

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
CATIE
PROGRAMA EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN

//
ECOLOGIA DE FRUTOS Y SEMILLAS DE SEIS ESPECIES
MADERABLES EN UN BOSQUE HUMEDO TROPICAL
SECUNDARIO DE COSTA RICA Y POSIBILIDADES DE
CONVERSION DEL RODAL EN FUENTE SEMILLERA

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Post-grado y Capacitación del Programa de Enseñanza en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar el grado de

MAGISTER SCIENTIAE

POR:

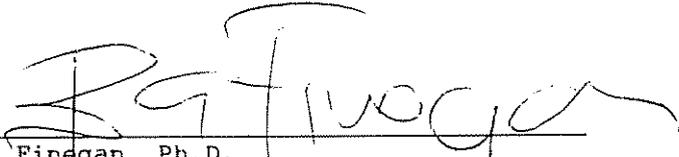
VIOLETA B. COLAN COLAN

Turrialba, COSTA RICA
1995

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

MAGISTER SCIENTIAE

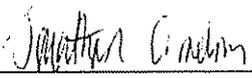
FIRMANTES:



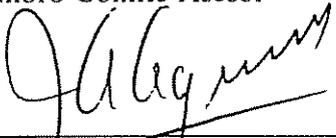
Bryan Finegan, Ph.D.
Profesor Consejero



Francisco Mesén, Ph.D.
Miembro Comité Asesor



Jonathan Cornelius, M.Sc.
Miembro Comité Asesor



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



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



Violeta Colán Colán
Candidato

DEDICATORIA

A **DIOS** todopoderoso, misericordioso y clemente

A mi madre

A José Alfredo, mi esposo y José Antonio nuestro hijo

AGRADECIMIENTOS

En la realización de este trabajo quiero agradecer al CATIE, por darme la oportunidad de seguir los estudios de Maestría y al gobierno de Holanda por financiar estos estudios, al Dr. Bryan Finegan, por brindarme la paciencia del consejero, el conocimiento del profesor y el interés del investigador, no sólo durante el trabajo de investigación sino en los dos años de estudios en CATIE,

al Mg.Sc. Jonathan Cornelius y al Dr. Francisco Mesén, miembros del Comité Asesor por su orientación y asesoría en el desarrollo de este trabajo,

al Ing. Antonio Riggioni por permitir la realización de este estudio en su finca,

al Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (CATIE-COSUDE) y a su personal por el apoyo logístico, las observaciones, las sugerencias y el interés mostrado en el presente trabajo; especial agradecimiento a: Lucrecia Guillén y Lorena Orozco, en la parte técnica del trabajo y a Vicente Herra, Olger Morales y Jorge Arias en el trabajo de campo,

a los Proyectos Mejoramiento Genético Forestal (MGF) y PROSEFOR - Banco Latinoamericano de Semillas Forestales (BLSF), por el apoyo logístico con personal especializado y por brindarme sus instalaciones para una fase del trabajo, especialmente a los señores: Víctor Alvarado y Carlos Navarro (MGF), y Gerardo Barquero, Alfonso González y Alexis Ramírez (BLSF),

al Dr. Pedro Oñoro y al Sr. Johnny Pérez por su valiosa colaboración en el análisis estadístico de la información recopilada.

al personal del Centro de Cómputo y de la Biblioteca ORTOM por su colaboración.

Por nuestra permanencia en CATIE, agradezco a las familias Arze, Carrera y Vásquez por brindarnos su hospitalidad y hacernos sentir como en Perú. A la familia Turcios por su amistad,

a los compañeros de promoción y del área de Bosques por el intercambio de conocimientos y experiencias en el campo forestal, entre ellos: Blanca Lacayo, Yajaira Díaz y Bernal Herrera.

INDICE GENERAL

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE GENERAL	v
INDICE DE CUADROS	viii
INDICE DE FIGURAS	xi
ANEXOS	xii
RESUMEN	xiii
SUMMARY	xv
1 INTRODUCCION	1
2 ANTECEDENTES	3
2.1 El ecosistema tropical húmedo	3
2.2 La frugivoría y la dispersión de las semillas	4
2.3 El papel de la dispersión de las diásporas en la determinación de los patrones de regeneración de los bosques secundarios	12
2.4 Ecología post-dispersión de diásporas	13
2.5 Estudio fenológico de especies forestales.	14
2.6 Las especies seleccionadas	16
2.7 Establecimiento de áreas semilleras y selección de árboles semilleros.	19
3 METODOLOGIA	22
3.1 Descripción del sitio	22
3.2 Establecimiento de ensayos y toma de datos	24
3.2.1 Estudio fenológico	24
3.2.2 Producción de diásporas	28
3.2.3 Estudio de la caída de diásporas	29
3.2.4 Ecología post-dispersión de diásporas	30
3.3 Análisis de la información	32
3.3.1 Estudio fenológico	32

3.3.2 Producción de diásporas	32
3.3.3 Estudio de la caída de diásporas	33
3.3.4 Ecología post-dispersión de diásporas	34
3.3.5 Potencial como fuente semillera	36
4. RESULTADOS Y DISCUSION	36
4.1 Estudio fenológico	36
4.1.1 Fenología de <i>Cordia alliodora</i>	37
4.1.2 Fenología de <i>Goethalsia meiantha</i>	38
4.1.3 Fenología de <i>Rollinia microsepala</i>	39
4.1.4 Fenología de <i>Simarouba amara</i>	41
4.1.5 Fenología de <i>Vochysia ferruginea</i>	42
4.1.6 Fenología de <i>Vochysia guatemalensis</i>	43
4.2 Producción de diásporas	44
4.2.1 Producción de <i>Cordia alliodora</i>	45
4.2.2 Producción de <i>Goethalsia meiantha</i>	46
4.2.3 Producción de <i>Rollinia microsepala</i>	47
4.3 Estudio de la caída de diásporas	48
4.3.1 General	48
4.3.2 Caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento	52
4.3.3 Caída de diásporas con síndrome de dispersión por aves	54
4.3.4 Discusión	57
4.4 Ecología post-dispersión de diásporas	59
4.4.1 <i>Cordia alliodora</i>	59
4.4.2 <i>Goethalsia meiantha</i>	61
4.4.3 <i>Rollinia microsepala</i>	62
4.4.4 <i>Simarouba amara</i>	62
4.4.5 <i>Vochysia ferruginea</i>	64
4.4.6 <i>Vochysia guatemalensis</i>	65
4.4.7 Discusión	66

	vii	
4.5 Establecimiento de áreas semilleras		68
5 CONCLUSIONES		70
6 BIBLIOGRAFIA		73
ANEXOS		

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Claves para valoración de observaciones fenológicas	25
Cuadro 2. Criterios para clasificar tipos de iluminación de copas	26
Cuadro 3. Clasificación de la forma de copa	27
Cuadro 4. Clasificación de la forma de fuste	27
Cuadro 5. Clasificación de la calidad de los árboles semilleros	28
Cuadro 6. Producción promedio de diásporas y germinación de <i>Cordia alliodora</i>	45
Cuadro 7. Producción promedio de diásporas y germinación de <i>Goethalsia meiantha</i>	47
Cuadro 8. Producción promedio de semillas y germinación de <i>Rollinia microsepala</i>	48
Cuadro 9. Análisis de varianza para la caída de diásporas en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos, Costa Rica	49
Cuadro 10. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre los promedios de diásporas caídas en tres hábitats en Florencia, San Carlos, Costa Rica	49
Cuadro 11. Análisis de varianza para la caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos, Costa Rica	52
Cuadro 12. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre los promedios de diásporas caídas en tres hábitats en Florencia, San Carlos, Costa Rica	53
Cuadro 13. Cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento recibidas en el periodo marzo-setiembre 1995 y significancia para la diferencia entre hábitats (Prueba de Tukey al 5 %)	54
Cuadro 14. Análisis de varianza para la caída de diásporas con síndrome de dispersión por aves en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque raleado y	

- cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos. 56
- Cuadro 15. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre promedios de diásporas caídas en tres hábitats 56
- Cuadro 16. Cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por aves recibidas en el periodo marzo-setiembre 1995 y significancia para la diferencia entre hábitat (Prueba de Tukey al 5 %). 57
- Cuadro 17. Análisis de varianza para la germinación de *C. alliodora* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadán. 60
- Cuadro 18. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *C. alliodora* en tres tipos de hábitats. 60
- Cuadro 19. Análisis de varianza para la germinación de *G. meiantha* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadán. 61
- Cuadro 20. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *G. meiantha* en tres tipos de hábitats 62
- Cuadro 21. Análisis de varianza para la germinación de *S. amara* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadán. 63
- Cuadro 22. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *S. amara* en tres tipos de hábitats 63
- Cuadro 23. Análisis de varianza para la germinación de *V. ferruginea* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadán. 64

- Cuadro 24. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *V. ferruginea* en tres tipos de hábitats 64
- Cuadro 25. Análisis de varianza para la germinación de *V. guatemalensis* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadán. 65
- Cuadro 26. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *V. guatemalensis* en tres tipos de hábitats. 66
- Cuadro 27. Condiciones de hábitats y protección (cercos y Furadan) que tienen efecto sobre la germinación (x) de seis especies en un bosque secundario en Florencia, San Carlos: C.A.- *C. alliodora*; G.M.- *G. meiantha*; R.M.- *R. microsepala*; S.A.- *S. amara*; V.F.- *V. ferruginea*; V.G.- *V. guatemalensis*. 67
- Cuadro 28. Porcentajes de árboles con calidad fenotípica excelente (1), buena (2) e inaceptables (3) como productores de semillas en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica. 69

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Condiciones climáticas en la Estación Santa Clara, San Carlos, para el periodo enero-setiembre 1995	23
Figura 2. Eventos fenológicos registrados para <i>Cordia alliodora</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica	37
Figura 3. Eventos fenológicos registrados para <i>Goethalsia meiantha</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.	39
Figura 4. Eventos fenológicos registrados para <i>Rollinia microsepala</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.	40
Figura 5. Eventos fenológicos registrados para <i>Simarouba amara</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica	42
Figura 6. Eventos fenológicos registrados para <i>Vochysia ferruginea</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica	43
Figura 7. Eventos fenológicos registrados para <i>Vochysia guatemalensis</i> en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica	44
Figura 8. Promedios y límites de confianza (al 95 %) para la caída de diásporas por mes en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.	50
Figura 9. Principales síndromes de dispersión en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica	51
Figura 10 Representación de los principales síndromes de dispersión en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.	55

ANEXOS

- Anexo 1A. Características de árboles seleccionados para estudio fenológico en la finca El Cerro en Florencia, San Carlos, Costa Rica.
- Anexo 2A. Esquema de las trampas utilizadas en el estudio de caída de semillas.
- Anexo 3A. Formulario para el análisis de semillas utilizado en el Banco Latinoamericano de semillas Forestales - PROSEFOR, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Anexo 4 A. Promedios de germinación en el experimento de ecología post-dispersión de diásporas en la finca El Cerro en Florencia, San Carlos, Costa Rica.
- Anexo 5A. Coeficiente de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en el Bosque secundario no intervenido en Florencia, San Carlos
- Anexo 6A. Coeficientes de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en el Bosque secundario intervenido en Florencia, San Carlos.
- Anexo 7A. Coeficientes de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en la plantación de tiquisque en Florencia, San Carlos.
- Anexo 8A. Análisis de varianza para la germinación de *G. meiantha* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

COLAN C., V. 1995. Ecología de frutos y semillas de seis especies maderables en un bosque húmedo tropical secundario de Costa Rica y posibilidades de conversión del rodal en fuente semillera. Tesis Mg. Sc., CATIE, Turrialba, Costa Rica.

