los patios del vivero forestal del CATIE. La mezcla de suelo contenía tres partes de arena y una de suelo compostado. No se aplicó riego y se llevaron registros semanales durante tres meses.

4.3 Crecimiento radial

Se seleccionaron un total de 54 árboles de *G. meiantha* de todas las clases diamétricas (51% de toda la población), tratando de obtener el mismo número de árboles por clase para estimar el crecimiento con igual precisión en todas las clases. A los árboles seleccionados se les instaló, en el sitio de medición del diámetro, una banda dendrométrica compuesta de una banda de aluminio (1,9 cm de ancho y 2,0 cm de grosor) sostenida alrededor del tronco con

¹/ La prolongada sequía de este año evitó la decoloración y descomposición de las sámaras más recientes.

un resorte de acero inoxidable (0,5-2,5 lbs de tensión) y adosada con una escala vernier autoadherible que registra cambios en la circunferencia del tronco con 0,1 mm de precisión. Árboles < 8,0 cm diámetro se midieron mensualmente con un calibrador vernier de igual precisión. Se llevaron registros mensuales durante 11 meses.

4.4 Fenología reproductiva y producción anual de semillas

4.4.1 Fenología reproductiva

Durante las visitas mensuales a los 54 árboles de *G. meiantha* seleccionados para estudio del crecimiento radial, se examinó con binoculares el estado fenológico de cada árbol (brotadura de hojas, floración o fructificación) tratando de definir el diámetro mínimo reproductivo de la especie. Debido a que no se pretendía identificar los períodos de máxima fructificación, no se hicieron determinaciones cuantitativas del grado de desarrollo de cada estado fenológico en las fechas de visita (p.e. porcentaje de ramas con frutos, etc.).

4.4.2 Producción anual de semillas

La producción anual de sámaras/m² de suelo se estimó colectando y contando todas las sámaras de la última cosecha presentes en las tres subparcelas de 4x4 m establecidas para los estudios de germinación y mortalidad. Para facilitar los conteos, cada una de las dos franjas de 2x4 m en que habían sido divididas las tres sub-parcelas de 4x4 m, fueron a su vez subdivididas en dos unidades de muestreo de 2x2 m (i.e. un total de 12 cuadrículas de 2x2 m en 0,75 ha de estudio).

El número promedio de semillas/sámara se estimó abriendo cuidadosamente un total de 300 sámaras de la última cosecha, seleccionadas al azar de un lote colectado en el mismo bosque. Para cada sámara se anotó el número de semillas vivas y/o muertas. La producción media de semillas/m² de suelo se obtuvo multiplicando el número promedio de sámaras/m² por el promedio de semillas/sámara.

4.5 Mortalidad

Se midió el área de todo el bosque sobre fotos aéreas de 1979 excluyendo una franja de 10 m de borde en los límites externos del bosque y se midieron los diámetros de todos los árboles de *G. meiantha* caídos o muertos en pie antes de 1981 y en el período 12/81-12/82. Se excluyeron los árboles en avanzado estado de descomposición. Los diámetros se midieron 1,0 m por encima del final de las raíces tablares, esperando que la amplitud del intervalo de clase (5,0 cm) absorbiera los errores de medición debidos al grado de descomposición de la corteza. La identificación de los árboles de *G. meiantha* muertos antes de 1981 se facilitó por las características torceduras del tronco y la gran altura de las raíces tablares (4-6 m).

5. RESULTADOS

5.1 Germinación y sobrevivencia de plántulas

Resultados

Después de cuatro semanas de registros, 67% de 200 semillas de *Goethalsia* germinaron bajo condiciones de laboratorio. El resto de las semillas no germinó en las siguientes tres semanas y mostraban signos de descomposición. En cambio, las semillas de las sámaras puestas a cielo abierto no germinaron durante los tres meses de observación (3/82-5/82).

Los datos de germinación máxima y sobrevivencia de plántulas bajo condiciones de bosque (Cuadro 2) se analizaron como un experimento en bloques completos al azar con dos tratamientos (con y sin sotobosque) y tres repeticiones utilizando los valores máximos de germinación y/o mortalidad dentro de cada repetición en ambos tratamientos. Los valores de sobrevivencia se obtienen dividiendo el número de plántulas vivas al final del estudio entre el máximo germinado en cada repetición. Los registros mensuales de germinación y sobrevivencia se incluyen en el Anexo 2.

Cuadro 2. Germinación máxima y sobrevivencia de plántulas de *Goethalsia meiantha* en parcelas de 4m², con y sin sotobosque al cabo de ocho meses de estudio (3/82-11/82). Todos los valores en porcentajes de un total de 116 semillas por tratamiento y repetición.

Tratamiento	CON SOTOBOSQUE			SIN SOTOBOSQUE		
	I	II	III	I	II	III
GERMINACION	14	4	8	24	13	24
SOBREVIVENCIA	29	50	38	46	23	29

La remoción del sotobosque produjo un índice promedio de germinación del 20%, mientras que la germinación de las parcelas con vegetación natural alcanzó apenas un 9% ($P < 0,01$). La sobrevivencia de las plántulas es similarmente baja en ambos tratamientos (39 y 33% en parcelas con y sin sotobosque) y no es significativamente diferente al 5% de error. Es bastante probable que la sobrevivencia descienda abruptamente con la llegada de los meses secos, tal como ha sido reportado para *Dipterodendron costaricensis* en zonas estacionalmente secas de Costa Rica (28).

Discusión

El aumento en el índice de germinación de las semillas cuando se mejoran las condiciones de iluminación del piso del bosque es un comportamiento muy conocido en la literatura forestal de Malasia (19, 69) y en algunas especies neotropicales cuyas semillas responden a cambios en el foto y/o termoperíodo (91). El 9% de germinación de *G. meiantha* en condiciones naturales es parecido a los reportados para otras especies pioneras como *Cecropia obtusifolia* (1,6%) y *Ochroma lagopus* (12,1%) en México (60).

Debido a que las plántulas germinadas no se marcaron individualmente, los valores presentados en el Cuadro 2 representan el balance mensual de la germinación y mortalidad diaria en cada parcela y probablemente subestiman la germinación real. Otro factor que puede afectar la magnitud de germinación real, y de la dinámica reproductiva de la población, es la presencia de un banco de semillas que pueda absorber más de un período de fructificación, con semillas que se mantienen viables durante más de un año (102, 105).

Si por las condiciones climáticas anuales, todas las plántulas producidas en una cosecha mueren antes de la siguiente fructificación, la población actual de *G. meiantha* desaparecería tan pronto muera el último árbol en pie. Sin embargo, los resultados del análisis de la distribución diamétrica (ver sección 4.2) muestran que al menos un 50% de la población actual son individuos jóvenes y que debe existir un mecanismo alternativo por el cual la sobrevivencia de las plántulas es diferente de cero. Este mecanismo parece estar asociado a la caída de árboles grandes y a la producción de aperturas en el dosel del bosque donde las condiciones de iluminación permiten a las

plántulas de *G. meiantha* germinar y crecer activamente. Un comportamiento de este tipo ha sido sugerido en otros bosques neotropicales (10) y explicaría la distribución en grupos de los árboles de la población de *G. meiantha* en Florencia Norte (Somarriba, E. datos no publicados).

Si *G. meiantha* coloniza masivamente las aperturas, los individuos nuevos provendrán del banco de semillas del suelo o de la fructificación de los árboles vecinos ya que la ausencia de brinzales en el piso del bosque indica su incapacidad para mantenerse dormante. En bosques neotropicales, la dormancia en forma de semillas es común en especies secundarias pioneras, mientras que la dormancia de latizales es común en especies climax (10). Este último tipo de estrategia es también característico de la mayoría de especies de dipterocarpaceas (19, 69).

Con un comportamiento de este tipo, la germinación y sobrevivencia de las plántulas de *Goethalsia* dependerían directamente de la frecuencia de perturbaciones en el dosel del bosque y de la presencia continua de semillas viables en el suelo (producidas anualmente ó acumuladas en el banco de semillas) y la entrada de un individuo nuevo a la población podría estimarse como el producto de las probabilidades de ocurrencia de una perturbación y de la germinación y establecimiento de la plántula en la apertura.

El bosque de Florencia Norte tiene una gran proporción de árboles grandes de *G. meiantha* que están entrando en una fase de intensa mortalidad y que producen frecuentes modificaciones en el perfil vertical del bosque. La caída de tres árboles grandes de *G. meiantha* en el período 12/81-12/82 produjo un área de aperturas de 250m^2 y un censo completo de las plántulas de *G. meiantha* vivas en estas áreas al final del estudio indicó que solo dos plántulas habían sobrevivido y alcanzado 40 cm de altura. Para los propósitos del modelo de población estas plántulas se incluyen dentro de la clase diamétrica 0-3 y se asume una tasa de incremento diamétrico de 1,0 cm/año con una sobrevivencia igual a la clase inmediata superior ($S = 0.9957$). Debido a que se ha incluido la regeneración en el total de aperturas del bosque, la fracción de individuos nuevos que entran a la población se obtiene dividiendo las dos plántulas establecidas entre el total anual de plántulas potencialmente vivas en el bosque.

5.2 Estructura de población

5.2.1 Estructura diamétrica

Resultados

Se encontraron 106 árboles de *G. meiantha* en 0.75 ha de inventario (tres parcelas de 0.25 ha) con diámetros entre 3,2-85,4 cm. El árbol más grande del rodal murió durante el período de estudios y para el análisis de datos se consideraron sólo 105 árboles con diámetros entre 3,2-73,0 cm. Los diámetros de todos los árboles de *G. meiantha* dentro de las tres parcelas se agruparon en clases de 5,0 cm de intervalo y los valores de frecuencia resultantes se tomaron como la estructura diamétrica de la población.

La distribución diamétrica de *G. meiantha* (Fig. 3) muestra la existencia de 4 individuos entre 0- <5 cm de diámetro, una acumulación de árboles entre 30-55 cm y una reducción hacia las clases mayores. La forma bimodal del histograma sugiere a primera vista la existencia de dos subpoblaciones. Un primer grupo son todos individuos jóvenes < 30 cm diámetro y un segundo grupo de árboles > 30 cm. Una revisión más detallada en el campo mostró que los individuos entre 30-45 cm constituyen un grupo intermedio de árboles adultos (una tercer subpoblación) entre los árboles muy recientes de < 30 cm y los más viejos de > 45 cm de diámetro. Los árboles viejos se distinguen por su corteza más oscura y más gruesa, con fisuras y zonas necróticas, la copa más abierta (probablemente con menor área foliar) y en ciertos casos con ramas parcialmente quebradas por el viento.

Los árboles jóvenes, < 30 cm diámetro, representan un 38 % de la población total, los árboles adultos un 34 % y los árboles viejos un 28 %. A juzgar por la forma de la Fig. 3, la entrada de árboles nuevos en los últimos tiempos ha sido relativamente constante, debido a que la mortalidad de los árboles viejos produce sitios apropiados para la regeneración. Esto no significa que los individuos dentro de una clase cualquiera en los primeros 30 cm se establecen simultáneamente, sino que probablemente representan la acumulación de varios años de reclutamiento que son computados dentro de una misma clase debido a la amplitud del intervalo y al lento crecimiento radial de las clases menores.