PALABRAS CLAVES: *Cordia alliodora*, *Goethalsia meiantha*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis*, diásporas, fenología, producción de diásporas, dispersión, post-dispersión, bosque secundario, bosque secundario raleado.

RESUMEN

En Florencia, San Carlos, Costa Rica, se estudió un bosque secundario de 28 años de edad con el fin de determinar algunos factores que pueden afectar el establecimiento de *Cordia alliodora*, *Goethalsia meiantha*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis* en tres tipos de hábitats: bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado, cultivo agrícola.

En el bosque se ubicaron de 10 a 15 árboles por cada especie. En los árboles seleccionados se evaluó el comportamiento fenológico y la producción de diásporas. Las especies *G. meiantha* y *C. alliodora* tuvieron la maduración y dispersión de diásporas al finalizar la época de menor precipitación (marzo-abril) y al inicio de la temporada lluviosa (abril-mayo), respectivamente. Por otro lado, *R. microsepala* tuvo maduración y dispersión de diásporas durante la época de mayor precipitación. En *V. ferruginea*, *V. guatemalensis* y *S. amara* se observó floración al final de la época de menor precipitación pero no tuvieron producción de frutos durante el periodo de estudio (febrero - setiembre 1995).

En el bosque no intervenido se recolectó la mayor cantidad de diásporas por dispersión natural que en el bosque raleado y en el cultivo agrícola. El número de diásporas caídas con síndrome de dispersión por el viento fue significativamente diferente entre los tres hábitats (en orden descendente: bosque no intervenido, cultivo agrícola, bosque raleado); mientras que el número de diásporas caídas con síndrome de dispersión por aves no fue significativamente diferente entre los hábitats evaluados.

La especie *C. alliodora* tuvo mayor germinación en el bosque no intervenido y fue atacada por insectos y fauna de mayor tamaño por lo que su germinación se incrementó en las parcelas con cercos y que tuvieron aplicación de insecticida. *G. meiantha* tuvo muy baja germinación pero fue la única especie cuya germinación fue mayor en el cultivo; es afectada por ataque de insectos por lo que la aplicación de insecticida favoreció la germinación en todos los hábitats. La especie *R. microsepala* no mostró diferencia entre hábitat y no mejoró la germinación con la protección con cercos ni con aplicación de insecticida.

Las características que prefiere *S. amara* están en el bosque no intervenido, mejorando su germinación cuando es protegida del ataque de la fauna depredadora y de insectos. *V. ferruginea* no mostró diferencias con la protección con cercos ni la protección con Furadán, en general germinó mejor en el bosque no intervenido. Las condiciones del bosque raleado favorecieron la germinación de *V. guatemalensis*; la protección con cercos también contribuyó a incrementar su germinación.

El bosque evaluado tiene potencial como área semillera de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*.

COLAN C., V. 1995. Ecology of fruits and seeds of six timber species in a humid tropical secondary forest in Costa Rica and possibilities of conversion of the forest to a seed stand. Thesis M. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

KEY WORDS: *Cordia alliodora*, *Goethalsia meiantha*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis*, diaspores, dispersal, post-dispersal, secondary forest.

SUMMARY

A 28 year old secondary forest in Florencia, San Carlos, Costa Rica, was studied in order to determine some factors that could affect the establishment of *Cordia alliodora*, *Goethalsia meiantha*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea* and *Vochysia guatemalensis* in three habitat types: undisturbed secondary forest, thinned secondary forest and agricultural cultivation.

Ten to fifteen trees of each species were located in the area. Phenological behaviour and production of seed and fruit were evaluated. The ripening of fruit and dispersal of seed in *G. meiantha* and *C. alliodora* occurred upon concluding the period of least precipitation (March-April) until the beginning of the rainy season (April-May) respectively. On the other hand, *R. microsepala* showed ripening and dispersal of seed during the time of least precipitation but there was no production of fruit during the period of study (February-September 1995).

A greater quantity of naturally-dispersed seed was gathered in undisturbed forest than in the thinned secondary forest or agricultural cultivation. The number of wind dispersed diaspores was significantly different between the three habitats (in descending order: undisturbed forest, agricultural cultivation, thinned forest); while the number of bird dispersed diaspores was not significantly different between the evaluated habitats.

C. alliadora had greater germination in the undisturbed forest and was attacked by insects and larger fauna. Their germination was increased in the fenced plots and with the application of insecticide. *G. meiantha* had very low germination but it was the only species whose germination was superior in the plots under cultivation. The application of insecticide favored germination in all three habitats. *R. microsepala* did not show differences between habitats or with fence protection or application of insecticide.

S. amara preferred undisturbed forest conditions and germination improved when protected from the attack of the fauna and/or insects. *V. ferruginea* did not show differences with the protection by fences or with insecticide, germination generally was better in the undisturbed forest. The thinned forest conditions favoured germination of *V. guatemalensis* and protection with fences also contributed to increment in their germination.

The evaluated forest has potential as a seed stand for *V. ferruginea* and *V. guatemalensis*.

1. INTRODUCCION

La disminución acelerada de los bosques tropicales primarios causa no sólo la degradación de los suelos, la erosión genética y la disminución de la biodiversidad, sino también pone de manifiesto la falta de conocimientos esenciales sobre las características ecológicas y los factores que influyen en el desarrollo del bosque tropical que permitan recuperar los ecosistemas naturales perdidos, manteniéndolos productivos sin deteriorarlos.

El conocimiento sobre el funcionamiento del ecosistema de los bosques húmedos tropicales es necesario para determinar las características que garantizan la sostenibilidad de dichos ecosistemas y utilizar este conocimiento en el desarrollo y manejo de ecosistemas artificiales implantados por la actividad humana (Finegan, 1993a).

Con el incremento paulatino de bosques secundarios originados por esta actividad humana en sus diferentes estadios de desarrollo, se hace necesario darle buen uso a esas tierras y dirigir su desarrollo hacia la producción sostenible, manteniendo también la biodiversidad del ecosistema.

El manejo del bosque requiere de un conjunto de conocimientos sobre el ambiente que caractericen a todos los integrantes de ese ecosistema; entre ellos, la ecología de frutos y semillas para la regeneración natural y la alimentación de la fauna silvestre son altamente relevantes para el futuro manejo del bosque tropical.

De acuerdo con Terborgh (1990), una de las bases potenciales para manipular la composición de especies y por consiguiente el valor económico del rodal manejado, es el conocimiento de los mecanismos de dispersión de semillas. Las características de la dispersión de semillas están definidas por varios factores (síndrome de dispersión, disponibilidad de dispersores, abundancia de semillas) cuya compleja interacción puede explicar la abundancia o escasez de una especie en un lugar determinado.

Generalmente, las especies de mayor valor comercial, al alcanzar la madurez en el dosel, tienen agentes dispersores comunes como son las aves y los mamíferos. En el bosque tropical, estas especies atraen a los animales a través de las diferentes características que ofrecen sus frutos. Estos agentes dispersores contribuyen a incrementar la ocupación del área por la especie cuya semilla diseminan y también, en algunos casos, aceleran su germinación al pasar las semillas por su tracto digestivo.

Otro aspecto atractivo para el manejo sostenible de los bosques secundarios es la obtención de semillas como producto no tradicional del bosque, que proporcionará al propietario del bosque un ingreso adicional y sostenible. Se hace necesario evaluar los frutos y semillas desde los tres enfoques principales: regeneración natural, alimento para la fauna y germoplasma para reforestación.

En los bosques húmedos tropicales secundarios de Costa Rica se encuentran comúnmente especies maderables cuya importancia económica se ha visto incrementada en los últimos años. Entre las especies más comunes se pueden mencionar: *Cordia alliodora* (Boraginaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae), *Rollinia microsepala* (Annonaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae), *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae).

El presente estudio pretende contribuir al conocimiento de los factores que afectan el desarrollo de poblaciones de las especies forestales más importantes en los bosques húmedos tropicales secundarios y ampliar los conocimientos respecto al aprovechamiento y manejo sostenible de dichos ecosistemas.

Para ello se plantearon los siguientes estudios:

Estudio del comportamiento fenológico y de producción de semillas de *C. alliodora*, *G. meiantha*, *R. microsépala*, *S. amara*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*.

Estudio de la caída de diásporas y de la ecología post-dispersión en tres hábitats: bosque secundario no intervenido, bosque secundario intervenido (raleado) y cultivo agrícola.

Evaluación de las condiciones del bosque para producción de semillas y posibilidades de conversión en área semillera.

2. ANTECEDENTES

2.1 El ecosistema tropical húmedo

Las características más importantes de los bosques húmedos tropicales como comunidad vegetal son su gran diversidad de especies, la variedad de formas de vida y su complejidad estructural (Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1987; Leigh, 1990a).

El funcionamiento y por tanto la conservación exitosa del ecosistema tropical, depende en gran medida de las interrelaciones existentes entre los organismos que en él habitan. Una de estas interrelaciones es el mutualismo, el cual trae como consecuencia un beneficio mutuo para las dos especies que intervienen (Finegan, 1993a), como por ejemplo la polinización de las flores y la dispersión de las semillas.

La ecología de la dispersión de semillas y establecimiento de plántulas ha sido ampliamente estudiada por Harper (1977) como un factor importante para definir el tamaño de las poblaciones de las especies y la composición, riqueza y diversidad del ecosistema.

Aunque las perturbaciones (derrumbes, caída de árboles) constituyen un componente natural y esencial de los ecosistemas de selvas tropicales (Sarre, 1995), el establecimiento de plántulas de especies de bosque maduro está limitado por la presencia de semillas y la predación pre y post-dispersión de ellas (Terborgh, 1990).

2.2 La frugivoría y la dispersión de las semillas

La frugivoría se entiende como el consumo de frutos por vertebrados, siendo las aves y los mamíferos los grupos más representativos de frugívoros; por lo menos el 50 % de su alimentación lo constituyen los frutos (Fleming *et al.*, 1987).

En base a los hábitos alimenticios y a la disponibilidad de los frutos, se han hecho varias clasificaciones, encontrándose dos grupos más importantes: los frugívoros facultativos o parciales, relacionados con los animales que pueden alimentarse de frutos, pero pueden utilizar también otro tipo de alimento, y los frugívoros obligados o especializados, que sólo se alimentan de frutos (Fleming *et al.*, 1987; Smythe, 1986).

Gautier-Hion (1990) encontró en un bosque tropical que de 126 especies evaluadas de mamíferos, el 53 % son consumidores primarios y el 85 % de éstos consume frutos y semillas como parte de su dieta básica, mientras el 15 % restante se alimenta de hojas.

Algunos dispersores como los tucanes (*Ramphastos sp*), aunque consumen una variedad de alimentos, que incluye a veces vertebrados pequeños, son considerados como los mayores frugívoros del bosque (Howe, 1991). Las guatusas (*Dasyprocta punctata*), roedores diurnos y los tepezcuintles (*Agouti paca*), roedores nocturnos, son considerados por Smythe (1991) como frugívoros seminívoros por alimentarse de semillas, con gran facilidad para romper las semillas duras y en tiempos de abundancia transportarlas a diversos lugares donde las almacenan o las entierran para tiempos de escasez. En muchos casos, las condiciones de almacenamiento son favorables para la germinación, principalmente en el caso de semillas duras.

Las aves, que se caracterizan por alimentarse del arilo de las semillas, así como los monos, que prefieren también arilo de semillas además de pulpa succulenta, fueron encontrados como los principales dispersores en un bosque húmedo tropical africano (Gautier-Hion, 1990). El 90 % de las especies evaluadas fueron dispersadas por aves y los monos dispersaron aproximadamente el 80 % de las especies encontradas en este bosque

(Gautier-Hion, 1990). Este tipo de frugivoría no afecta la capacidad de germinación de las semillas ya que el dispersor no daña la semillas.

Los roedores y los rumiantes se alimentan también de semillas en un porcentaje variable que puede sobrepasar el 50 % de su dieta, dependiendo de la disponibilidad de alimento. Esta alimentación, a diferencia de la alimentación de las aves y los monos, comprende generalmente las semillas; Gautier-Hion (1990) encontró que los roedores y rumiantes destruyen las semillas de aproximadamente el 70 % de las especies en un bosque húmedo tropical africano.

Las semillas, por ser estructuras ricas en reservas, constituyen recursos alimenticios de primera calidad para los frugívoros, lo que podría originar una fuerte presión de depredación aún antes de ser diseminadas (Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1987; Smythe, 1986). Los frutos son una fuente alimenticia básica de la fauna silvestre; los carnosos constituyen una proporción que se estima entre el 50 % y el 90 % del total de frutos producido por la vegetación natural (Smythe, 1986). Los hongos encuentran también en las semillas un medio muy favorable y su crecimiento no es restringido por cambios climáticos intensos (Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1987).

Fleming *et al.*, (1987), concluyeron que los frutos son un tipo de alimento fácilmente obtenido y digerido por los animales del bosque tropical, en comparación con insectos y hojas (otras dos fuentes alimenticias disponibles para aves y mamíferos). Debido a su disponibilidad, los frutos son rápida y frecuentemente consumidos por muchos carnívoros y herbívoros, además de los frugívoros.

La disponibilidad de frutos varía con el tipo de bosque. Generalmente, en plantas neotropicales de sotobosque la densidad de frutos es mucho más alta en hábitat de crecimiento secundario y en claros, donde la intensidad lumínica es más favorable que en el bosque primario (Denslow *et al.*, citados por Fleming *et al.*, 1987). Por otro lado, el

número de semillas que pueden servir de alimento a los dispersores y la época del año en que hay mayor abundancia van a determinar la eficiencia de la dispersión (Smythe, 1986)

Aunque muchas clases de fauna silvestre consumen frutos en el bosque, la frugivoría tiene sus desventajas para las aves y mamíferos que son los mayores consumidores y dispersores de semillas; estas desventajas se deben a que la producción de frutos no está uniformemente distribuida en el espacio ni en el tiempo (Fleming *et al.*, 1987).

En la isla Barro Colorado, Panamá, se cuantificó la producción de frutos de tal manera que se pudiera evaluar el alimento disponible para los consumidores primarios. Leigh y Windsor (1990) obtuvieron que la producción de frutos puede variar, según la especie, de 200 g a 500 g de masa seca de fruto por metro cuadrado de copa por año, lo cual representa más de una tonelada por hectárea; sin embargo, aunque estas cantidades podrían ser suficientes para los consumidores de la zona, la producción no es constante.

Foster (1990a) comprobó que para la misma zona de la isla Barro Colorado, existen dos periodos de máxima dispersión de frutos: un pico amplio de fructificación de marzo a junio y otro pico estrecho en setiembre y octubre. La escasez estacional de frutos limita la población de los dispersores frugívoros, quienes ajustan sus ciclos reproductivos evitando las épocas de escasez de frutos de la especie preferida (Leigh y Windsor, 1990). Para asegurar la estabilidad de sus poblaciones, dependen de una sucesión estacional del recurso, generalmente asociada a unas pocas especies que producen frutos en épocas de escasez general, las denominadas "especies claves" (Terborgh y Winter, 1980); en caso contrario se originaría una mortalidad importante en la fauna del bosque (Foster, 1990b).

Dirzo (1987), al estudiar las interacciones entre las semillas y los animales que la afectan, determinó que existe una gran pérdida por daño parcial o letal en las semillas debido a invertebrados y patógenos, que puede variar de acuerdo a la especie. Algunos frugívoros pueden comportarse como depredadores cuando no sólo se alimentan del arilo o pulpa que cubre la semilla, sino que llegan a alimentarse de las semillas.

En la etapa de post dispersión, la remoción de semilla por vertebrados se lleva a cabo con gran rapidez, teniendo como consecuencia daños y muerte para las semillas y una disminución de las probabilidades de establecimiento de plántulas. La cuantificación de la depredación de las semillas por insectos y patógenos puede ser más exacta que por vertebrados debido a que, en este último caso, las semillas pueden ser depositadas en lugares alejados (Dirzo, 1987).

La mayoría de las especies, para mantener su presencia en el bosque, dependen entre otras cosas, de algún factor (animales, viento, agua) que permita su dispersión a lugares con características deseables para cada una de ellas.

De acuerdo con Howe y Smallwood (1982), es conveniente usar el término "diáspora" como la unidad que se dispersa, que puede ser la semilla individual o el fruto con una o muchas semillas.

La dispersión puede hacerse a través del tiempo, lo que implica que la diáspora entra en latencia incorporándose al banco de semillas del suelo, y a través del espacio, mediante una relación de mutualismo entre dos organismos.

Howe y Smallwood (1982), al evaluar la importancia que tiene la dispersión de diásporas, definieron algunas características de la dispersión, expresadas como hipótesis que pueden favorecer el establecimiento y supervivencia de las diásporas y plántulas:

- hipótesis de fuga; presenta una ventaja para las diásporas ya que con la dispersión se evitan las altas tasas de mortalidad que son frecuentes en diásporas y plántulas cerca al árbol madre.
- hipótesis de colonización; la dispersión tiene ventajas para la especie al colonizar sitios que presentan algún tipo de disturbio dentro del bosque (derrumbes, claros).
- hipótesis de diseminación dirigida; permite desplazar las diásporas a lugares con buenas condiciones, asegurando la germinación y el crecimiento de las plántulas.

Las diásporas de cada especie presentan un conjunto de características que las hacen aptas para ser dispersadas por un determinado vector; este mecanismo de dispersión se conoce como "síndrome" (Finegan, 1993a). Estos síndromes, según lo manifestado por Howe y Smallwood (1982), pueden ser definidos de acuerdo a las siguientes características:

- Semillas dispersadas por animales.- La planta ofrece a los animales alimento a través del arilo, el pericarpo y/o la pulpa. Se distingue aquí la diseminación por vertebrados, los cuales comen la parte carnosa de los frutos y aún la cubierta de las semillas. Para la dispersión por hormigas, la planta ofrece atrayentes químicos generalmente en el tegumento de las semillas. Las diásporas también pueden tener estructuras en forma de ganchos, lo cual hace que se peguen al cuerpo o a las alas de algunos vertebrados.

- Semillas dispersadas por el viento.- Estas diásporas poseen características especiales como: tamaño pequeño, alta producción por planta (como el caso de las Orquidáceas); una razón área superficial - volumen muy alta, y estructuras a manera de alas, aplanadas, fácilmente llevadas por el viento.

- Semillas dispersadas por el agua.- Algunas se transportan sumergidas y tienen forma similar a un pelo; un segundo grupo de semillas tienen tamaño pequeño, son impermeables y flotan mientras se mantienen secas y por último las que pueden flotar por grandes distancias valiéndose de una estructura que contiene espacios porosos, cubiertos de aceites o similar a corcho.

- Semillas auto dispersadas o dispersión explosiva.- Se refiere a aquellos frutos que al madurar son explosivos y lanzan sus semillas a cierta distancia del árbol madre.