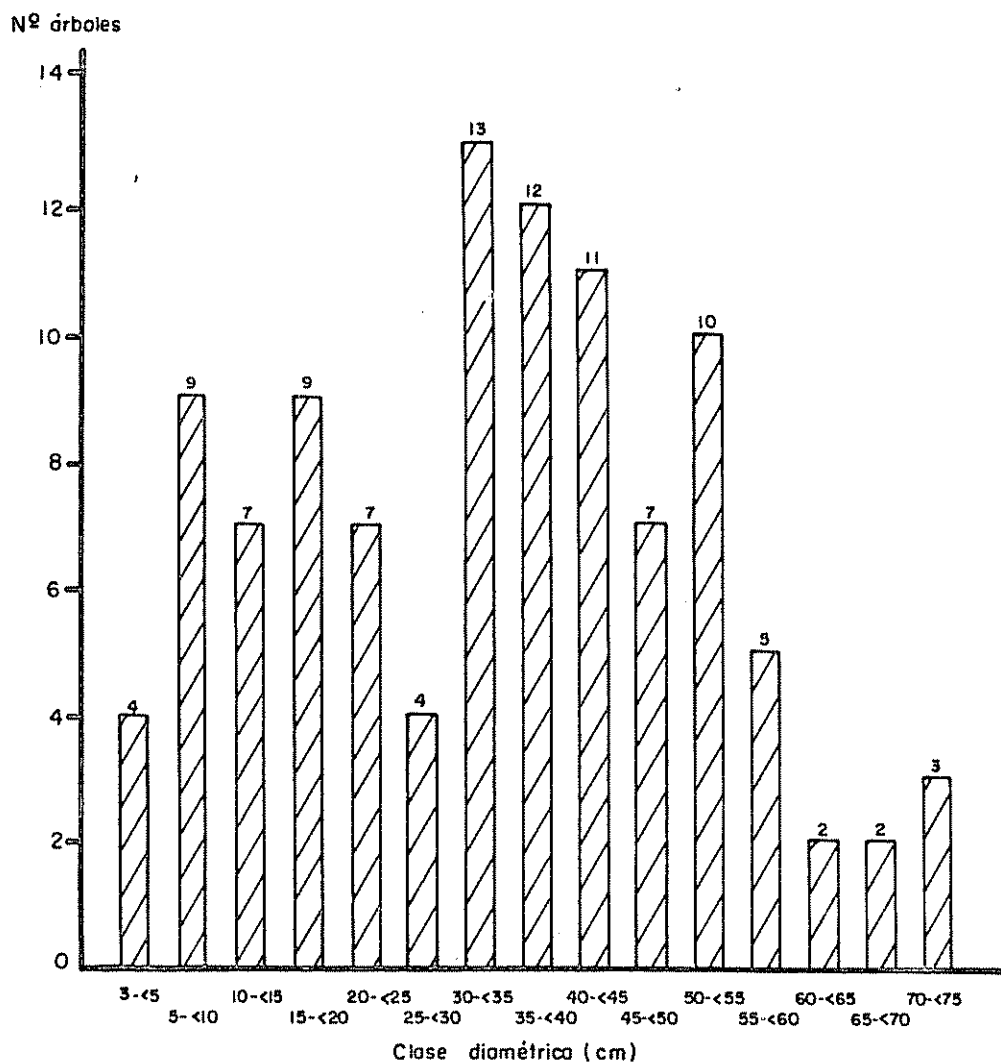


Fig. 3 Distribución diamétrica de *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba Costa Rica. Inventario de 0.75 ha, 1982

Discusión

La hipótesis inicial sobre estructura diamétrica suponía que *G. meiantha*, en virtud de su condición de especie colonizadora y del estado de sucesión del bosque, concentraría la mayor parte de la población en las clases diamétricas mayores y mostraría pocos árboles en las clases menores. Los resultados de este estudio no dan soporte a esta hipótesis, ya que la mayor concentración de individuos se presenta en las clases intermedias del rango diamétrico, con descensos hacia las clases grandes y pequeñas. El descenso hacia las clases grandes tiene un fuerte componente de mortalidad a partir de los 50 cm de diámetro, en cambio, el descenso hacia las clases menores se debe probablemente a la regeneración por grupos pequeños de árboles que se establecen periódicamente en las aperturas del dosel.

Investigaciones recientes han demostrado que distribuciones sesgadas hacia las clases mayores pueden ser producto también de aperturas periódicas ó porque representan poblaciones remanentes (22, 43). Una distribución diamétrica como la encontrada para *G. meiantha* (con el mayor número de árboles en las clases intermedias) podría ser producto de una tasa elevada de perturbaciones en el bosque. Esta explicación ha sido sugerida para distribuciones diamétricas en bosques afectados frecuentemente por huracanes, vientos fuertes ó deslizamientos (38) y para especies que se regeneran en aperturas (76). Otros autores (53) han dado una interpretación diferente al sugerir que son resultados de la reproducción ineficiente de la especie en el bosque ó porque sus individuos crecen rápidamente a través de las clases menores pero detienen (inexplicablemente) su crecimiento en las clases medias. Los resultados de crecimiento por clase obtenidos en este estudio (sección 5.3) no dan soporte a estas interpretaciones ya que las tasas más elevadas de crecimiento radial se obtienen en las clases medias y no en las clases menores.

Si la entrada de árboles nuevos de *G. meiantha* es constante, las tasas de crecimiento radial encontradas en este estudio (Cuadro 5) pueden dar lugar a una distribución diamétrica en forma de "U" por la acumulación de individuos de lento crecimiento en las clases pequeñas y grandes ó a una distribución truncada en las clases menores si la entrada de árboles nuevos

es reducida. Distribuciones diamétricas con pocos individuos en las clases medias han sido también encontradas en bosques tropicales maduros (7, 49).

Si en las condiciones de Florencia Norte el reclutamiento de individuos nuevos en la estructura diamétrica de *G. meiantha* no es estable, la población actual se encontraría en un estado de transición hacia una población más pequeña. Si por el contrario la frecuencia de perturbaciones del dosel produce una entrada constante de individuos nuevos y no existen otras especies de sucesión avanzada, que puedan desplazar eventualmente a *G. meiantha*, la estructura diamétrica actual podría encontrarse en un estado de equilibrio muy particular de este bosque. La posible existencia de distribuciones diamétricas estables, como la de *G. meiantha* en Florencia Norte, que no toman la forma de "J" invertida clásicamente considerada como estable (49, 53, 72, 76) es una situación que requiere investigación adicional porque aumenta las posibilidades de interpretación y manejo de algunos rodales poco diversos dominados por una o varias especies (p.e. *Vochysia hondurensis*).

5.2.2 Estratificación vertical

Resultados

Se construyó una tabla de frecuencias de los 105 árboles de *G. meiantha* por posición sociológica y altura (en intervalos de 2,0 m) para cuantificar la cantidad de árboles en el perfil vertical del bosque. Debido a que el método de clasificación de Synnott (90) no contempla las irregularidades en el dosel producidas por eventos ocurridos en el corto plazo (p.e. una apertura reciente puede ser responsable que un árbol pequeño esté expuesto plenamente a la luz solar y se le clasifique como emergente hasta que el dosel se cierre a su alrededor), una estimación de la posición sociológica esperada para cada árbol en las condiciones promedio del bosque se obtuvo reclasificando todos los árboles en base a su diámetro y/o altura total con una función discriminante calculada a partir de los datos originales (27, 78). Estas nuevas clasificaciones asumen que el diámetro y la altura total de cada árbol son variables menos sensibles que el grado de exposición de la copa, a cambios en la homogeneidad del dosel ocurridas en el corto plazo.

Cuadro 3. Número de árboles de *Goethalsia meiantha* por posición sociológica y clase de altura (intervalos de 2,0 m), en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Inventario de 0,75 ha, 1982.

Intervalo	Emergente	Dominante	Codominante	Intermedio	Suprimido	
2 -<4					3	
4 -<6					3	
6 -<8				3		
8 -<10				1		
10-<12				5		
12-<14				4		
14-<16				4		
16-<18				1		
18-<20				2		
20-<22				-		
22-<24				1		
24-<26				3		
26-<28			1			
28-<30			4			
30-<32			9			
32-<34		2				
34-<36		31				
36-<38	2	10				
38-<40	3	2				
Total	5	45	23	24	8	105
%	4	43	22	23	7	100%

La frecuencia de árboles de *G. meiantha* por posición sociológica y altura según el método de Synnott (Cuadro 3) indica que emergentes, dominantes y codominantes constituyen el 73 % de la población, mientras que 30 % son árboles pequeños de reemplazo (suprimidos e intermedios). Las mayores irregularidades de la clasificación (traslapes entre posiciones sociológicas a una misma altura) ocurren principalmente en los árboles grandes.

Un resumen de las frecuencias de árboles asignados a cada clase después del análisis discriminante (Cuadro 4) indica que la altura total de cada árbol permite reproducir con bastante exactitud la clasificación original basada en la exposición a la luz solar directa. Como principal diferencia, la clasificación discriminante por alturas reubica hacia las clases superiores e inferiores un total de ocho árboles inicialmente clasificados como intermedios. Por otro lado, la clasificación por diámetros produce cambios considerables en todas las clases en base a una redistribución de los árboles inicialmente clasificados como dominantes hacia la clase emergente e intermedia.

Cuadro 4. Número de árboles de *Goethalsia meiantha* por posición sociológica, clasificados en base al criterio de exposición solar de Synnott y a un análisis discriminante que utiliza el diámetro o la altura total de cada árbol como variable de clasificación. En paréntesis el valor en porcentaje del total de 105 árboles.

	EMERGENTE	DOMINANTE	CO-DOMINANTE	INTERMEDIO	SUPRIMIDO
Exposición	5(4)	45(42)	23(21)	24(22)	8(7)
Diámetro	11(10)	29(27)	30(28)	23(21)	12(11)
Altura total	7(6)	45(42)	25(23)	16(15)	12(11)

Discusión

Una hipótesis de este estudio indicaba que por las condiciones sucesionales del bosque y por el comportamiento colonizador de *G. meiantha*, la mayor parte de los árboles de la población se concentraría en los estratos superiores del perfil vertical del bosque. Los resultados de este trabajo dan un soporte parcial a esta hipótesis.

Si consideramos que los árboles más grandes (emergentes y dominantes) son los árboles que entraron y colonizaron inicialmente el bosque, un 52 % de la población actual son árboles establecidos con posterioridad a la primer invasión. Esto sugiere que la población de *G. melantha* todavía no está siendo eliminada del bosque sino más bien, está renovándose completamente.

Según la clasificación en base a diámetros, los árboles emergentes y dominantes representan tan solo un 38 % de la población. El análisis discriminante reubicó 10 árboles inicialmente clasificados como dominantes (en base al grado de exposición de la copa y altura total) hacia la posición codominante, indicando que son árboles probablemente jóvenes que han alcanzado el estrato dominante. Esta clasificación por diámetros divide la población total en un pivote central (clase codominante) con dos extremos balanceados hacia ambos lados. Por ejemplo, las clases dominantes/emergente, que pueden considerarse como una subpoblación saliente con alto riesgo de mortalidad, incluyen un total de 40 árboles y las clases intermedias/suprimida pueden tomarse como clases de reemplazo con un total de 43 árboles. Una estructura demográfica semejante surgió del análisis de la distribución diamétrica de la población (sección 5.2.1).

5.3 Crecimiento radial

Resultados

El muestreo de árboles para medición del crecimiento pretendía producir una distribución rectangular (igual número de árboles en todas las clases) pero debido a la exclusión de árboles con troncos deformes, mortalidad y desajustes de las bandas dendrométricas, la forma final de la distribución de muestreo se aparta ligeramente del objetivo inicial. El número final de árboles medidos por clase aparece entre paréntesis en el Cuadro 5.