El principal síndrome de dispersión en los bosques húmedos tropicales es el que ofrece alimento (dispersión por vertebrados). El segundo es el que permite a las semillas (por su morfología) ser transportadas por el viento (Howe y Smallwood, 1982).

Gautier-Hion (1990), al estudiar la interacción entre frutos y vertebrados que los comen en un bosque húmedo tropical, define dos síndromes para vertebrados. El primero es el síndrome de dispersión por monos y/o aves: frutos brillantes coloreados, con pulpa succulenta o semillas cubiertas de arilo. El segundo síndrome es el de dispersión por rumiantes y/o roedores grandes: frutos grandes indehiscentes y/o con pulpa fibrosa.

Se han realizado muchos estudios sobre los consumidores y dispersores de semillas en varios lugares de bosques tropicales, tratando de determinar los principales responsables de la amplia dispersión de algunas especies y de la poca dispersión de otras que se encuentran formando grupos en áreas muy pequeñas (Foster, 1990b; Janson, 1983; Leigh y Windsor, 1990; Gautier-Hion, 1990). Por un lado se considera una diferenciación a nivel de estratos arbóreos, tipos de frutos o características de los frutos que atraen a los dispersores y por otro, la época más adecuada para que estos dispersores actúen.

Haciendo una comparación entre los agentes de dispersión de los diferentes estratos del bosque en Barro Colorado (Panamá) y La Selva (Costa Rica), Leigh y Windsor (1990) encontraron que en ambos tipos de bosques, tanto para dosel como para sotobosque, los principales medios de dispersión son las aves. Para el dosel, el segundo medio de dispersión es el viento, también para las dos zonas. En el sotobosque, el segundo lugar lo ocupan los murciélagos y agentes de dispersión desconocidos para Barro Colorado y La Selva respectivamente.

Para definir los factores que motivan a los dispersores a hacer una selección de diásporas, Janson (1983) realizó un estudio en un bosque tropical del Perú (Parque Nacional Manu), identificando los principales síndromes de dispersión para categorizar los diferentes tipos de frutos y los agentes dispersores que los prefieren.

En Manú, analizando 258 especies de frutos, se pudo determinar que la mayoría tiene uno de dos síndromes distintos. El primero de tamaño grande, con alguna protección, generalmente con cáscara dura o vainas y de colores anaranjado, amarillo, marrón y verde, considerándose estas características como síndrome de dispersión por vertebrados

terrestres. El segundo síndrome de tamaño pequeño, sin protección y que generalmente corresponde a colores como rojo, negro, blanco, azul, púrpura y colores mixtos, que es identificado como síndrome de dispersión por aves. Aproximadamente el 68 % de las especies estudiadas se ajustan a uno de estos dos grupos.

La diferencia entre estos dos tipos de frutos está en el tamaño, la habilidad visual y la morfología de las partes masticadoras del animal que se alimenta de ellos. El estudio de Janson (1983) sugiere que la morfología de los frutos está relacionada con las características generales del mamífero o ave que las come. La fuerte asociación entre tamaño, color y morfología similar entre especies dentro de un mismo género implica que la selección natural ha producido la divergencia en la forma de fruto asociada con aves y mamíferos frugívoros.

Otra diferenciación de agentes de dispersión la presenta Roosmalen (1985), quien define seis estrategias de dispersión de semillas que pueden ser reconocidas por los agentes de dispersión en Guyana; frutos de varios colores, grandes, tipo drupa, baya o cápsula indehiscente; frutos coloreados tipo drupa con numerosas semillas pequeñas; frutos grandes indehiscentes, coloreados; frutos verdes con pericarpo carnoso o seco; fruto seco indehiscente o dehiscente, con semillas grandes; y un último grupo de frutos secos dehiscentes con semillas pequeñas.

De acuerdo con Howe y Smallwood, Roosmalen (1985), también encontró que el 6 % de las especies tienen autodispersión de semillas; el 11 % son dispersadas por el viento; el 9 % son dispersadas por agua y el 74 % son dispersadas por animales. Además, el tipo de agente de dispersión tiene relación con los hábitat en los que dominan; así, la mayoría de los frutos dispersados por agua son frecuentes en bosques húmedos como bosques de ribera, inundables; los frutos dispersados por viento son comunes en bosques marginales jóvenes y en los bosques primarios, el 87 a 90 % de los frutos son dispersados por animales.

Otra manera de estudiar a los agentes dispersores es bajo el enfoque de las relaciones entre el clima y la dispersión por los diferentes agentes.

En Barro Colorado, Foster (1990a) halló una marcada diferencia entre los ciclos fenológicos de dispersión de semillas por animales y por el viento. Para Barro Colorado, la dispersión de semillas por el viento es máxima en el periodo de transición de la estación seca a la lluviosa; prácticamente no hay dispersión de semillas a fines de la estación lluviosa. Por el contrario, el ciclo de caída de semillas con síndrome de dispersión por vertebrados, se inicia después del comienzo de la estación lluviosa; casi todos los frutos que caen durante y después de la estación lluviosa son dispersados por animales.

El inicio de la estación seca en Barro Colorado coincide con la fructificación de muchos árboles y arbustos del sotobosque que también requieren de animales para la dispersión de sus semillas y que no necesitan competir por agentes de dispersión con las especies del dosel en esta época. Aunque en los bosques neotropicales, el número de especies de lianas y de plantas del sotobosque puede llegar a ser igual o mayor a las especies arbóreas del dosel (Foster, 1990b), en este estudio el ciclo de fructificación está principalmente basado en las especies arbóreas, dado que la producción de semillas es mayor y la diseminación alcanza mayores distancias.

Para el bosque húmedo tropical A. Von Humboldt de la Amazonia peruana (observación personal), al igual que en Barro Colorado, las especies cuyas semillas son aladas (*Swietenia*, *Cedrela*, *Amburana*, *Myroxilon* y *Tabebuia* entre otras), que están rodeadas por lana (*Ceiba*, *Chorisia*) o tienen muy bajo peso (síndromes de dispersión por el viento), tienen su ciclo de maduración y dispersión durante la época de menor precipitación. Para las semillas grandes, que son dispersadas por animales y que proporcionan alimento a sus dispersores (síndromes de dispersión por animales), como por ejemplo, *Clarisiä*, *Simarouba*, *Spondias* y *Virola*, la época de maduración y dispersión coincide con la de mayor precipitación.

2.3 El papel de la dispersión de las diásporas en la determinación de los patrones de regeneración de los bosques secundarios

Los métodos menos costosos en la reposición de un bosque son los que consideran un manejo de la regeneración natural de las especies existentes en el bosque. En este sentido la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas representan los estados más críticos y sensibles a tener en cuenta en este proceso (Terborgh, 1990), aunque puede ser difícil influir sobre ellos en las prácticas de manejo.

Guevara *et al.* (1994), al estudiar la vegetación de potreros anteriormente cubiertos por bosque en una región tropical húmeda de México, encontraron que la vegetación presenta una estructura compleja con alta riqueza florística. Esta complejidad va en aumento desde las áreas descubiertas hasta los sitios bajo la copa de los árboles, relacionada con el incremento de especies leñosas principalmente, dispersadas por aves o murciélagos frugívoros. La influencia que los árboles aislados puedan tener sobre la diseminación de propágulos estará en función del tipo de servicio (descanso, protección, anidación, alimento) que ofrezcan a los dispersores y la distancia a la fuente de propágulos (Guevara y Laborde, 1990).

La recuperación de las áreas abandonadas y el establecimiento de ecosistemas forestales se simplifica con el manejo de árboles aislados. Guevara y Laborde (1993) encontraron que en la vegetación de sitios bajo árboles remanentes, en potreros, las especies de bosques maduros fueron más frecuentes que las especies pioneras.

A pesar de la dificultad de dispersión a través de pasturas, las especies de bosque maduro encuentran bajo la copa de árboles aislados condiciones microclimáticas y edáficas favorables para su establecimiento (Guevara y Laborde, 1993).

Los bosques secundarios constituyen hábitat en islas donde las diferencias con las condiciones de bosques maduros serán mayores a medida que aumenta la edad del bosque secundario; esto se debe a que los cambios de uso de la tierra afecta la disponibilidad de

especies para la colonización (Finegan, 1992). Los bosques secundarios serán florísticamente más diversos y la sucesión será más rápida, mientras más bosque primario permanezca a su alrededor.

En un bosque de terraza alta, en la Amazonia peruana, Gorchov *et al.* (1991), hicieron una tala rasa en fajas (30 x 150 m) para determinar las especies que cubrían el claro y la posibilidad de la producción sostenible del bosque. Luego de un año hallaron que después del clareo, las fajas estaban dominadas por plántulas de especies pioneras cuyas semillas son dispersadas por aves y murciélagos y también se encontraban presentes en el banco de semillas del suelo (*Cecropia spp.*, algunas *Melastomataceae* y *Alchornea triplinervia*, especies con poco valor comercial). Debido al reducido número de rebrotes en los tocones dejados en la corta, la ocupación del área se debió a la dispersión de las semillas y posiblemente al banco de semillas en el sitio. En este caso, la cantidad de plántulas y semillas de especies comerciales fue más baja en las fajas que en el interior del bosque; en los bordes de las fajas hubo un margen intermedio en riqueza y cantidad de plántulas. Las aves fueron los mayores dispersores del bosque al borde de la faja, mientras que los murciélagos y el viento tuvieron una dispersión más amplia.

En este caso la tala rasa originó la baja supervivencia de especies comerciales; esto parece afectar a primera vista la producción sostenible inmediata del bosque, pero con el establecimiento de plántulas se iniciará la sucesión del bosque. La densidad de muchas especies arbóreas en crecimiento natural está limitada por la predación pre y post dispersión de diásporas.

2.4 Ecología post-dispersión de diásporas

Después de ser dispersada, una semilla debe enfrentarse a una serie de retos, tanto del ambiente biótico como del abiótico. La etapa post-dispersión es crítica para el proceso de regeneración natural.

Las semillas que son dispersadas por diferentes agentes son depositadas en el suelo bajo diferentes condiciones ambientales; estas semillas, de acuerdo con características propias de la especie, presentan diferente viabilidad. Del gran número de semillas, sólo una pequeña fracción germinan y llegan a producir plántulas (Harper, 1977; Foster y Janson, 1985). La germinación está sujeta a dos grandes factores: los factores bióticos, como depredadores y patógenos; y los factores microclimáticos como la luz, la temperatura y la humedad (Harper, 1977; Foster y Janson, 1985).