Los cambios mensuales en circunferencia medidos por los dendrómetros se transformaron a cambios diamétricos dividiendo por 3,1416. Un detalle del crecimiento diamétrico de todos los árboles a los ocho y once meses, se incluye en el Anexo 3. Dentro de cada clase se promedian, para cada mes, los incrementos diamétricos de los árboles medidos y se obtiene un valor de incremento diamétrico promedio mensual para cada clase. Dentro de cada clase,

estos valores promedios se acumularon mensualmente hasta el mes once y se calcularon funciones de regresión lineal que permitieron proyectar el crecimiento diamétrico de cada clase a una base anual (IDA). Con los valores de (IDA) se calculó el tiempo requerido (T_p) para que todos los árboles presentes en una clase cualquiera avance hasta la clase siguiente. Este valor es el cociente entre el ancho del intervalo de clase (5,0 cm) y el IDA de cada clase. Sobre una base anual, la proporción de individuos que avanzan de una clase a la siguiente (P_r) es equivalente a $1/T_p$. La proporción de árboles que permanecen dentro de la misma clase (P_p) en una unidad de tiempo es igual $1-P_r$. Las probabilidades de permanencia (a_{ij}) ó paso (b_{ij}), las diagonales de la matriz de transición "M", se obtienen multiplicando los valores de P_p y P_r por las probabilidades de sobrevivencia de cada clase. En esta sección solo se presentan los valores de P_p y P_r , los cálculos de a_{ij} y b_{ij} se presentan en la sección 5.6

El incremento diamétrico anual (IDA) proyectado para las clases diamétricas de la población muestra un comportamiento paraboloides con valores pequeños en las clases pequeñas y grandes y valores máximos en las clases medias (Cuadro 5). El crecimiento relativo muestra un patrón diferente. El IDA oscila entre un mínimo de 0,26 cm/año en árboles de 67,5 cm de diámetro y un máximo de 0,91 cm/año en árboles de 27,5 cm. El IDA global para la población es de 0,57 cm/año. Con referencia a la posición sociológica, el crecimiento diamétrico promedio a los once meses (no proyectado) en los 52 árboles medidos (Anexo 3) sigue el orden descendente: codominantes (0,68 cm/año), dominantes (0,58 cm/año), intermedios (0,44 cm/año) y emergentes (0,33 cm/año). Esto difiere del orden emergente > dominante > codominante > intermedios > suprimido reconocido por otros autores (7, 21, 101) y sugiere un componente de senescencia en árboles emergentes y dominantes.

El incremento diamétrico mensual promedio aumenta casi linealmente desde los primeros meses secos hasta el sexto mes de registros donde comienza a notarse una reducción de la tasa de crecimiento. Esta tendencia podría explicarse en términos de la senescencia foliar y no por redistribución de fotosintatos durante los períodos de floración y formación de frutos, ni por cambios en la precipitación mensual como ha sido sugerido para otras especies (20, 92) ya que los máximos incrementos diamétricos se alcanzaron en el

Cuadro 5. Incremento diamétrico de *Goethalsia meiantha* acumulado durante once meses (4/82 - 2/83) y proyectado a una base anual (IDA), proporción anual de paso (Pr) y de permanencia (Pp). En paréntesis el número de árboles medidos por clase.

Diámetro	Incremento once meses	IDA (cm/año) Proyectado	IDA** Relativo %	Pr	Pp
5-<10(5)	0,26	0,47	6	0,0943	0,9057
10-<15(5)	0,41	0,55	4	0,1099	0,8901
15-<20(7)	0,43	0,50	3	0,1020	0,8980
20-<25(5)	0,71	0,73	3	0,1471	0,8529
25-<30(3)	0,74	0,91	3	0,1818	0,8182
30-<35(8)	0,61	0,71	2	0,1429	0,8571
35-<40(6)	0,62	0,76	2	0,1515	0,8485
40-<45(7)	0,64	0,66	2	0,1333	0,8667
45-<50(3)	0,29	0,42	1	0,0847	0,9153
50-<55(6)	0,60	0,61	1	0,1220	0,8780
55-<50 *	0,25	0,35	1	0,0699	0,9301
60-<65(1)	0,25	0,35	1	0,0699	0,9301
65-<70(1)	0,20	0,26	1	0,0518	0,9482
70-<75(1)	0,36	0,49	1	0,0991	0,9009

* Banda dendrométrica dañada durante las mediciones. Se utilizan los datos de la clase 60-<65 cm.

** Crecimiento relativo, como porcentaje del diámetro medio de cada clase.

mes de agosto cuando la población se encontraba en pleno período de floración. En octubre aún se detectaron incrementos diamétricos con respecto al mes anterior a pesar que la fracción reproductora se encontraba formando los frutos (E. Somarriba, datos no publicados). Otros autores (17, 105) han sugerido que la ritmicidad del crecimiento no depende de variaciones mensuales de precipitación en climas no estacionales. Este comportamiento mensual ha sido reportado también para individuos no reproductores de *G. meiantha* en la Selva, Costa Rica (38).

Discusión

Para establecer comparaciones del incremento diamétrico anual de *G. meiantha* con otras especies, es necesario seleccionar especies de igual estado sucesional, de distribución diamétrica similar, en bosques igualmente estructurados y dentro de una misma zona de vida (8, 100). Esto restringe severamente las posibilidades de comparación a unas pocas especies tropicales.

El incremento diamétrico anual de 0,57 cm/año encontrado para *G. meiantha* en este estudio se encuentra dentro del límite de $\approx 1,0$ cm/año (0,5 cm/año como promedio) reconocido para bosques tropicales en los trabajos de Wadsworth (95), Dawkins, (71), Whitmore (105) y otros (8, 17, 100). Este valor de IDA es ligeramente menor que el reportado para *Vochysia hondurensis*, una especie de comportamiento similar a *G. meiantha*, para la que se han medido incrementos de 0,96 cm/año (38).

Estudios sobre el crecimiento diamétrico de *G. meiantha* en La Selva, Costa Rica han demostrado que en aperturas causadas por caídas de árboles y en bosques jóvenes, el IDA de árboles entre 10-15 cm de diámetro alcanza 1,25-1,30 cm/año¹ (38) o aún mayor en bosques de 5-10 años de edad (103). Las cifras reportadas para *Goethalsia* en otros sitios, son considerablemente mayores que el IDA de árboles de igual diámetro medidos en este estudio y aún mayor que el máximo de 1,39 cm/año encontrado en toda la población (Anexo 3). De la gráfica de crecimiento publicada por Werner (103) es

¹/ D. Hazlett, 1982 (datos no publicados) encontró un IDA de 3,0 cm/año en árboles de 10 cm de diámetro y 3 años de edad. Proyecto Univ. de Florida.

posible estimar que el crecimiento diamétrico de *G. meiantha* en bosques > 30 años de edad es ligeramente menor que 0,5 cm/año. Esto coincide bastante bien con lo encontrado en este estudio.

La forma paraboloide del crecimiento diamétrico anual por clase encontrada para *G. meiantha* en este estudio es similar a la gráfica publicada por Werner (103) para la misma especie en bosques maduros y para especies de comportamiento similar como *V. hondurensis* (38). Esta forma de crecimiento representa un comportamiento intermedio entre la gráfica de especies pioneras clásicas (p.e. *Trema*, *Ochroma*, *Cecropia*, etc) y especies de climax. En las pioneras, el IDA es máximo en las clases menores y desciende ligeramente hacia las clases mayores. En cambio, en las especies de climax el IDA tiende a aumentar lenta y consistentemente hacia las clases mayores (8, 17, 64, 105).

La proyección del crecimiento a una base anual con solo once meses de datos, utilizando modelos lineales de regresión tiene dos componentes de error a) una subestimación del crecimiento en los primeros tres meses debido a la sequía y b) una sobrestimación en los últimos meses en los que el crecimiento descenderá por senescencia y renovación foliar (77). El balance final de estas desviaciones sólo podría estimarse con un período más largo de registros.

A pesar de la debilidad inherente de contar con un período de registros muy corto, algunos autores (72) han indicado que para tener datos confiables el período de mediciones no debe ser necesariamente largo, sino que lo más importante es contar con mediciones precisas de un buen número de árboles por clase para poder interpretar la gran variabilidad del crecimiento dentro de las clases. Sin embargo, es imprescindible que el período de registros sea mayor que un año para evitar condiciones climáticas atípicas y que las mediciones se tomen a intervalos cortos (un año o menos) para no enmascarar los rápidos períodos de crecimiento de algunas especies de vida corta (17, 72, 103).

5.4 Fracción reproductora, producción anual de semillas y fecundidad

5.4.1 Fracción reproductora

Resultados

Cuadro 6. Fructificación de *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, por diámetro y posición sociológica. Período de observación 1/82 - 2/83.

Diámetro (cm)	Posición sociológica	Fructificación
\leq 27,3	Intermedios y suprimidos	No
27,4	Dominante	Si
28,4	Co-dominante	No
29,8	Co-dominante	Si
30,5	Dominante	No
31,3	Co-dominante	No
32,6	Dominante	Si
32,8	Co-dominante	Si
33,1	Co-dominante	No
\geq 33,2	Dominantes y co-dominantes	Si

La fructificación de los árboles de *G. meiantha* en Florencia Norte (desde la caída de los apéndices florales hasta la maduración de los frutos) dura aproximadamente cinco meses (octubre-febrero), de modo que los frutos están listos para la dispersión justo a la llegada de los meses secos de enero-marzo. Estos resultados coinciden con los encontrados por San Román (77) para *G. meiantha* en este mismo bosque después de un año de mediciones quincenales y con lo reportado por Hazlett (38) para la misma especie en La Selva, Costa Rica.

El diámetro mínimo reproductivo encontrado para *G. meiantha* en este estudio es de 27,4 cm, pero la entrada a la fase reproductiva es más estable a partir de 33,1 cm de diámetro (Cuadro 6). Dentro de este rango ($>27,4-33,1<$) no existe un patrón definido que explique la entrada de cada árbol a la madurez reproductiva en términos de su diámetro y/o posición sociológica. Árboles $> 33,1$ cm fructifican siempre, independientemente de su posición sociológica.

Considerando los 52 árboles estudiados (Cuadro 6 y Anexo 3) 96 % de los árboles dominantes y todos los emergentes fructificaron en 1982, en cambio, ninguno en posición intermedia produjo frutos durante el estudio. Las variaciones más pronunciadas se produjeron en árboles codominantes, de los cuales 37 % fructificaron este año. Esta última cifra puede deberse al reducido número ($n=8$) de árboles medidos en esta posición sociológica.

Si consideramos el valor de 33,1 cm de diámetro como límite inferior reproductivo, lo tomamos como representativo de su clase diamétrica y determinamos el total de árboles de la población (no de los 54 árboles estudiados) por encima de esta clase, encontramos que existen 65 árboles reproductores (62 %) de *G. meiantha* en las 0,75 ha de estudio.

Discusión

Inicialmente se suponía que en virtud de su condición de especie secundaria colonizadora, los árboles de *G. meiantha* alcanzarían temprano su madurez sexual dentro del ciclo de vida. Los resultados de este estudio indican que *G. meiantha* no se comporta como una especie pionera clásica (29, 30, 91) y que su capacidad colonizadora parece depender de la presencia de un banco

de semillas en el suelo, capaz de responder a las aperturas del dosel irregularmente distribuidas en tiempo y espacio.

Si consideramos que la distribución diamétrica es sensible a la historia ecológica de la población y dividimos el rango diamétrico observado de *G. meiantha* en tres tercios, la fase reproductiva de la especie tiene inicio en el segundo tercio del rango de diámetros (casi en el centro de su distribución diamétrica). Especies pioneras clásicas como *O. lagopus* comienzan a reproducirse activamente muy temprano en su ciclo de vida (29, 30). Sin embargo, el conocimiento del ciclo de vida de las mayorías de las especies tropicales no es concluyente con respecto a las estrategias reproductivas de especies sucesionales o climax, porque se han reportado especies tropicales consideradas como climax (p.e. *Pentaclethra macroloba*) que alcanzan su madurez sexual en un diámetro muy parecido a *G. meiantha* (37,5 vs 33,1 cm) pero que representa la mitad del primer tercio de su distribución diamétrica (40). En un plano más general, Harper y White (34) han sugerido que plantas leñosas perennes entran en su etapa reproductiva en el primer décimo de su longevidad. En el caso de árboles, un período prereproductivo de unos 40 años puede ir seguido de otro reproductivo de más de 300 años. La interpretación de los resultados de este estudio se ve oscurecida por la utilización de clases de tamaños en lugar de edades.

Excluyendo los árboles con $< 27,1$ y $> 33,1$ cm de diámetro en los que la entrada o no en fructificación es un evento determinístico, la gran variación en el comportamiento reproductivo de los árboles $> 27,4 - 33,1 <$ cm de diámetro y en diferentes posiciones sociológicas puede sugerir la existencia de algún reloj biológico de conteo (probablemente el nivel anual de reservas acumuladas) que obligue a los árboles en estas clases a mostrar fructificaciones supraanuales. Esto ha sido reportado para árboles de otras especies que están apenas entrando en etapa reproductiva (47).