Las semillas pueden incorporarse al banco de semillas del suelo, entrando en latencia, por lo que requerirán algún estímulo para germinar. Las semillas también pueden estar expuestas al ataque de depredadores, patógenos, etc. (Harper, 1977).

El estado de las semillas después de la dispersión varía con el tiempo. Kitajima y Augspurger (1989) mencionan que las semillas son dañadas por depredadores después de la dispersión y en su estudio sobre *Tachigalia versicolor* encontraron que esta depredación se incrementó a medida que el tiempo de permanencia en el suelo era mayor.

Ramírez y Arroyo (1987) al evaluar *Copaifera pubiflora* en los Altos Llanos Centrales de Venezuela, también mencionan que los niveles de depredación post-dispersión se incrementan en función del tiempo, aunque parece estar restringido a las cercanías del árbol parental, es decir, la depredación se acentúa en las cercanías del árbol (hipótesis de fuga según Howe y Smallwood, 1982).

2.5 Estudio fenológico de especies forestales.

Las diferentes etapas del desarrollo de las especies, ya sea en su fase vegetativa como en su fase reproductiva, son analizadas por la fenología en función a las características climáticas de una zona en particular (Mejía, 1990). Las etapas (fenofases) de interés en la producción de semillas son las del ciclo reproductivo, especialmente la yemación de flores y la fecundación como base para definir los periodos de fructificación y maduración de frutos.

Muchos estudios realizados para determinar la productividad de un bosque, las condiciones para la fauna y el establecimiento de la regeneración natural de determinadas especies (Foster, 1990a; Foster, 1990b; Garwood, 1990) han estado basados en observaciones fenológicas para determinar el ciclo de desarrollo de las plantas.

Alencar *et al.* (1979) mencionan que los periodos de ocurrencia de las fenofases reproductivas están influenciados principalmente por los factores climáticos; entre ellos, Finegan (1993b) menciona que el factor que más frecuentemente se relaciona con la actividad fenológica es la variabilidad de la precipitación. En este sentido Wright y Cornejo (1990), realizaron en la isla Barro Colorado en Panamá, un experimento en el que se proporcionaba a las plantas cantidades suficientes de agua durante la época seca para evitar el estrés hídrico y estudiar el comportamiento de las especies en lo referente a la defoliación. Por sus resultados, estos autores concluyen que en ese bosque, la disponibilidad de agua a las plantas no altera sus características de defoliación, es decir, la precipitación no estaba relacionada con la fenofase de foliación.

Las fenofases del ciclo vegetativo pueden servir de herramienta para predecir la fructificación como en el caso de *Amburana cearensis*, *Ceiba pentandra* y *Chorisia insignis*, donde la fenofase de defoliación caracteriza la floración e inmediata fructificación (observación personal), aunque la fenofase de floración ocurre generalmente a finales de la estación lluviosa, ésta parece estar más vinculada al crecimiento vegetativo que al factor precipitación.

La fenología en bosques húmedos tropicales también es compleja, diferenciándose dos fuentes principales de variación (Finegan, 1993b); entre sitios: una especie puede variar marcadamente su comportamiento fenológico entre sitios, por lo que los estudios fenológicos deben estar referidos siempre al lugar donde se realiza la investigación. La otra variación es entre estratos; los resultados de un estrato del bosque no pueden extrapolarse con otro grupo de plantas o estratos del bosque.

Con respecto al tamaño de la muestra que debe evaluarse, Fournier y Charpantier (1975), mencionan que estas no deben ser menores a cinco individuos por especie, con observaciones quincenales que permitan definir el desarrollo de las diferentes fenofases.

2.6 Las especies seleccionadas

Las especies seleccionadas para el estudio forman parte del dosel superior de bosques secundarios tropicales donde son comunes y tienen una amplia diseminación (Finegan, 1992; Encuentro Regional, 1994). Las especies *C. alliodora*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* son utilizadas en programas de reforestación en Costa Rica; la especie *S. amara* es muy reconocida y comercializada por sus cualidades de rápido crecimiento y fácil trabajabilidad de la madera en países sudamericanos como Brasil y Perú.

Cordia alliodora (Ruiz & Pavón) Oken, BORAGINACEAE.- Es conocida con el nombre común de laurel. En Costa Rica esta especie tiene una amplia distribución en toda la zona atlántica de las provincias de Alajuela, Heredia y Limón; es abundante en Guatuso, Los Chiles y Sarapiquí y en general se distribuye en ambas vertientes, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 900 m de elevación (Zamora, 1989).

Esta especie es una hermafrodita alógama auto-incompatible, es decir, requiere del polen de una flor de otro árbol para polinizarse (Mendoza, 1965; Boshier, 1992).

La diáspora es un fruto cápsula, alargado, que contiene una semilla, el cual mantiene los pétalos de la flor y que le servirán a manera de alas al momento de la dispersión (síndrome de dispersión por el viento). La mayor parte cae dentro de un radio de 40 m aproximadamente, siendo fácilmente atacadas por hongos si se almacenan húmedas (Encuentro Regional, 1994). Se ha estimado una cantidad de 80,000 a 115,000 semillas por kilo de fruto, que es la forma como se comercializa (Encuentro Regional, 1990 y 1994).

En la zona norte y atlántica de Costa Rica se ha observado que los árboles de *C. alliodora* producen semillas entre marzo y abril, siendo su producción anual (Encuentro Regional, 1989).

Goethalsia meiantha (Donn. Smith) Burret, TILIACEAE.- Conocida con el nombre común de guácimo o guácimo blanco, se distribuye también en toda la vertiente atlántica en Costa Rica. La especie es hermafrodita, presenta frutos tipo sámara, síndrome de dispersión por el viento (Somarriba, 1984). La cantidad de diásporas por kilogramo puede ser de hasta 21,700 (Nichols, 1992).

Aunque *G. meiantha* se ha encontrado en toda la zona atlántica, Nichols y González (1992) mencionan que en el bosque húmedo tropical esta especie tiene una producción de frutos entre febrero y marzo (sin especificar la zona); sin embargo, Somarriba (1984), observó en Florencia Norte (Turrialba, Costa Rica) que la maduración de frutos se presenta un poco antes de la estación de menor precipitación y caen al suelo antes de la estación lluviosa.

Rollinia microsepala Standl, ANNONACEAE.- Zamora (1989), menciona que *R. pittieri* Standl podría ser el nombre correcto de esta especie. En Costa Rica es conocida como anonillo, anonillo negro o candelo y se encuentra ampliamente distribuida en ambas vertientes. Los frutos sincárpicos son globosos, con síndrome de dispersión por animales, pudiendo recolectarse del suelo; después de la limpieza de los frutos, se pueden obtener aproximadamente 26,000 semillas por kilogramo (Zamora, 1989; Nichols, 1992).

R. microsepala se observa con frutos entre los meses de junio y julio en la vertiente atlántica de Costa Rica (Zamora, 1989; Nichols y González, 1992).

Simarouba amara Aubl, SIMAROUBACEAE.- Es conocida con el nombre común de aceituno. En Costa Rica no está definido claramente su rango altitudinal, pero se encuentra ampliamente distribuida a lo largo del país. Macbride (1945), menciona que esta especie es dioica, con las flores masculinas mucho más grandes que las femeninas. Los

frutos son drupas oblongas u ovals (Holdridge y Poveda, 1975), presentan síndrome de dispersión por animales; se ha notado que la parte carnosa del fruto es comida por hormigas.

Se puede obtener aproximadamente 2,700 semillas por kilogramo. La maduración de los frutos de *S. amara* se da entre abril y junio en los bosques secundarios de la zona sur de Costa Rica (Nichols y González, 1992).

En Costa Rica, esta especie no ha sido ensayada en plantaciones comerciales, pero tiene potencial por su rápido crecimiento, crecimiento en bosques secundarios y supervivencia en parcelas experimentales (Nichols y González, 1992).

Vochysia ferruginea Mart., VOCHYSIACEAE.- En Costa Rica, esta especie tiene varios nombres comunes, entre ellos: botarrama, mayo colorado, chanco colorado y palo de mayo colorado. Es una especie muy distribuida en la vertiente atlántica, donde forma áreas muy densamente pobladas, al igual que la especie *V. guatemalensis*. Es una especie monoica, que presenta asincronía floral, es decir, el periodo de ocurrencia de las flores femeninas no es el mismo que el periodo de producción de flores masculinas. Los frutos son cápsulas triloculares dehiscentes con una semilla alada y alargada en cada celda (síndrome de dispersión por el viento).

La producción de semillas es muy abundante; sin embargo, la predación de los frutos por loras y el mecanismo de dispersión por el viento, hacen difícil recolectar grandes cantidades (Nichols y González, 1992; Arias, 1992; Flores, 1994). Se ha observado picos de producción de semillas cada dos años (Encuentro Regional, 1994).

V. ferruginea presenta características fenológicas variables, ya que hay árboles floreciendo en diferentes épocas del año. Los frutos maduran generalmente dos o tres meses después de la floración (Nichols y González, 1992), observándose un color amarillento fácilmente reconocido. En San Carlos, Guatuso y Sarapiquí, Costa Rica, la producción de frutos es variable y va desde junio hasta setiembre (Encuentro Regional, 1992).

Vochysia guatemalensis J.D. Smith, VOCHYSIACEAE.- Es conocida con los nombres comunes de: chanco, chanco blanco, mayo, cebo, palo de mayo y mayo blanco, entre otros. En Costa Rica se distribuye en toda la vertiente atlántica (provincias de Alajuela, Heredia y Limón). Las características de los frutos son similares a los de *V. ferruginea*, posee síndrome de dispersión por el viento, pero el tamaño es aproximadamente el doble a *V. ferruginea*. Los frutos inmaduros son también comidos por aves. La producción de frutos es anual pero se observan picos cada dos o tres años (Encuentro Regional, 1990 y 1994; Arias, 1992).

La floración de *V. guatemalensis* es también irregular en las diferentes subregiones; la producción de frutos es más uniforme, por ejemplo, en San Carlos, Sarapiquí, Guápiles y Talamanca, Costa Rica, se puede dar entre junio y octubre (Encuentro Regional, 1994).