La variabilidad en la respuesta de fructificación en árboles $> 27,4 - 33,1 <$ que ocupan indistintamente posiciones dominantes y codominantes y la presencia de dos árboles codominantes de $> 33,1$ cm de diámetro que entraron en fructificación indica que el tamaño del árbol es el factor fundamental en la decisión para entrar en etapa reproductiva. A pesar de la estrecha

relación entre tamaño y posición sociológica, esta segunda variable es un factor secundario (aunque muy importante) en la respuesta reproductiva.

El diámetro mínimo reproductivo encontrado en este estudio (27,4 cm) no coincide con lo reportado por Werner (103) para la misma especie en La Selva, Costa Rica, quien indicó que la fructificación de los árboles de *G. meiantha* que crecen libremente en aperturas durante todo su ciclo de vida, se inicia a los cinco años de edad. Considerando una tasa de incremento diamétrico entre 3,0-5,0 cm/año (como ha sido sugerido por Werner en ese mismo trabajo) esto significa que la fructificación tiene lugar cuando los árboles alcanzan entre 15-25 cm de diámetro. Estos valores son menores que el mínimo absoluto de 27,4 cm encontrado en este estudio y sería explicable si el tamaño de entrada a la fase reproductiva depende de la ontogenia de cada árbol, de modo que árboles originalmente suprimidos muestren un retraso considerable en su respuesta reproductiva después que mejoren sus condiciones de crecimiento dentro del bosque. Esto ha sido sugerido también por Hartshorn (36) para *Pentaclethra macroloba*.

Otros estudios (38) muestran que árboles de *G. meiantha* entre 10-15 cm de diámetro creciendo en aperturas del bosque en la misma zona de estudio de Werner, no fructificaron durante dos años de observación. Por otro lado, cinco árboles de *G. meiantha* de tres años de edad y entre 10-13 cm de diámetro creciendo como dominantes a 200 m del sitio de estudio, no han entrado en etapa reproductiva (observaciones personales).

5.4.2 Producción anual de semillas y fecundidad

Resultados

La producción anual promedio (1982) de frutos en el suelo del bosque es de 13,3 sámaras/m², aunque ocurren variaciones considerables en la producción en diferentes sitios del bosque (Cuadro 7).

Existen proporciones variables de frutos con 1, 2 ó 3 semillas que contienen diferentes cantidades de semillas vivas (Cuadro 8). El 85 % de las sámaras contienen una sola semilla de las cuales 33 % están vivas; otro 14 % de las sámaras contienen dos semillas con 66 % de semillas vivas y apenas un 1 % tiene frutos con tres semillas de las cuales 33 % son semillas vivas.

Cuadro 7. Producción anual (1981) de sámaras de *Goethalsia meiantha* en el piso del bosque. Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Parcelas de 4 m².

PARCELA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
SAMARAS	80	63	102	84	22	32	11	25	71	42	45	62	
\bar{X}/m^2	20	16	26	21	6	8	3	6	18	11	11	16	$\bar{X}=13,3$

Cuadro 8. Número de sámaras de *Goethalsia meiantha* con 1, 2 ó 3 semillas y porcentaje de semillas vivas por tipo de sámara. Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, cosecha de 1981.

Semillas/sámara	Número de sámaras	%	Número Semillas vivas	%
1	255	85	87	33
2	42	14	55	66
3	3	1	3	33
TOTAL	300	100	145	42

El promedio global de semillas por sámara es de 1,16 de las cuales un 42 % son semillas vivas. Multiplicando el número promedio de sámaras/m² (13,3) por el número promedio de semillas/sámara (1,16), se estima que la producción anual de semillas/m² es de 15,4.

La producción anual estimada de semillas vivas en las 0,75 ha es de 48251, de las cuales emergen un total de 4343 plántulas/año (9,0 % de germinación; sección 5.1). La fecundidad promedio por árbol se obtiene dividiendo la fracción de semillas vivas que germinan bajo condiciones naturales entre el número de árboles reproductores en la población. En las condiciones del sitio de estudio este valor asciende a 66,81 plántulas/árbol reproductor.

Discusión

Las fuertes variaciones en el número de fruto en diferentes parcelas es característica de especies con frutos alados dispersados por gravedad y/o viento (43, 48) con los parches de máxima densidad en las cercanías de los árboles progenitores. Este tipo de dispersión favorece el reemplazo "in situ" de los reproductores por individuos de la misma especie.

La presencia, dentro de una misma población, de frutos con número variables de semillas no es una condición muy particular de la especie. Una situación similar ha sido reportada para *Scheelea rostrata*, una palma tropical, sugiriendo que representan variaciones ecotípicas en la producción de semillas para escapar de los depredadores y aumentar las probabilidades de dispersión (9). Estos argumentos suponen que la probabilidad de sobrevivencia del embrión al ataque de depredadores aumenta a medida que aumenta el número de embriones por fruto. Por otro lado, Stebbins (87) sugiere que la presencia de frutos con múltiples embriones, en lugar de muchos frutos con un solo embrión, constituye una alternativa más económica para aumentar la descarga reproductiva de una especie. La proporción descendente de frutos con más de una semilla indica la existencia de un valor crítico, más allá del cual no resulta competitivamente ventajoso subdividir las reservas disponibles.

Contrariamente a lo esperado según la hipótesis de Bradford y Smith (7), la proporción de semillas vivas no aumenta a medida que aumenta el número de semillas por fruto, sino que las proporciones son relativamente bajas en frutos con una y tres semillas y alta en frutos con dos semillas. Una distribución de este tipo se puede obtener si la depredación se concentra en los frutos más grandes, pero por otro lado se distribuye al azar entre frutos con una ó dos semillas si las diferencias en tamaño no son muy marcadas (p. e. un depredador obtendrá mayores proporciones de los frutos más abundantes con un mismo esfuerzo). Otros estudios han demostrado que la selección de los frutos por parte de los dispersores y/o depredadores no se distribuye al azar entre los varios tamaños posibles (42, 45, 46).

Las mediciones de la fecundidad por árbol y clase diamétrica realizadas en este estudio e incorporadas en el modelo poblacional de *G. mexantha* tiene tres componentes de error. Primeramente, asumimos que la cosecha anual de

frutos no depende de variaciones climáticas anuales. Esto es difícil de sostener, porque en años extremadamente secos, nublados o atípicos, la cantidad de energía fijada y almacenada por la población reproductora afectará la producción total de frutos (menos árboles entran en fructificación ó se producen menos frutos/árbol. La aborción de frutos por desbalances energéticos anuales a nivel de árbol y de población han sido documentados para otras especies arbóreas tropicales (47). En segundo lugar, se asume que no habrán cambios en la fecundidad promedio por árbol al ocurrir cambios en la densidad y competencia dentro del bosque al cambiar el tamaño y la estructura diamétrica de la población y en tercer lugar asumimos que la descarga reproductiva es constante en árboles de todas las clases reproductivas. La impresión visual de la fructificación de los árboles estudiados sugiere que la producción de semillas es mayor en las clases reproductoras medias y desciende hacia ambos extremos. Otras especies arbóreas tropicales (23, 36) e hierbas de zonas templadas (33) muestran este tipo de comportamiento, aunque se han reportado poblaciones en las que la descarga reproductiva aumenta constantemente hacia las clases mayores (79).

5.5 Mortalidad

Resultados

Se midieron un total de 16 árboles muertos de *Goethalsia meiantha* en todo el bosque, con diámetros entre 45,2 - 86,2 cm (Cuadro 9). Esto corresponde a la mortalidad acumulada sobre el piso del bosque por un período equivalente al tiempo que tarda un árbol grande de *G. meiantha* para descomponerse totalmente. Estos resultados indican que la probabilidad de muerte aumenta a partir de los 45 cm de diámetro y que la probabilidad de encontrar árboles vivos > 75 cm es casi nula¹. Para los propósitos del modelo de la población de *G. meiantha*, la sobrevivencia en las clases > 75 cm se toma como cero.

1/ No es igual a cero porque la presencia de árboles muertos de *G. meiantha* < 75 cm de diámetro, sugiere que a largo plazo la sobrevivencia en estas clases es diferente de cero.

Cuadro 9. Tasa anual de mortalidad y sobrevivencia por clase diamétrica para *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica.

Clase Diamétrica cm	Diámetros Medidos	Mortalidad Acumulada	Mortalidad Anual	Sobrevivencia Anual
45-<50	45,2+	1	0,0043	0,9957
50-<55	52,0;52,7+;53,2	3	0,0030	0,9970
55-<60	57,5+	1	0,0059	0,9941
60-<65	60,0;63,0;64,0	3	0,0429	0,9571
65-<70	65,8	1	0,0143	0,9857
70-<75	70,0;71,6;72,6	3	0,0300	0,9700
>75	79,3;82,5;85,4+,86,2	4	-	-

+ Árboles caídos en el período 12/81 - 12/82.

Un total de cinco árboles murieron en el período 12/81 - 12/82, dos de los cuales fueron derribados durante la caída de los otros. Uno de estos árboles derribados (12,6 cm de diámetro) se aparta del rango diamétrico más común de los árboles muertos (45-75 cm) y no se incluyó para el análisis de la tasa anual de mortalidad.

La mortalidad durante el período 81-82 se distribuye irregularmente en todas las clases diamétricas e impide la estimación directa de la tasa anual de mortalidad por clase. Con este propósito se han evaluado tres enfoques de estimación. Primeramente se puede estimar una tasa anual promedio de mortalidad para las clases > 45 cm de diámetro dividiendo la mortalidad observada en el período 81-82 entre el total de árboles vivos > 45 cm de diámetro en todo el bosque y luego dividiendo este promedio entre el número de clases incluidas. Este enfoque produce una estimación de la tasa anual promedio de mortalidad por clase del 0,69 % (tasa de sobrevivencia por clase de 0,9931) y asume que es homogénea y constante en todas las clases > 45 cm de diámetro.

Una segunda estimación se obtiene graficando a) la mortalidad acumulada como porcentaje del total de árboles vivos de todo el bosque en las clases $> 45 - 75 <$ cm y b) la mortalidad del período 81-82 expresada también como porcentaje y calculando para cada clase el número de años requeridos para hacer coincidir la gráfica de b) con a). Este enfoque produjo resultados no satisfactorios porque la mortalidad durante 81-82 no se distribuyó homogéneamente en todas las clases.

Una tercera estimación se obtiene calculando la proporción que representa la mortalidad acumulada por clase del total de árboles vivos de todo el bosque en las mismas clases y luego dividiendo estas proporciones entre el número de años que han permanecido los troncos medidos sobre el piso del bosque (tiempo de descomposición). Este es el enfoque utilizado en este estudio.

Los estudios de descomposición de troncos en bosques tropicales son escasos y no concluyentes debido a la dificultad para determinar con exactitud la fecha de caída de los árboles, su estado fisiológico antes de caer (p.e. árboles muertos en pie), condiciones ambientales variables, métodos de análisis inexactos, etc.¹. Sin embargo, los trabajos de Lang y Knight (54) en Panamá con árboles > 15 cm de diámetro de varias especies, sugieren un tiempo promedio de descomposición de 10 años. Por otro lado, un estudio de 13 años de duración en Barro Colorado, Panamá (12), en el que se evaluaron 112 especies diferentes, indicó que el 66 % de todas estas especies tienen períodos de descomposición menores que los 13 años de estudio. Entrevistando a varios trabajadores que han trabajado > 15 años en el lugar, se ha estimado que la edad de alguno de los árboles de *G. meiantha* caídos en el sitio es de aproximadamente 12 años, pero debido a que se han excluido los troncos muy descompuestos, se estima que el tiempo de descomposición medido (o mortalidad acumulada) es de unos 10 años.

Considerando un tiempo de descomposición de 10 años, la tasa anual de mortalidad por clase asciende hacia las clases mayores desde 0,43 % en árboles

^{1/} J. R. Palmer, comunicación personal. CATIE, 1982.