2.7 Establecimiento de áreas semilleras y selección de árboles semilleros.

En varios eventos en Costa Rica (Encuentro Regional 1990 y 1994; Nichols y González, 1992; Arias, 1992) se ha manifestado la necesidad de contar con árboles semilleros para la producción de semillas a gran escala y la importancia de lograr una adecuada identificación de estas fuentes de semilla, definiendo las características más deseables de las especies elegidas para ser consideradas en la selección de los árboles semilleros.

De acuerdo a lo mencionado por Salazar (1993), al seleccionar una fuente de semilla, independientemente de la cantidad de semillas que se necesite, se debe buscar que el material cumpla con los requisitos básicos de calidad genética y fisiológica y con la identificación adecuada. La selección adecuada de la fuente de semilla contribuirá a una generación futura con mejores características.

Las diversas categorías desarrolladas para la calificación del fuste, la copa, las ramas, etc. no se ajustan uniformemente a todas las especies, pues la existencia de

diferentes modelos arquitecturales impide la categorización general. La calidad fenotípica debe basarse en el producto final, considerando la tasa de crecimiento, la forma del árbol y la calidad del producto (Salazar y Boshier, 1989), pudiendo variar desde producción de madera para aserrío, donde se requiere fustes rectos, hasta producción de forraje, donde la forma del árbol no es tan importante como la capacidad de rebrote, por ejemplo.

Las fuentes semilleras en Costa Rica han sido clasificadas en: huerto semillero genéticamente comprobado, huerto semillero no comprobado, rodales semilleros, fuentes semilleras y fuentes identificadas (Mesén, 1994a; ONS, s.f.).

Se conoce como rodal semillero, a un grupo de árboles de la misma especie o grupo de especies donde predominan individuos fenotípicamente aceptables o deseables en cuanto a su forma, vigor y sanidad (Zobel y Talbert, 1984). El rodal es manejado técnicamente para aumentar y sostener la producción de semillas en calidad y cantidad.

Los rodales semilleros son una herramienta muy útil en los planes de reforestación, no sólo porque permite iniciar la selección de semillas de alta calidad que puede ir mejorándose sino porque al concentrar en un área reducida árboles seleccionados, se aumentan los rendimientos y se facilita la organización y control de la actividad (Jara, 1994).

La identificación de un área semillera implica una serie de requisitos que han sido presentados por Mesén (1994b) y Jara (1994). El principal requisito es que la densidad del rodal debe ser tal que permita obtener un número mayor o igual a 75 árboles por hectárea, con capacidad de producción de semillas y con características fenotípicas deseables. Esto se debe a la necesidad de contar con material fenotípicamente adecuado y con una base genética amplia. En bosque naturales este requisito dependerá de la abundancia de la especie dentro del rodal.

El segundo requisito para caracterizar una fuente semillera es que el área del rodal debe ser de por lo menos una hectárea, pero para algunas especies con alta producción por

árbol (como el caso de *Eucalyptus*, *Alnus*), el área puede ser hasta de 20 individuos productivos. En bosques naturales este requisito puede estar ampliamente cumplido dependiendo de las características del área y de la distribución de la especie.

La categorización de los árboles como excelentes, buenos e inaceptables presentada por Mesén (1994), puede ser la más adecuada para uniformizar criterios dentro de cada especie, después de hacer una identificación de las características que deben presentar los individuos.

En el caso de seleccionar árboles para la recolección de semillas con fines de investigación, Salazar (1993) sugiere que los individuos seleccionados deben ser representativos de la población y no ser únicamente los árboles superiores. En este caso se eliminan de la selección los árboles enfermos y de mala forma y se buscará una separación de por lo menos 100 metros entre ellos para reducir la posibilidad de coleccionar individuos emparentados y asegurar una base genética amplia.

Salazar (1993) menciona que el establecimiento de un rodal semillero y la producción de semillas debe estar en función del mercado, ya que la actividad misma de establecimiento y luego la de recolección implica una inversión que deberá proporcionar material de buena calidad para ser rentable.

3 METODOLOGIA

3.1 Descripción del sitio

La investigación se realizó en la finca El Cerro, propiedad del Ingeniero Antonio Riggioni. Esta finca se ubica entre los pueblos de Pénjamo y La Vieja, en el Distrito Segundo de Florencia, Cantón Décimo de San Carlos, Provincia de Alajuela, Costa Rica. Geográficamente la finca se localiza a 10°21' latitud norte y 84°28' longitud oeste (Instituto Geográfico Nacional, 1988).

Según la clasificación de Holdridge (1987) la finca se define como bosque muy húmedo tropical, transición a pre-montano (bmh-t). La altitud varía de 280 a 387 m (Guillén, 1993).

La zona de estudio presenta una temperatura promedio anual de 23°C con una mínima promedio de 18.8°C y una temperatura máxima promedio de 27.1°C; la precipitación media anual es de 4,574 mm (con 20 % de variación anual) con un periodo de menor precipitación entre febrero y abril. En la Figura 1, se presentan los datos registrados para enero a setiembre 1995 (Instituto Meteorológico Nacional, 1995), en la Estación Santa Clara, San Carlos. Como se aprecia, los meses de enero y marzo tienen la menor precipitación con 52,8 y 60,1 mm respectivamente de precipitación acumulada; luego se incrementa la precipitación hasta alcanzar el punto más alto en julio, con 598 mm de precipitación.

Las condiciones de temperatura son más estables. La temperatura promedio hasta setiembre es de 25°C con una variación del 3 %; la temperatura máxima promedio llega a 30,7°C con un 3 % de variación y la temperatura mínima promedio es de 20,3°C con una variación del 6 %.

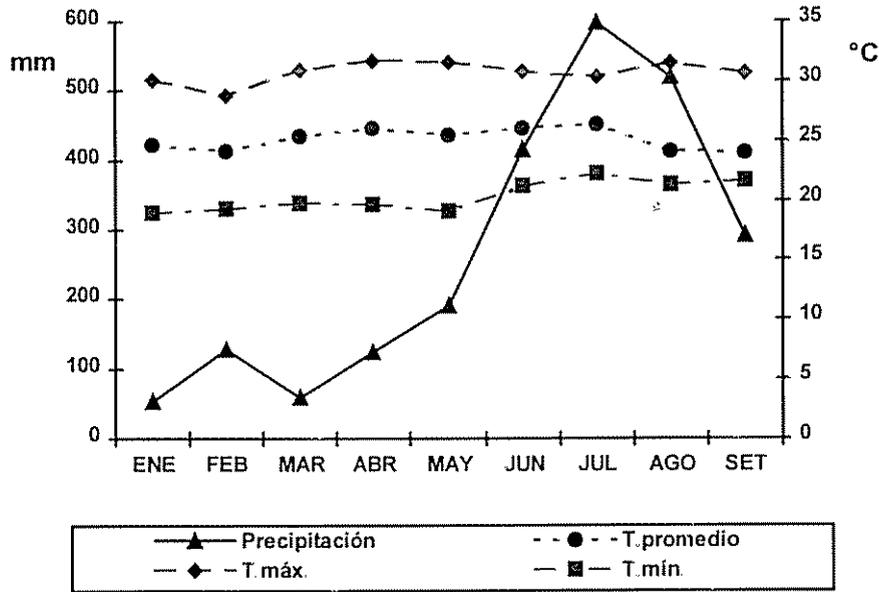


Figura 1. Condiciones climáticas en la Estación Santa Clara, San Carlos, para el periodo enero-setiembre 1995

El área de investigación corresponde a un bosque secundario de 28 años de edad, con un área aproximada de 32 ha; de acuerdo con Finegan (1993b) se encuentra en la tercera fase de la sucesión secundaria. Este bosque presenta heterogeneidad principalmente en su estructura y composición, por lo que Guillén (1993) delimitó seis estratos, que mostraron diferencias significativas en volumen pero no en abundancia, ni en área basal. Aún así la interacción estrato-especie no mostró diferencias significativas.

Este bosque presenta una composición florística dominada por las heliófitas durables de rápido crecimiento con una abundancia del 36 - 70 % del total de árboles por hectárea ($dap \geq 10$ cm) y una dominancia del 46 - 84 % del área basal total por hectárea ($dap \geq 10$ cm). *Vochysia ferruginea* es la especie más común en la mayoría de los estratos, y domina el dosel superior. Las especies esciófitas apenas representan entre un 0,7 - 2,2 % del total de árboles por hectárea y entre un rango de 0,6 - 1,4 % del área basal por hectárea (Guillén, 1993).

La presencia de heliófitas efímeras es también escasa, estando representadas por apenas el 0,5 - 1,4 % del número de árboles por hectárea y el 0,4 - 1,7 % del área basal por hectárea. Un caso muy especial es el estrato G (identificado por Guillén, 1993), donde se encontró que las heliófitas efímeras sin valor comercial representan el 7,5 % del número de árboles por hectárea y el 8,4 % del área basal por hectárea.

Las categorías de latizales y brinzales comerciales están también dominadas por las heliófitas durables de rápido crecimiento. Entre el 39 - 71 % de latizales y el 74 - 92 % del número de brinzales por hectárea pertenecen a este grupo de especies.

El Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (CATIE-COSUDE), dentro de su programa de investigación, instaló en la finca catorce parcelas permanentes de 60 x 40 m con bordes de 20 m de ancho. En 1994 se aplicó como tratamiento silvicultural, raleo en 15 ha (que incluía cuatro parcelas permanentes) para favorecer los fustales de las próximas cosechas. Se eliminó la competencia por luz y raíces principalmente de las especies *C. alliodora*, *V. guatemalensis* y *V. ferruginea*, en orden de importancia, aprovechándose los árboles talados con valor comercial. Los árboles de copa muy amplia fueron anillados para evitar daños a la regeneración.

3.2 Establecimiento de ensayos y toma de datos

3.2.1 Estudio fenológico

Para realizar el estudio fenológico se hizo una selección y marcaje de árboles en todo el bosque. Se consideraron árboles adultos, visiblemente sanos y en una posición tal que permitiera las observaciones de la copa con ayuda de binóculos. El diámetro a 1,30 m (d.a.p.) de los árboles seleccionados fue variable y dependía de las especies seleccionadas. Así, mientras que para *C. alliodora* el rango diamétrico varió de 17,0 a 37,1 cm (con un coeficiente de variación de 20 %), para *V. guatemalensis* varió entre 18,7 y 54,9 cm (con 29 % de variación).

La selección de la muestra (número de árboles por especie) se realizó de acuerdo a lo especificado por Fournier y Charpantier (1975), ellos manifiestan que es conveniente emplear una muestra de diez individuos cuando se quiere evaluar especies individuales; pero cuando el objetivo es una comunidad vegetal, son aceptables muestras de cinco o menos individuos. Para *C. alliodora* se seleccionaron 15 árboles. Para las especies *G. meiantha*, *R. microsepala*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* se seleccionaron 10 árboles. En el caso de *S. amara*, especie que presenta dioicismo, Mejía (1990) sugiere de dos a tres árboles femeninos por cada árbol masculino, pero sólo se pudo ubicar siete árboles en toda la finca.

Las observaciones fenológicas (Cuadro 1) se basaron en la metodología de Alencar, Almeida y Fernandes (1979). Ellos evaluaron periódicamente árboles teniendo como base las fenofases de floración, fructificación y mudanza foliar, cada una de las cuales fue registrada desde su inicio hasta el término. En este estudio se hizo una modificación para dividir la fenofase de fructificación y agregar otra como dispersión de frutos:

Cuadro 1. Claves para valoración de observaciones fenológicas

CLAVE	OBSERVACION FENOLOGICA
	Floración
1	Botones florales
2	Flores abiertas
3	Floración terminando
	Fructificación
4	Frutos verdes recién formados
5	Frutos maduros
	Dispersión
6	Frutos maduros y/o abiertos en la copa y en el suelo
	Foliación
7	Inicio de hojas nuevas
8	Totalmente con hojas nuevas
9	Hojas viejas
0	Arbol sin hojas

Basado en: Alencar *et al.* (1979).

Las observaciones que se realizaron quincenalmente durante ocho meses (de febrero a setiembre de 1995), consistieron en evaluar, con la ayuda de binóculos (con un alcance de 500x), la copa de los árboles para detectar el estadio de las hojas y/o la presencia de flores o frutos; además, se inspeccionó el piso alrededor de los árboles como ayuda para esta evaluación.

Con el fin de tener una mejor caracterización de los árboles seleccionados, se tomó información respecto a la iluminación de la copa, forma de la copa, forma del fuste y calidad fenotípica de cada uno (ver Anexo 1A).

Las condiciones de iluminación (Cuadro 2) se estimaron de acuerdo a la exposición de la copa y la posición que ocupan los árboles en el bosque, basándonos en Dawkins (1958).

Cuadro 2. Criterios para clasificar tipos de iluminación de copas.

CLASE	ILUMINACIÓN
1	Total vertical y lateral
2	Total vertical
3	Vertical parcial
4	Oblicua solamente
5	Sin iluminación directa

Basado en: Dawkins, 1958

Para la estimación de la forma de copa se consideró la metodología de Dawkins (1958). Las categorías consideraron la forma de copa característica para cada especie y el tamaño del árbol, debido a que para muchas especies la forma de copa perfecta no puede ser comparada con un círculo. Para este estudio se utilizó la escala mostrada en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Clasificación de la forma de copa

CLASE	FORMA DE COPA
1	Perfecta
2	Buena
3	Tolerable
4	Pobre
5	Muy pobre

Fuente: Dawkins (1958)

Debido a que las especies en estudio son comerciales, se estimó cualitativamente la forma de fuste (Cuadro 4) utilizando las clases de fuste propuestas por Shields y adaptadas por Synnott (1979) aplicada para la apariencia externa de árboles.

Cuadro 4. Clasificación de la forma de fuste

CLASE	FORMA DE FUSTE
1	Recto, sección circular, sin defectos aparentes.
2	Mayormente recto, sección circular, sin defectos aparentes.
3	Rectitud razonable, sección circular razonable, sin defectos aparentes.
4	Rectitud y circularidad de la sección poco deseables para aserrío, sin defectos aparentes.
5	Fuste no apto para aserrío, sin defectos aparentes.
6	Sin uso, con defectos evidentes.

Fuente: Shields (1965), adaptado por Synnott (1979).

La evaluación de la calidad fenotípica de los árboles seleccionados se hizo teniendo en cuenta lo propuesto por Mesén (1994b) (Cuadro 5). Se consideraron las características deseables de un árbol ideal (lo cual varió para cada especie) y se compararon con los árboles seleccionados. Los árboles de clase 1 son deseables para producción de semillas de alta calidad y pueden ser empleados en programas de mejoramiento; los árboles de calidad 2, si no hay suficientes de la clase 1, pueden

emplearse para producir semillas; los árboles de clase 3 no deben ser considerados para producción de semillas.

Cuadro 5. Clasificación de la calidad de los árboles semilleros

CLASE	CARACTERISTICAS DEL ÁRBOL
1	Arboles excelentes (dominantes o codominantes, rectos, sin bifurcaciones, de ramas delgadas, sanos y vigorosos)
2	Arboles buenos (dominantes o codominantes, sin bifurcaciones bajas, con leves defectos en el fuste o en la copa)
3	Arboles inaceptables (suprimidos, enfermos y/o con defectos importantes en el fuste y/o la copa)

Fuente: Mesén (1994b)

3.2.2 Producción de diásporas

Para este estudio se adoptó la metodología de selección de árboles propuesta por Jara (1995), que usa criterios de calidad fenotípica (Mesén, 1994b) y producción de frutos, principalmente. Se recolecta el total de frutos accesibles al escalador dejando entre 20 a 25 % de frutos en el árbol; las semillas son pesadas y analizadas para calcular la producción por árbol. De acuerdo con las características de cada especie se escogieron 11 árboles para *C. alliodora*, siete árboles para *G. meiantha* y siete árboles para *R. microsepala*. Se seleccionaron los árboles según la producción promedio de diásporas, es decir, eliminando los árboles con abundante producción y aquellos que tuvieron una producción pobre, además se tuvo en cuenta que estuvieran distribuidos en toda la finca.

Para el corte de ramas (*C. alliodora*, *G. meiantha*) y/o frutos (*R. microsepala*) de la copa, se procedió a escalar el árbol mediante espuelas. Debido a que algunos árboles

se encontraban en parcelas permanentes, el porcentaje de recolección de diásporas no excedió el 50 % en ningún caso.

Para las especies *S. amara*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* no pudo estimarse la producción debido a que para la primera especie sólo dos árboles lograron producir frutos y en cantidad reducida, mientras que para las especies *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* no se observó fructificación.

Las diásporas de *C. alliodora* y *G. meiantha* fueron secadas al aire libre bajo sombra por un día y luego limpiadas. Posteriormente se determinó su peso limpio y cantidad de diásporas por árbol. Las diásporas de *R. microsepala* fueron tratadas con agua (remojo, lavados) para extraer las semillas.

La recolección se hizo una sola vez para cada especie por un periodo de cuatro días. Los frutos se recolectaron maduros. Se estimó visualmente la producción de diásporas mediante la ayuda de binoculares y se escogió para la recolección una región determinada de la copa que presentara una producción promedio del árbol. Después de la recolección y luego de la determinación de su peso y de la cantidad de diásporas, se calculó la cantidad de frutos por árbol. Los árboles estudiados tuvieron una producción normal promedio de diásporas lo que permitió estimar la producción promedio por especie.

3.2.3 Estudio de la caída de diásporas

El estudio de la caída de diásporas se hizo en tres tipos de hábitat: bosque no intervenido (parcelas no raleadas), bosque intervenido (parcelas raleadas) y cultivo agrícola, área de aproximadamente 1,0 ha, sin árboles, cubierta solamente por el cultivo de tiquisque, *Xanthosoma sagittifolium*, ARACEAE (Ministerio de Agricultura, 1991). El cultivo agrícola se incluyó en el estudio para simular la caída de diásporas en un terreno abandonado.

En cada hábitat evaluado se trabajó en una parcela de un área total de 0.24 ha (60 x 40 m). En cada una de estas parcelas se instalaron al azar 15 trampas de 50 x 50 cm, a una altura de 50 cm sobre el suelo. Las trampas fueron hechas con cuatro varillas de hierro de 70 cm de altura (20 cm bajo la superficie del suelo) en las cuales se colocó bolsas de tela de manta (ver Anexo 2A). Estas bolsas, debido a la consistencia del material y las condiciones de los hábitat, fueron cambiadas en varias ocasiones.

Los datos de la caída de diásporas en cada hábitat se tomaron de las trampas que fueron recolectadas quincenalmente. Se identificaron y contaron las diásporas con síndrome de dispersión por el viento (*C. alliodora*, *G. meiantha*, *V. ferruginea*, otras especies) y las diásporas con síndrome de dispersión por aves (*R. microsepala*, otras especies). El síndrome de dispersión fue deducido de las características de las diásporas (Howe y Smallwood, 1982).

3.2.4 Ecología post-dispersión de diásporas

Para estudiar la ecología post-dispersión de diásporas se instaló en la finca un experimento que consideró tres factores que pueden influir en el establecimiento y posterior germinación de las diásporas. El factor principal fue el hábitat, con los tres tipos ya descritos: bosque no intervenido, bosque intervenido y cultivo agrícola. Como segundo factor, dentro del factor principal, se consideró la protección de las diásporas contra vertebrados. Se instalaron parcelas con cerco y parcelas sin cerco, de tal manera que el efecto de la fauna depredadora sobre las semillas pudiera evaluarse.

Como tercer factor se consideró la protección contra insectos en cada una de las parcelas con cerco y sin cerco. Esta protección consideró dos niveles: aplicación de Furadán 10 % G (carbofurán, F.M.C. Corporation (USA), reduce el ataque de insectos del suelo y además es insecticida-nematicida sistémico) y sin aplicación de Furadán. Este último factor fue considerado para determinar el efecto que pueden tener los insectos en el establecimiento de las diásporas y su germinación.

En cada uno de los hábitat se instalaron al azar 10 parcelas de 50 x 50 cm con cerco y 10 parcelas sin cerco de iguales dimensiones. Los cercos eran de malla metálica (1/4" de abertura) que rodeaba la parcela hasta 70 cm de altura y 20 cm bajo el suelo. En cinco de las parcelas con cerco y cinco de las parcelas sin cerco fue aplicado Furadán al suelo al inicio del experimento y una segunda vez tres meses después.