40-45 hasta un 10 % en árboles > 75 cm de diámetro (Cuadro 9). A excepción de un árbol de 12,6 cm de diámetro muerto en el período 81-82, no se observó mortalidad en árboles 1 - < 45 cm y para los propósitos del modelo de población se asume que la tasa anual de mortalidad igual a la estimación para la clase 45- < 50 cm.

Discusión

La hipótesis original de este estudio asumía que la población actual de *G. meiantha* estaría constituida por árboles grandes que colonizaron el bosque al momento de su abandono y que a la fecha estarían entrando en una fase de intensa mortalidad porque la edad sucesional del bosque es cercana a la longevidad fisiológica estimada para la especie. Los resultados de este trabajo no dan soporte a esta hipótesis porque solo una pequeña parte de la población (38 % según el estudio diamétrico; sección 5.2) puede considerarse como árboles viejos que entraron temprano en la historia sucesional del bosque y que muestran actualmente una tasa de mortalidad > 1,0 % anual (árboles > 60 cm en Cuadro 9).

Las estimaciones de la mortalidad anual por clase presentadas en este trabajo son muy tentativas debido a que un año de observaciones no permite detectar la mortalidad regular producida por las condiciones de competencia y supresión de los árboles en las clases menores (67, 68). En cambio, la mortalidad acumulada para las clases mayores (como la medida en este estudio) indica que la probabilidad de muerte aumentan a partir de los 45 cm de diámetro. Los datos de este estudio indican que la mortalidad dentro de una clase cualquiera se produce en eventos aislados con períodos intermedios en los que no muere ningún árbol. Esto significa que la probabilidad de que ocurran igual número de muertes dentro de una clase cualquiera en dos años sucesivos no es constante.

A pesar de su carácter preliminar, los resultados de este estudio sugieren que los riesgos de mortalidad son elevados en plántulas (sección 5.1) y árboles > 45 cm de diámetro y que existe una región intermedia en la que las probabilidades de muerte son muy pequeñas. Patrones de sobrevivencia de este tipo han sido publicadas para algunas palmas (79, 96) latifoliadas (36) y

coníferas tropicales (23). Estudios sobre demografía o modelos de crecimiento de bosques templados han reconocido la existencia de curvas de este tipo pero la mayoría de los ejemplos publicados utilizan funciones de mortalidad (implícitas o explícitas) con tasas constantes o decrecientes hacia las clases mayores (32, 67). Esto puede deberse a que las funciones de mortalidad son calculadas a partir de las distribuciones diamétricas en forma de "J" invertida obtenidas para todo el bosque o para poblaciones específicas.

Los resultados de este trabajo subestiman la mortalidad en las clases menores, principalmente árboles intermedios y suprimidos, donde los riesgos de muerte por supresión y daño mecánico son elevados, pero es probable que la zona intermedia de baja mortalidad en el patrón de sobrevivencia de *G. meiantha* contenga todos los individuos dominantes y codominantes de < 45 cm de diámetro. Algunos estudios con especies tropicales clímax han indicado que la tasa anual de mortalidad en brinzales de 2-5 cm de diámetro es de 2,6 % (36) y en la literatura sobre bosques tropicales se considera que la tasa promedio de mortalidad de brinzales en todo el bosque es cercana al 1 % (8, 63).

5.6 Tabla de vida y modelo de población

Un resumen de los datos sobre crecimiento radial, distribución diamétrica, sobrevivencia y fecundidad se presentan en el Cuadro 10 y la matriz de transiciones calculada a partir de estos datos se muestra en el Cuadro 11. Los coeficientes de permanencia dentro de una clase (a_{ij}) y de avance (b_{ij}) se obtienen multiplicando los valores de la columna de sobrevivencia por las entradas correspondientes de proporción de permanencia (Pp) y de paso (Pr) respectivamente.

La raíz latente o valor propio de los coeficientes se obtiene elevando la matriz "M" a exponentes cada vez mayores que siguen una serie geométrica en potencias de dos ($k = 2, 4, 8, 16, 32, \dots, 128, 256, \dots$ etc.) hasta que todos los coeficientes se vuelven positivos y estables. Durante el cálculo de " λ " se utilizan un total de tres matrices 1) la matriz original "M" 2) la matriz exponenciada en cada valor de k, M^k o "y" 3) una matriz "Z" que se obtiene multiplicando $M \cdot M^k = Z$. Luego dividiendo "Z" entre "y" se obtienen los valores propios de cada coeficiente en la matriz. Si la

Cuadro 10. Tabla de vida y coeficientes de transición para *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica.

Diámetro	Número árboles	cm/año	S	Pr	Pp	b_{ij}	a_{ij}	Fecun- didad
Plántulas	4343	-	0,0002	1,0000	0,0000	0,0002	0,0000	0
<3	2	1,00	0,9957	0,3333	0,6667	0,3319	0,6638	0
3-<5	4	0,47	0,9957	0,2350	0,7650	0,2340	0,7617	0
5-<10	9	0,47	0,9957	0,0943	0,9057	0,0939	0,9018	0
10-<15	7	0,55	0,9957	0,1099	0,8901	0,1094	0,8863	0
15-<20	9	0,50	0,9957	0,1020	0,8980	0,1016	0,8941	0
20-<25	7	0,73	0,9957	0,1471	0,8529	0,1465	0,8492	0
25-<30	4	0,91	0,9957	0,1818	0,8182	0,1810	0,8147	0
30-<35	13	0,71	0,9957	0,1429	0,8571	0,1423	0,8534	66,81
35-<40	12	0,76	0,9957	0,1515	0,8485	0,1508	0,8449	66,81
40-<45	11	0,66	0,9957	0,1333	0,8667	0,1327	0,8630	66,81
45-<50	7	0,42	0,9957	0,0847	0,9153	0,0843	0,9114	66,81
50-<55	10	0,61	0,9970	0,1220	0,8780	0,1216	0,8754	66,81
55-<60	5	0,35	0,9941	0,0699	0,9301	0,0695	0,9246	66,81
50-<65	2	0,35	0,9571	0,0699	0,9301	0,0669	0,8902	66,81
65-<70	2	0,26	0,9857	0,0518	0,9482	0,0511	0,9346	66,81
70-<75	3	0,49	0,9700	0,0991	0,9009	0,0961	0,8739	66,81

Cuadro 12. Distribución diamétrica actual y proyectada (20, 40...100 años) de *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica. Los totales de cada columna excluyen las plántulas. Entre paréntesis, valores en porcentaje.

Diámetro (cm)	Actual	Número de años > 1982					256 (Estable)
		20	40	60	80	100	
Plántulas	4343	4553	4431	4016	3599	3286	1933
<3	2(1)	3	3	2	2	2	1(3)
3-<5	4(3)	4	4	3	3	3	1(3)
5-<10	9(8)	8	9	8	7	7	4(10)
10-<15	7(6)	7	7	7	6	6	3(8)
15-<20	9(8)	8	7	7	7	6	3(8)
20-<25	7(6)	6	5	5	5	4	2(5)
25-<30	4(3)	5	4	4	4	4	2(5)
30-<35	13(12)	7	5	5	5	5	2(5)
35-<40	12(11)	9	5	4	4	4	2(5)
40-<45	11(10)	11	6	5	5	5	2(5)
45-<50	7(6)	13	11	8	7	7	4(10)
50-<55	10(9)	8	8	6	5	5	2(5)
55-<60	5(4)	10	14	12	10	8	5(13)
60-<65	2(1)	4	8	8	7	6	3(8)
65-<70	2(1)	3	7	8	8	6	3(8)
70-<75	3(2)	1	2	3	3	3	1(3)
Total	107(100)	107	105	95	88	79	40(100)

matriz original "M" ha sido elevada a un exponente suficientemente alto, todos los valores propios serán iguales y este valor corresponderá a la raíz latente de la matriz original. La raíz latente de la matriz obtenida en este estudio es $\lambda = 0,9963$ e indica que la población actual está decreciendo a una tasa constante de $r = -0,0037$. La magnitud de esta cifra, a pesar del carácter exponencial de la función de crecimiento, sugieren que la población es estable en el corto plazo (p.e. 100 años). En el Anexo 4 se incluye una copia del programa utilizado para el cálculo de " λ ".

Multiplicando sucesivamente la matriz de transiciones "M" por el vector de estructura " n_t " y actualizando en cada ocasión los valores del vector resultante, se han obtenido las estructuras diamétricas esperadas en los próximos 20, 40,....100 años (Cuadro 12). Para propósitos comparativos se ha incluido en este mismo cuadro la estructura diamétrica estable calculada a partir de la matriz M. La estabilidad de la distribución de diámetros de la población se define como el vector " n_t " cuyas clases pueden variar magnitud pero no en sus proporciones entre clases. Este vector estable se obtiene exponiendo la matriz "M" a valores sucesivamente más grandes (en este caso $k = 256$) hasta obtener el valor propio positivo y dominante de la matriz y multiplicando esta matriz estable por el vector original " n_t ", es decir, $M^k = n_{t+k}$.

La población estable proyectada para *G. meiantha* es de 40 árboles, es decir un 37 % de la población actual, con una distribución de diámetros en forma de "U" debido a la concentración de árboles en las clases grandes y pequeñas y una concavidad en las clases medias. Esto es explicable debido a que las tasas más altas de crecimiento radial se presentan en las clases medias del rango diamétrico. Debido al efecto de mortalidad en el vector estable muestra un descenso más abrupto en las clases grandes (> 60 cm) y la acumulación tiene lugar en la clase inmediatamente menor (55-<60).

Discusión

Como hipótesis de trabajo se suponía que por ser una especie secundaria pionera y por la historia sucesional del bosque de Florencia Norte, la población actual de *G. meiantha* estaría en una fase de contracción, con cambios

en la forma de su distribución diamétrica. Los resultados de este estudio dan soporte a estas hipótesis ya que, a pesar del carácter preliminar del modelo de población, la raíz latente de la matriz de transiciones ($\lambda = 0,9963$) indica una población en contracción y por otro lado, el vector estable proyectado para la distribución diamétrica muestra una forma concava en lugar de la forma convexa actual.

Los estudios demográficos con angiospermas (36) y palmas (11) tolerantes a la sombra y características de bosques maduros, han encontrado poblaciones estables con valores de " λ " muy cercanos a la unidad, aunque por lo general mayores que uno. Para especies secundarias, como *Goethalsia*, Enright y Hartshorn (24) han sugerido que los valores de λ tienden a ser menores que la unidad, aunque existen variaciones locales fuertes en las que es posible encontrar poblaciones de la misma especie con valores de $\lambda > 1$. Esto ha sido comprobado por Enright (23) para *Araucaria hunsteinii* y por June y Ogden (50) para *Nothofagus*, ambas especies secundarias que se regeneran en aperturas del bosque producidas por caídas de árboles. No se han realizado estudios del balance final sobre la tasa de crecimiento de la población total en áreas grandes para especies con poblaciones espacialmente separadas que se encuentran simultáneamente en expansión o contracción, pero se ha sugerido (53) que el resultado final puede ser una población estable. En cualquier caso, los procesos de contracción y expansión son los equivalentes a mortalidad y reproducción de una población estudiada localmente y podrían ser sujetos a modelaje.

Los estudios de sensibilidad con modelos demográficos de angiospermas (25, 36, 50) y gimnospermas leñosas (23, 25) han sugerido que las poblaciones de árboles son muy sensibles a perturbaciones fuertes (p.e. 50 % reducción en el valor de los coeficientes) en las clases pre-reproductoras y a cambios en la sobrevivencia de plántulas y árboles grandes. Cambios en la producción de semillas no producen cambios fuertes en λ , lo cual no es el caso en palmas tropicales (11) e hierbas de zonas templadas (15, 80, 81) capaces de reproducción vegetativa. Un análisis de sensibilidad con los datos de *G. meiantha* dan soporte a estas afirmaciones, a excepción del efecto de semillas, ya que aumentos en los índices de germinación desde el 9 % original a valores del 67 % (germinación en laboratorio) o del 20 % (condiciones de campo

con remoción del sotobosque) producen cambios en la fecundidad y elevan los valores de λ a 1,0207 y 1,0049 respectivamente. Un efecto similar ($\lambda=0,0003$) se obtiene con un 50 % de aumento en la sobrevivencia de plántulas. Aumentos de este tipo abren las posibilidades de manejo de la especie en Florencia Norte, porque sería teóricamente posible realizar cosechas anuales de $\frac{(\lambda-1)}{\lambda}$ x 100 de los árboles, distribuyendo el esfuerzo en todas o en unas pocas clases diamétricas (93, 94).

6. SINTESIS

Este capítulo se divide en dos secciones básicas. En primer lugar, se discuten la bondad de ajuste y confiabilidad en las predicciones demográficas basadas en el modelo desarrollado en este estudio, poniendo especial énfasis en la validez de las manipulaciones e interpretaciones usualmente practicadas con modelos de este tipo y en la delineación de las condiciones en que son directamente aplicables. Se mencionan otras vías posibles de análisis para poblaciones que no se pueden cubrir satisfactoriamente con modelos de este tipo. En segundo lugar se presenta la interpretación del autor sobre el comportamiento sucesional de *G. meiantha*, el estado de su población en el bosque de estudio y la posible historia (pasada y futura) del bosque de Florencia Norte.

La presencia de un banco de semillas viables que puede absorber más de un período reproductivo y la presencia de grupos de árboles con ontogenia diferente (árboles que crecen en aperturas del dosel y árboles que lo hacen bajo sombra) hacen que el ciclo de vida de *G. meiantha* sea heterogeneo y no unidireccional como se asume en el esquema hipotético propuesto inicialmente (sección 2.2). El modelo de Lefkovitch utilizado en este estudio, promedia groseramente las diferentes vías posibles, sin discernir las contribuciones independientes de las diferentes vías del ciclo de vida.

Todo esto hace que se amplíen las vías posibles por las que puede ocurrir un árbol cualquiera de *G. meiantha* en las condiciones del sitio de estudio y sugiere tres enfoques posibles para análisis. Primeramente, podemos segregar la población en los dos grupos con diferente ontogenia y construir sendas matrices de transición para cada grupo, manejándolas como poblaciones diferentes. Este tipo de enfoque ha sido documentado con modelos similares al de este estudio, para poblaciones de una misma especie creciendo en habitats diferentes (61). Aparentemente, las restricciones de este enfoque son de carácter operativo.

En segundo lugar, se pueden identificar todas las rutas alternativas del

ciclo de vida de la especie, calcular los correspondientes coeficientes de transición y su contribución parcial al ciclo de vida y finalmente encontrar las raíces dominantes del Polinomio característico obtenido de la suma de las vías posibles. Este tipo de enfoque ha sido documentado con hierbas perennes de zonas templadas (44) y es de la preferencia de este autor. Un tercer enfoque es la utilización de modelos basados en árboles individuales.

Si asumimos por el momento que a pesar de promediar groseramente algunos aspectos del ciclo de vida de *G. meiantha*, el modelo de transiciones desarrollado en este estudio permite aproximar la dinámica de la población y servir como una herramienta de interpretación sucesional, es conveniente discutir las implicaciones normalmente derivadas del análisis de sensibilidad y de su utilización para proyecciones de la estructura diamétrica de la población. Debido a la presencia de muchos ceros (que no tienen varianza) y a la difícil operación de las matrices de transición que incluyen componentes de varianza asociadas a cada coeficiente, el análisis de sensibilidad se ha restringido al estudio de la magnitud de los cambios en el valor de λ ante cambios en los coeficientes de una ó más clases diamétricas, manteniendo constantes el resto de los coeficientes. Este tipo de manipulación se ha utilizado indistintamente para evaluar la robustez¹ del modelo y para identificar las etapas críticas del ciclo de vida de la especie. Ambas interpretaciones son contradictorias y merecen estudios detallados. En ningún caso, los estudios de sensibilidad han ofrecido una explicación ecológica ó demográfica al concepto de robustez, ni han considerado la probabilidad de ocurrencia en el mundo real de perturbaciones muy fuertes ($\pm 50\%$) en el valor de los coeficientes de clases seleccionadas en poblaciones arbóreas intrinsecamente más estables que otras formas de vida. Finalmente tampoco ha habido un reconocimiento explícito que las simulaciones en los coeficientes

1/ El modelo se considera robusto sin cambios fuertes en los coeficientes van asociados a pequeños cambios en λ , argumentando que esto es un reflejo de la capacidad del modelo para absorber los errores de estimación de los coeficientes.

a_{ij} ; b_{ij} de la matriz de transiciones implican cambios simultáneos en las tasas de crecimiento y sobrevivencia de cada clase. Una discriminación de los efectos individuales parece imprescindible para establecer interpretaciones sobre el ciclo de vida de la especie.

El margen de tiempo sobre el que es posible hacer proyecciones confiables de la distribución diamétrica y tamaño de la población, depende del tiempo de mediciones para estimar los coeficientes de transición (35) y de la invariabilidad de éstos a cambios en la densidad (15). El único estudio conocido por este autor sobre el primer tópico se refiere a los trabajos de Enright y Ogden (25) con rodales de *Araucaria hunsteinii* que habían sido medidos anualmente durante 20 años y que sugiere una relación 1:7 entre el número de años de medición y el número de años en que se pueden hacer proyecciones confiables. Esto significa que las interpretaciones sobre estabilidad y estado sucesional de una población basadas en uno ó dos años de mediciones solo tienen un valor teórico y un amplio margen de error. Finalmente, la invariabilidad de los coeficientes de transición implica que los cambios en la densidad del bosque producidos por el aumento/descenso de la población estudiada o de otras especies, no tienen efectos sobre las tasas de crecimiento, fecundidad y mortalidad de la población. Este es un argumento difícil de sostener y para el cual no existen investigaciones aclaratorias.

En base a esta discusión, es evidente que un modelo demográfico como el utilizado en este trabajo, no puede emplearse indiscriminadamente en cualquier población vegetal, a menos que se trate de especies con un ciclo de vida sencillo y de una sola vía, sin latencia de semillas y sin grupos de individuos que respondan diferencialmente a variaciones espacio-temporales de habitat. Este modelo parece ser apropiado para estudiar especies de climax, tolerantes a la sombra, sin semillas latentes y con incorporación regular de cohortes nuevas a la población.

Un último aspecto a discutir en esta síntesis, es la interpretación sucesional de *Goethalsia meiantha*, de su población en Florencia Norte y del estado sucesional del mismo bosque. Si imaginamos un gradiente en las características adaptativas de especies pioneras (r) y climax (k), *G. meiantha*, combina rasgos de ambos extremos, aunque se orienta mejor hacia el comportamiento de pionera. No es una especie pionera clásica por su prolongada

longevidad, su entrada a la etapa reproductora en la parte media del rango diamétrico y a sus limitadas posibilidades de dispersión de semillas, pero a semejanza de las especies pioneras clásicas, *G. meiantha* es una especie heliofila que crece muy rápidamente en sitios descubiertos y que puede mantener semillas viables en el piso del bosque.

La presencia de rodales muy densos de *Goethalsia meiantha* (como en Florencia Norte) es un evento fortuito que parece estar asociado a una reducción temporal de las condiciones de la competencia de otras especies herbáceas y arbóreas de rápido crecimiento (p.e. una quema) antes de la llegada de las semillas de *G. meiantha*. Una vez establecida, su rápido crecimiento y longevidad le permite mantenerse largo tiempo en el estrato superior del bosque (60-100 años) hasta que los árboles mueran por senescencia, vientos, plagas, etc.

La forma de la distribución diamétrica y el análisis discriminante de la estratificación vertical sugieren que la edad de la población actual es mayor que la historia escrita del bosque (± 56 años) y que se pueden separar dos grupos de árboles con historia diferente. Un primer grupo lo constituyen los árboles más grandes y viejos (>55 cm diámetro) que probablemente estaban presentes como árboles de sombra antes del abandono del cafetal y sirvieron como la fuente de semillas que dio origen al segundo grupo de árboles jóvenes actualmente presentes. La dominancia actual de la especie en Florencia Norte parece ser el producto de un manejo particular (p.e. quema después del abandono, cuando habían árboles de la especie en reproducción) y de un proceso acelerado de "insularización" del bosque de estudio por la incorporación de las tierras circundantes a usos agrícolas, con pocos remanentes boscosos que sirvieron como fuentes de semillas de otras especies que pudieran desplazar a *G. meiantha* de su papel dominante.

Con estos antecedentes, por la composición florística del bosque y su distribución diamétrica actual y con la población de *G. meiantha* reduciéndose, el bosque de Florencia Norte aparece como un estado estacionario (un ciclo cerrado) en algún punto de un eje de tiempo que describe el proceso de sucesión. Dentro de este ciclo, el bosque actual está cambiando sus condiciones de dominancia pero no su composición florística. A largo plazo, el

evento más probable parece ser una reducción de la población actual de *G. meiantha* (hasta un 37 % sugiere el modelo desarrollado) con aumentos en el tamaño de las poblaciones de otras especies presentes como *Virola*, *Rollinia*, *Cordia*, etc. Estos aumentos estarán acompañados de cambios en sus distribuciones diamétricas, actualmente con muy pocos individuos pequeños.

7. CONCLUSIONES

1. Debido a un balance desfavorable entre reproducción y mortalidad, la población actual de *G. meiantha* en el sitio de estudio está contrayéndose.
2. La distribución diamétrica actual de la población de *G. meiantha* tiene una forma acampanada, con muchos diámetros medios y descensos hacia ambos extremos. Esta distribución original puede dividirse en dos grupos básicos a) árboles viejos > 55 cm de diámetro que se establecieron antes o inmediatamente después del abandono del cafetal y b) árboles < 55 cm que se han establecido con posterioridad.
3. El incremento diamétrico medio anual de toda la población se estima en 0.57 cm/año, aunque existen variaciones considerables entre clases diamétricas. La tasa de crecimiento diamétrico por clases es máxima (0,91 cm/año) en las clases medias y desciende en las clases mayores (0,26 cm/año) y menores (0,47 cm/año). Dentro de una clase cualquiera las variaciones entre el crecimiento de árboles individuales produce coeficientes de variación de hasta un 60 %.
4. Los árboles de *G. meiantha* entran en su etapa reproductiva a partir de los 35 cm de diámetro; generalmente cuando han alcanzado la posición dominante dentro del perfil vertical del bosque. En las condiciones actuales, un 62 % de la población son individuos reproductores que producen una descarga anual de 15,1 semillas/m², de las cuales un 41,7 % son semillas vivas y apenas un 9 % germinan bajo condiciones naturales.
5. *G. meiantha* es una especie que solo se regenera en las aperturas causadas por árboles, debido a que las condiciones de penumbra del sotobosque no favorece la germinación de las semillas ni el crecimiento de las plántulas. En condiciones naturales la germinación en el piso del bosque es del 9 %, en cambio, removiendo la vegetación del sotobosque este valor asciende al 20 %. Semillas removidas de las sámaras y puestas a germinar

en condiciones controladas de laboratorio produjeron un índice de germinación del 67 %.

6. Los resultados obtenidos con el modelo poblacional no son concluyentes debido al poco tiempo disponible para estimar los coeficientes de transición, pero sugieren una población en contracción. Debido a la imposibilidad de conocer los niveles de error en las predicciones del modelo, su valor para interpretación sucesional se ve fuertemente reducido y todo parece indicar que los modelos que contemplan ciclos de vida heterogéneos o aquellos diseñados para árboles individuales, mejorarían la interpretación sucesional y manejo forestal de esta especie.

8. LITERATURA CITADA

1. ALLEN, L. H. Jr. y LEMON, E.R. Carbon dioxide exchange and turbulence in a Costa Rican tropical rain forest. *In* Morteith, J. L. ed. *Vegetation and the atmosphere" case studies*. Academic, Londres, 1976. v.2. pp. 265-308.
2. AMO RODRIGUEZ, S. de y GOMEZ-POMPA, A. Crecimiento de estados juveniles en plantas de selva tropical alta perennifolia. *In* Gómez-Pompa, A. *et al.* eds. *Regeneración de Selvas*. Continental, México, 1976. pp. 549-565.
3. _____. y PASCUAL, J. N. de. Applications of models and mathematical equations to evaluate growth rates and age determination of tropical trees. *In* Bormann, F. H. y Berlyn, G. eds. *Age and growth rate of tropical trees*. New Haven, Yale Univ., School of Forestry and Environmental Studies, Bull. N° 94. 1981. pp. 128-133.
4. ANNALS OF THE MISSOURI BOTANICAL GARDEN. Flora of Panama, (Family 114. Tiliaceae). 51/52:10-11. 1964-65.
5. ASHTON, P. S. The need for information regarding tree age and growth in tropical forests. *In* Bormann, F. H. y Berlyn, G. eds. *Age and growth rate of tropical trees*. New Haven, Yale University, School of Forestry and Environmental Studies. Bull. N° 94. 1981. pp. 3-6.
6. BAILEY, R. L. y BELL, T. R. Quantifying diameter distributions with the weibull function. *For. Sci.* 19(2):97-104. 1973.
7. BAUR, G. N. *The ecological basis of rainforest management*. Sydney, 1964. 499 p.
8. BOSCH, C. A. Redwoods: a population model. *Science* 172(3981):345-349. 1971.
9. BRADFORD, D. F. y SMITH, C. C. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecol.* 58:667-673. 1977.
10. BROKAW, N. V. Gap phase regeneration in a neotropical forest. Tesis Ph.D. Illinois, Univ. of Chicago, 1980. 175 p.
11. BULLOCK, S. H. Demography of an undergrowth palm in litoral cameroon. *Biotropica* 12(4):247-255. 1980.

12. BULTMAN, J. D. y SOUTHWELL, C. R. Natural resistance of tropical american woods to terrestrial wood-destroying organisms. *Biotropica* 8(2):71-95. 1976.
13. CASWELL, H. Optimal histories and the maximization of reproductive value: a general theorem for complex life cycles. *Ecol.* 63(5):1218-1222. 1982.
14. _____. Stable population and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecol.* 63(5):1223-1232. 1982.
15. CASWELL, H., y WERNER, P. A. Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds). *Ecol.* 59(1):53-66. 1978.
16. COMBE, J. y GEWALD, N. eds. Guía de campo de los ensayos forestales del CATIE en Turrialba, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1979. pp. 145-147.
17. CROWN, T. R. y WEAVER, P. L. Tree growth in a moist tropical forest of Puerto Rico. USDA, Forest service research paper ITF-22. 1977. 17 p.
18. CHEKE, A. S., NANAKORN, N. y YANKOSES, C. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary rainforest in Northern Thailand. *Biotropica* 11(12):88-95. 1979.
19. CHIM, L. T. y ON, W. F. Density, recruitment, mortality and growth of dipterocarp seedlings in virgin and logged over forest in Sabah. *Malay For.* 36. 36:3-15. 1973.
20. DAWKINS, H. C. Rapid detection of aberrant girth increment of rainforest trees. *Emp. For. Rev.* 35:449-454. 1956.
21. _____. The volume increment of natural tropical highforest and limitations on its improvement. *Emp. For. Rev.* 38:175-180. 1959.
22. ENRIGHT, N. J. The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. II. Pattern in the distribution of young and mature individuals and light requirements of seedlings. *Austr. J. Ecol.* 7:39-48. 1982.
23. _____. The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. III. Population dynamics of sample stands. *Austr. J. Ecol.* 7:227-237. 1982.
24. _____. y HARTSHORN, G. S. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. In Bormann, F. A. y Berlyn, G. eds. Age and growth rate of tropical trees. New Haven, Yale Univ., School of Forestry and Environmental Studies. Bull. N^o 94. 1981. pp. 107-120.

25. ENRIGHT, N. J. y OGDEN, J. Application of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Austr. J. Ecol.* 4:2-23. 1979.
26. FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. y OPLER, P.A. Comparative phenological studies in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919. 1974.
27. FREESE, F. Lineal regression methods for forest research. Madison, Wisconsin, US Forest Service research paper FPL-17. 1964. 142 p.
28. FOURNIER, L. A. y SALAS, S. Tabla de vida para el primer año de la población de *Dipterodendron costaricensis* Radl. Turrialba (Costa Rica) 17:348-350. 1967.
29. GARCIA GUTIERREZ, A. Algunos aspectos del ciclo de vida de dos especies arbóreas tropicales de diferentes estados sucesionales. In Gómez Pompa, A. *et al.* eds. *Regeneración de Selvas*. Continental, México, 1976. pp. 579-593.
30. GOMEZ-POMPA, A. y VAZQUEZ-YANEZ, C. Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: El ciclo de vida de las especies secundarias. In Gómez-Pompa, A. *et al.* eds. *Regeneración de Selvas* Continental, México, 1976. pp. 579-593.
31. GONZALEZ DE MOYA, M. Ordenación de un bosque subtropical de crecimiento secundario en Costa Rica. Tesis Mag. Sci., IICA, Turrialba, Costa Rica, 1955. 140 p.
32. HAMILTON, D. A. Jr. Modelling mortality: A component of growth and yield modelling. In Brown, K. M. y Clarke, F. R. eds. *Forecasting forest stand dynamics*. Ontario, Canada, Lakehead Univ. Proceedings. 1980. pp. 82-99.
33. HARPER, J. L. *Population biology of plants*. Academic, London, 1977. 981 p.
34. _____. y WHITE, J. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:419-463. 1974.
35. HARTSHORN, G. S. A matrix model of tree population dynamics. In Golley, F. B. y Medina, E. eds. *Tropical Ecological Systems*. Springer-Verlag, New York. *Ecological Studies* N° 11. 1975. pp. 41-52.
36. _____. Ecological life-history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant, and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Tesis Ph.D., Seattle, University of Washington. 1972. 119 p.
37. _____. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supl.):23-30. 1980.

38. HAZLETT, D. L. Change in structure, growth, and decomposition during succession in a species-rich forest in Honduras. Tesis Ph.D. Oregon, Univ. of Washington, 1981. 195 p.
39. HENWOOD, K. A structural model of forces in buttressed tropical rainforest trees. *Biotropica* 5:83-93. 1973.
40. HETT, J. M. y LOUCKS, O. L. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh) seedling mortality. *J. Ecol.* 59:507-520. 1971.
41. HOLDRIDGE, L. R. *et al.* Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Oxford, Pergamon. 1971. pp. 334-456.
42. HOWE, H. F. Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. *The Auk* 98:88-98. 1981.
43. HUBBELL, S. P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309. 1979.
44. _____. y WERNER, P. A. On measuring the intrinsic rate of increase of population with heterogeneous life histories. *Amer. Nat* 113(2):277-293. 1979.
45. JANZEN, D. H. Seed eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution* 23:1-27. 1969.
46. _____. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465-492. 1971.
47. _____. Seeding patterns of tropical trees. In Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, London, 1978. pp. 83-128.
48. _____. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103. 1974.
49. JONES, E. W. Ecological studies on the rainforest of Southern Nigeria. IV. The Plateau forest of the Okumu forest reserve. *J. Ecol.* 44:83-117. 1956.
50. JUNE, S. R. y OGDEN, J. Studies on the vegetation of Mount Colenso, New Zealand. 4. An assessment of the processes of canopy maintenance and regeneration strategy in a red beech (*Nothofagus fusca*) forest. *N. Zealand J. Ecol.* 1:7-15. 1978.
51. KEISTER, T. D. Predicting individual tree mortality in simulated Southern pine plantations. *For. Sci.* 18(3):213-217. 1972.
52. KLEPAC, D. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Universidad Autónoma, Chapingo, México, 1976. 365 p.

53. KNIGHT, D. H. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. monogr.* 45:259-284. 1975.
54. LANG, G. E. y KNIGHT, D. H. Decay rates for boles of tropical trees in Panama. *Biotropica* 11(4):316-317. 1979.
55. LEAK, W. B. An expression of diameter distribution for unbalanced, unevenaged stands and forests. *For. Sci.* 10(1):39-50. 1964.
56. _____. The J-shaped probability distribution. *For. Sci.* 11(4):405-409. 1965.
57. LEFKOVITCH, L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics.* 21:1-18. 1965.
58. LESLIE, P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35:213-245. 1965.
59. _____. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 35:183-212. 1945.
60. LOPEZ-QUILES, M. M. y VAZQUEZ-YANES, C. Estudio sobre la germinación de semillas en condiciones naturales controladas. In Gómez-Pompa, A. *et al.* eds. *Regeneración de selvas.* Continental, S.A. México, 1976. pp. 250-261.
61. MacARTHUR, R. H. Selection for life tables in periodic environments. *Amer. Nat.* 102:381-383. 1968.
62. MARTINEZ H., H. Producción de un bosque secundario sometido a diferentes intensidades de raleo en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sci. Turrialba, Costa Rica, UCR-CATIE, 1979. 101 p.
63. MERVART, J. Frequency curves of the growing stock in the Nigerian rainforest. *Nigerian J. For.* 7-15. 1972.
64. _____. Growth and mortality rates in the natural highforest of Western Nigeria. Ibadan, Niger forestry information bulletin N° 22 (new series). 1972. 28 + 18 p.
65. MILLER, R. G. A girth increment study of *Baikaea plurijuga* in Northern Rhodesia. *Emp. For. Rev.* 31:45-51. 1952.
66. MOKASHI, V. K. y ACHARYA, D. P. Study of distributions encountered in sampling forest stands. *For. Sci.* 3(2):137-144. 1957.
67. MONSERUD, R. A. Simulation of forest tree mortality. *For. Sci.* 22(4):438-444. 1976.
68. MOSER, J. W. Jr. Dynamics of an uneven-aged forest stand. *For. Sci.* 18(3):184-191. 1972.

69. NG, F. S. P. Dipterocarp seedling behavior in Sabah. Malay. For. 36:205-214. 1973.
70. _____. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. eds. Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, London, 1978. pp. 129-162.
71. ODUM, E. P. Elementos de ecología. 3 ed. Interamericana, México, 1972. 639 p.
72. OSMASTON, H. A. Determination of age/girth and similar relationships in tropical forestry. Emp. for rev. 35:193-197. 1956.
73. PEET, R. K. y CHRISTENSEN, N. L. Sucesion: a population process. Vegetatio 43:131-140. 1980.
74. PIELOU, E. C. An introduction to mathematical ecology. New York. Wiley Interscience, 1969. 286 p.
75. _____. The usefulness of ecological models: a stock-taking. Q. Rev. Biol. 56:17-31. 1981.
76. ROLLET, B. Organization. In tropical forest ecosystems: a state of knowledge report. UNESCO-UNEP-FAO. 1979. pp. 112-143.
77. SAN ROMAN, L. Comportamiento fenológico de un bosque secundario premontano húmedo en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica, Tesis Mag. Sci., Turrialba, Costa Rica, UCR-CATIE, 1982. En preparación.
78. SARLE, W. S. Discriminant analysis. Statistical Analysis Systems, CARY, North Carolina, 1979. pp. 183-190.
79. SARUKHAN, J. Studies in the demography of tropical trees. In Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. eds. Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, London. 1978. pp. 163-184.
80. _____. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J. Ecol. 62:151-177. 1974.
81. _____. y GADGIL, M. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. J. Ecol. 62:921-936. 1974.
82. _____. y HARPER, J. L. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. 61:675-716. 1973.
83. SETTEN, G. G. K. The height of buttress structures on trees or Malaysia (título aproximado). Malasia, Forest Research Institute, Research pamphlet N° 7-11. 1954. p. irr.

84. SINGH, L. B. The mango. Leonard Hill, London. 1960. 120 p.
85. SMITH, A. P. Buttressing of tropical trees. Amer. Nat. 106:32-46. 1972.
86. SMITH, J. H. G. y KER, J. W. Some distributions encountered in sampling forest stands. For. Sci. 3(2):137-144. 1957.
87. STEBBINS, G. L. Adaptative radiation of reproductive angiosperms. I. Seed and seedlings. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:237-260. 1971.
88. STEPHENS, G. R. y WAGGONEER, P. E. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Bioscience 20(19):1050-1053. 1970.
89. STRUB, M. R. y BUCKHART, H. E. A class-interval free method for obtaining expected yields from diameter distributions. For. Sci. 21(1):67-69. 1975.
90. SYNNOTT, T. J. Permanent plot sample procedures. Oxford commonwealth forestry institute, tropical forestry paper N^o 14. 1979. 67 p.
91. TOLEDO, V. M. Las estrategias adaptativas de las plantas de selvas tropicales. In Gómez-Pompa, A. *et al.* eds. Regeneración de selvas. Continental, México, 1976. pp. 566-578.
92. TOMLINSON, P. B. y LONGMAN, K. A. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. In Bormann, F. H. y Berlyn, G. eds. Age and growth rate of tropical trees. New Haven, Yale Univ. School of Forestry and environmental studies. Bull. N^o 94. 1981. pp. 7-19.
93. USHER, M. B. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. J. Appl. Ecol. 3:355-367. 1966.
94. _____. A matrix model for forest management. Biometrics 25(2):309-315. 1969.
95. _____. Development in the leslie matrix model. In Jeffers, J. N. R. ed. Mathematical models in ecology. Blackwell, Oxford. 1972. pp. 29-60.
96. VALEN, L. van. Life, death, and energy of a tree. Biotropica 7(4):260-269. 1975.
97. VANDERMEER, J. H. On the construction of population projection matrix for a population grouped in unequal stages. Biometrics 31:239-242. 1975.
98. VAZQUEZ-YANEZ, C. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálida-húmeda de México. In Gómez-Pompa, A. *et al.* eds. Regeneración de selvas. Continental S.A., México, 1978. pp. 279-387.

99. WADSWORTH, F. H. Growth in the lower montane rainforest of Puerto Rico
Carib. For. 8:27-35. 1947.
100. WEAVER, P. L. Tree growth in several tropical forest of Puerto Rico.
USDA, Forest service research paper 50-152. 1979. 15 p.
101. _____ y POOL, D. J. Correlation of crown features to growth rates
in natural forests of Puerto Rico. Turrialba 29(1):53-58. 1979.
102. WEBB, L. J., TRACEY, J. G. y HAYDOCK, K. P. A factor toxic to seedlings
of the same species associated with living roots of the non-gregarious
subtropical rain forest tree *Grevillea robusta*. J. Appl. Ecol.
4:13-25. 1967.
103. WERNER, P. *Goethalsia meiantha*: an ignored supertree. San José, Costa
Rica. Organization for Tropical Studies. Information note N° 6
1980. 1 p.
104. WERNER, P.A. y CASWELL, H. Population growth rates and age versus stage
distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds). Ecol.
58(5):1103-1111. 1977.
105. WHITMORE, T. C. Change with time and the role of cyclones in tropical
rainforest in Kolombangara, Solomon Islands. Oxford, Commonwealth
Forestry Institute, Institute paper N° 46. 1974. 78 p.
106. YOUNG, K. The role of dispersal in early tropical succession. Propuesta
tesis M.S., Gainesville, Univ. de Florida, 1982. 36 p.

9. ANEXOS

Anexo 1. Composición florística, número de árboles y área basal (m²) por especie, en 0,75 ha del bosque de Florencia Norte, CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1982.

Especie	Familia	Nº de árboles	%	Area Basal	%
<i>Alcornea latifolia</i>	EUFORBIACEAE	2	0,94	0,04	0,23
<i>Amiris barbata</i>	RUTACEAE	2	0,94	0,05	0,30
<i>Brosimum alicastrum</i>	MORACEAE	4	1,88	0,35	1,97
<i>Castilla elastica</i>	MORACEAE	5	2,35	0,18	1,02
<i>Cecropia obtusifolia</i>	MORACEAE	11	5,16	0,42	2,35
<i>Cedrela odorata</i>	MELIACEAE	2	0,94	0,05	0,30
<i>Croton</i>	EUFORBIACEAE	1	0,47	0,01	0,07
<i>Cordia alliodora</i>	EORAGINACEAE	2	0,94	0,32	1,80
<i>Goethalsia meiantha</i>	TILIACEAE	108	50,70	12,88	73,00
<i>Inga edulis</i>	LEGUMINOSAE	3	1,41	0,07	0,41
<i>Inga sp.</i>	LEGUMINOSAE	1	0,47	0,05	0,30
<i>Miconia argentatum</i>	MELASTOMACEAE	8	3,76	0,11	0,63
<i>Nectandra sp.</i>	LAURACEAE	3	1,41	0,49	2,80
<i>Ocotea sp.</i>	LAURACEAE	1	0,47	0,02	0,14
<i>Ocotea spp.</i>	LAURACEAE	1	0,47	0,04	0,22
<i>Pouteria spp.</i>	SAPOTACEAE	3	1,41	0,15	0,87
<i>Protium panamense</i>	BURSERACEAE	3	1,41	0,05	0,30
<i>Pseudolmelia spuria</i>	MORACEAE	7	3,29	0,07	0,42
<i>Rheedia edulis</i>	GUTTIFERAE	1	0,47	0,03	0,15
<i>Rollinia microsepala</i>	ANNONACEAE	17	7,98	1,37	7,70
<i>Simaruba amara</i>	SIMARUBACEAE	2	0,94	0,12	0,70
<i>Trichilia moritzii</i>	MELIACEAE	1	0,47	0,01	0,06
<i>Trichilia sp.</i>	MELIACEAE	1	0,47	0,01	0,05
<i>Trophis sp.</i>	MORACEAE	2	0,94	0,05	0,30
<i>Virola koschnii</i>	MYRISTICACEAE	21	9,86	0,69	3,94
<i>Zanthoxylum sp.</i>	RUTACEAE	1	0,47	0,02	0,10
TOTAL	15 familias	213	100	17,65	100

Anexo 2. Germinación y mortalidad mensual de *Goethalia meaurthia* (3/82-2/83) en parcelas de 4 m², con y sin sotobosque en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica.

Tratamiento Repetición	GERMINACION									MORTALIDAD					
	NATURAL			SIN SOTOBOSQUE			NATURAL			SIN SOTOBOSQUE					
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III			
26/3/82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
26/4/82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
25/5/82	12	3	4	22	10	19	0	0	0	0	0	0			
25/6/82	4	2	2	5	1	9	0	0	0	0	0	0			
25/7/82	0	0	3	1	4	0	3	0	0	0	0	3			
25/8/82	0	0	0	0	0	0	4	0	5	0	6	9			
25/9/82	0	0	0	0	0	0	4	1	1	15	6	8			
25/10/82	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0			
25/11/82	0	0	0	0	1	1	0	0	1	5	0	0			
25/2/83	0	0	0	0	0	2	2	1	2	5	2	0			
TOTAL	17	5	10	30	16	32	13	2	9	25	14	20			

Anexo 3. Diámetro, posición sociológica, crecimiento diamétrico a los ocho y once meses y estado reproductivo de 52 árboles de *Goethalsia meiantha* en Florencia Norte, Turrialba, Costa Rica.

Diámetro cm	Posición Sociológica	Crecimiento ocho meses	Crecimiento 11 meses	Fructificación
5,0	Intermedio	0,06	0,04	No
5,4	Intermedio	0,09	0,13	No
8,1	Intermedio	0,39	0,39	No
8,1	Intermedio	0,24	0,24	No
9,9	Intermedio	0,37	0,43	No
10,2	Intermedio	0,19	0,34	No
10,9	Intermedio	0,16	0,17	No
14,4	Intermedio	0,64	0,73	No
16,1	Intermedio	0,06	0,06	No
16,6	Intermedio	0,51	0,75	No
16,7	Intermedio	0,43	0,60	No
17,0	Intermedio	0,32	0,36	No
17,6	Intermedio	0,20	0,25	No
18,3	Intermedio	0,68	0,90	No
18,5	Intermedio	0,09	0,09	No
20,3	Intermedio	0,47	0,65	No
23,0	Co-dominante	0,38	0,44	No
23,0	Intermedio	0,52	0,65	No
24,1	Intermedio	0,71	1,06	No
24,1	Co-dominante	0,47	0,78	No
27,4	Dominante	0,14	0,14	Si
28,4	Co-dominante	0,58	0,68	No
29,8	Co-dominante	1,06	1,39	Si
30,5	Dominante	0,77	0,98	No
31,3	Co-dominante	0,33	0,41	No
32,6	Dominante	0,47	0,56	Si
32,8	Co-dominante	0,25	0,35	Si
33,1	Co-dominante	0,51	0,71	No

Continuación Anexo 3.....

Diámetro cm	Posición Sociológica	Crecimiento ocho meses	Crecimiento 11 meses	Fructificación
33,2	Dominante	0,53	0,63	Si
36,2	Co-dominante	0,46	0,64	Si
38,0	Dominante	0,75	0,91	Si
38,2	Dominante	0,82	0,96	Si
38,0	Dominante	0,45	0,53	Si
38,8	Dominante	0,13	0,13	Si
39,4	Dominante	0,52	0,73	Si
39,7	Dominante	0,39	0,42	Si
41,7	Dominante	0,53	0,73	Si
42,4	Dominante	0,91	1,05	Si
42,7	Dominante	0,34	0,34	Si
43,1	Dominante	0,06	*	Si
43,5	Dominante	0,44	0,57	Si
45,9	Dominante	0,25	0,25	Si
47,2	Dominante	0,43	0,43	Si
47,5	Dominante	0,16	0,19	Si
50,4	Dominante	0,15	*	Si
50,5	Dominante	0,71	1,09	Si
50,8	Dominante	0,65	0,80	Si
53,1	Dominante	0,18	*	Si
53,5	Dominante	0,24	0,46	Si
64,3	Dominante	0,24	0,25	Si
67,0	Emergente	0,17	0,30	Si
73,0	Emergente	0,36	0,36	Si

* Arboles muertos entre el mes ocho y once (11/82-2/83).

Anexo 4. Programa en FORTRAN para el cálculo de la raíz latente de la matriz de transiciones "M". Escrito por Ing. Eduardo Vargas, Centro de Cómputo, CATIE. Dic., 1982.

```

DIMENSION X(17,17),Y(17,17),Z(17,17),R(17,17)
REAL K9
INTEGER J
DO 1 I= 1,17
READ(5,100) (X(I,L),L=1,17)
100  FORMAT(F6.0,16F7.0)
PRINT 999,(x(I,L),L=1,17)
999  FORMAT(17F7.4)
DO 2 LI=1,17
2    Y(I,LI)=X(I,LI)
1    CONTINUE
PRINT 995
995  FORMAT(///)
K9=256
KI=INT(ALOG(K9)/ALOG(2.))+.5)
PRINT 998,KI
998  FORMAT(I5)
DO 3 K2=1,KI
DO 4 I=1,17
DO 5 JI=1,17
S=0
DO 6 J=1,17
S=S+Y(I,J)*Y(J,JI)
6    CONTINUE
Z(I,JI)=S
5    CONTINUE
4    CONTINUE
DO 7 I=1,17
DO 8 J=1,17
Y(I,J)=Z(I,J)

```

Continuación Anexo 4.....

```
8      CONTINUE
      PRINT 997,(Z(I,J4),J4=1,17)
997    FORMAT(17F7.4)
7      CONTINUE
      PRINT 995
3      CONTINUE
      DO 9 I=1,17
      DO 10 K=1,17
      S=0
      DO 11 J=1,17
      S=S+X(I,J)*Y(J,K)
11     CONTINUE
      Z(I,K)=S
10     CONTINUE
9      CONTINUE
      DO 12 I=1,17
      DO 13 J=1,17
      IF(Y(I,J).EQ.0.)GOTO 13
      R(I,J)=Z(I,J)/Y(I,J)
13     CONTINUE
      PRINT 994,(R(I,J5),J5=1,17)
994    FORMAT(17F7.4)
12     CONTINUE
      STOP
      END
```