En cada una de las parcelas instaladas se colocaron 100 diásporas de las especies *G. meiantha*, *C. alliodora*, *S. amara* y *R. microsepala* y debido a la escasa disponibilidad sólo se colocaron 30 diásporas de *V. ferruginea* y de *V. guatemalensis*.

Las diásporas de *G. meiantha* se colocaron al inicio del experimento (marzo) cuando la especie se encontraba en plena fructificación y las de *C. alliodora* cuatro semanas después (abril), coincidiendo con la plena fructificación en la mayoría de árboles y el inicio de la dispersión en algunos árboles. Las semillas de *R. microsepala* fueron colocadas en el mes de julio, momento en que se había iniciado su dispersión.

Las diásporas de *S. amara* fueron recolectadas en la finca La Tirimbina en La Virgen de Sarapiquí, debido a la escasez de árboles fructificados en la finca El Cerro. Estas diásporas se colocaron en junio, mes en que era abundante la dispersión en la zona de recolección

Las especies *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* no fructificaron en la finca ni en sitios cercanos, por lo que las diásporas debieron recolectarse de árboles marcados por el Proyecto Especies Nativas - Zona Sur, de la Organización de Estudios Tropicales, en las zonas de Buenos Aires y San Isidro de Pérez Zeledon. Las diásporas de estas especies se colocaron a fines del mes de agosto en cada una de las parcelas instaladas.

Las parcelas fueron evaluadas quincenalmente, registrándose la germinación (cotiledones desarrollados y primeras hojitas visibles) y eliminándose al final de ese periodo las germinadas. Simultáneamente se estimó visualmente la cobertura porcentual de la parcela por hojarasca y se determinó el grado de iluminación de ésta utilizando la

escala de Dawkins (1958) (Cuadro 2) para posteriormente analizar el efecto de la cobertura y la iluminación en la germinación.

3.3 Análisis de la información

3.3.1 Estudio fenológico

El análisis de datos consistió en la determinación del porcentaje de árboles que presentaban los diferentes eventos fenológicos con el fin de elaborar los dendrofenogramas (Fournier, 1976) para cada especie. En los dendrofenogramas se graficaron los meses de estudio (de febrero a setiembre) versus el porcentaje de ocurrencia del evento fenológico. De esta manera se diferenciaron las cuatro curvas resultantes del estudio para cada especie: floración, fructificación, dispersión y producción de hojas.

Los picos mostraron el momento en que el mayor porcentaje de árboles observados presentaba el evento. En algunas curvas se dió el caso de que los picos no equivalían a altos porcentajes, esto debido a que solamente un bajo porcentaje de árboles mostraron el evento en ese periodo de observación.

Los dendrofenogramas permitieron relacionar la ocurrencia de los eventos y las condiciones de temperatura y precipitación, este último factor considerado por Alencar *et al.* (1979) de suma importancia en el análisis de las fenofases.

3.3.2 Producción de diásporas

Mediante la observación de la copa, se estimó el porcentaje del área a recolectarse. Después de recolectadas, las diásporas fueron pesadas para determinar el peso total del material recolectado. Para cada árbol recolectado, se determinó el número de diásporas por kilo utilizando el formato respectivo del Banco Latinoamericano de Semillas Forestales (ver Anexo 3A), según las normas ISTA para el análisis de semillas,

donde se pesan ocho grupos de cien semillas para determinar el número de semillas por kilo. Se calculó el número de diásporas recolectadas y luego se estimó la producción total del árbol según el porcentaje de copa recolectado.

3.3.3 Estudio de la caída de diásporas

Para el manejo de la información obtenida, se analizaron los datos del número de diásporas recolectadas con el paquete estadístico SAS, utilizando el procedimiento UNIVARIATE para el análisis de residuos (diferencias entre el valor observado y el valor esperado), permitiendo comprobar que los datos no tenían varianzas homogéneas. Se hicieron varios tipos de transformación y mediante el mismo procedimiento UNIVARIATE se pudo seleccionar la transformación a logaritmo como la más adecuada para normalizar las poblaciones y homogenizar varianzas, supuestos básicos del análisis de varianza (Ferreira *et al.* 1994).

Se utilizó el diseño de parcelas divididas en el tiempo teniendo como factor principal los tres tipos de hábitat y como segundo factor los periodos de evaluación en cada una de las quince trampas por hábitat (repeticiones). El análisis estadístico se hizo con el paquete estadístico SAS, con el procedimiento GLM (General Linear Models) para el análisis de varianza. Las comparaciones múltiples se hicieron con la prueba de Tukey a un nivel de significancia del 5 %. El modelo estadístico se presenta a continuación:

$$Y_{ijk} = \mu + H_i + \epsilon_{ij} + T_k + (HT)_{ik} + \epsilon_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} : cantidad de diásporas dispersadas en la j -ésima repetición (trampa), del i -ésimo hábitat en el k -ésimo mes

μ : promedio general

H_i : efecto del i -ésimo hábitat

ϵ_{ij} : error de la parcela grande (Hábitat), repetición (trampa) en Hábitats

T_k : efecto de tiempo (meses de evaluación)

(HT) $_{ik}$: interacción del i -ésimo hábitat con el k -ésimo mes de evaluación

ϵ_{ijk} : error del modelo

En el efecto principal definido como la dispersión en los hábitat, el término de error para el cálculo de “F” fueron las repeticiones dentro de los hábitat.

Para la mejor apreciación de la dispersión de las diásporas se elaboraron gráficos con información de promedio y límites de confianza para visualizar las variaciones en el tiempo, en cada hábitat. Asimismo, se graficaron las cantidades de diásporas con síndrome de dispersión por el viento y con síndrome de dispersión por aves para identificar los aportes de cada una en la dispersión total.

3.3.4 Ecología post-dispersión de diásporas

El análisis de los resultados requirió la transformación previa de los datos en raíz cuadrada para homogenizar varianzas y normalizar las distribución de las poblaciones, en cumplimiento de los supuestos del análisis de varianza (Ferreira, López y Pérez, 1994). En este caso se hicieron los mismos análisis de datos para la determinación del factor de transformación que los efectuados en el acápite 3.3.3.

El análisis de varianza se hizo con el diseño de parcelas sub-divididas donde la parcelas fueron los tres tipos de hábitat, la sub-parcela fue la protección con cercos y la sub-subparcela fue la protección con Furadan (Oñoro y Ferreira, 1994). Cada tratamiento resultante contó con cinco repeticiones. El análisis estadístico utilizó el paquete estadístico SAS; el procedimiento GLM (General Linear Models) nos permitió el análisis de varianza y las comparaciones múltiples de promedios con la prueba de Tukey al 5 % de significancia. Para determinar una posible relación entre el porcentaje de cobertura de las parcelas y la iluminación de éstas con respecto a la germinación, se utilizó el análisis de correlación de Pearson (procedimiento CORR). Las comparaciones de las interacciones entre dos factores se hicieron utilizando las fórmulas expresadas por

Cochran y Cox (1980) para parcelas divididas. El modelo estadístico empleado para cada especie fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + H_i + \varepsilon_{j(i)} + C_k + (HC)_{ik} + \varepsilon_{jk(i)} + F_l + (HF)_{il} + (CF)_{kl} + (HCF)_{ikl} + \varepsilon_{jl(ik)}$$

donde:

Y_{ijkl} : porcentaje de germinación en la j -ésima repetición con el k -ésimo nivel de cercos y el l -ésimo nivel de insecticida en el i -ésimo hábitat

μ : media general

H_i : efecto del i -ésimo hábitat

R_j : efecto de la j -ésima repetición

C_k : efecto del k -ésimo nivel de protección con cercos

F_l : efecto del l -ésimo nivel de protección con insecticida

$\varepsilon_{j(i)}$: error de la parcela grande (hábitat), repetición en hábitats

$\varepsilon_{jk(i)}$: error de la sub-parcela (cercos)

$\varepsilon_{jl(ik)}$: error de la sub sub-parcela (insecticida)

$(HC)_{ik}$: interacción del i -ésimo hábitat con el k -ésimo nivel de cercos

$(HF)_{il}$: interacción del i -ésimo hábitat con el l -ésimo nivel de insecticida

$(CF)_{kl}$: interacción del k -ésimo nivel de cerco con el l -ésimo nivel de insecticida

$(HCF)_{ikl}$: interacción del i -ésimo hábitat con el k -ésimo nivel de cerco y el l -ésimo nivel de insecticida

Para el cálculo de los valores de "F" del efecto de los hábitat se consideró como término de error las repeticiones dentro de los hábitat; para el efecto de la protección con cercos los cálculos de "F" se hicieron con el error total del modelo; para la interacción hábitat-cercos, se utilizó como término de error las repeticiones de los cercos.

3.3.5 Potencial como fuente semillera

Con los datos obtenidos por el estudio fenológico respecto a las características de los árboles seleccionados y en base al fenotipo de los árboles y la ubicación dentro del área, se pudo determinar la calidad fenotípica de la zona, la accesibilidad, la abundancia de las especies deseables y la capacidad reproductiva excepto para las especies *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* a quienes no se les pudo comprobar el verdadero potencial reproductivo debido a la ausencia de fructificación en el periodo de estudio.

La evaluación de la calidad de los árboles como posibles fuentes de semilla se basó en lo propuesto por Mesén (1994b) para lo cual se identificó para cada individuo las mejores características. Para esta evaluación se tuvo en cuenta las cualidades del árbol que merecen ser propagadas a futuras generaciones (Cuadro 5).

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Estudio fenológico

Las características fenológicas de las seis especies en estudio en la finca El Cerro, Florencia de San Carlos, mostraron una ligera variación con otros estudios para las mismas especies en Costa Rica (Encuentro Regional, 1994; Nichols y González, 1992; Artavia y Finegan, en preparación; Flores, 1993). Debido a que la fenología en determinadas especies puede variar marcadamente entre sitios (Finegan, 1993a) y entre años; los resultados que se presentan a continuación tienen validez solamente para esta zona y han sido obtenidos durante el periodo febrero a setiembre de 1995.

En general se observó un patrón de altas y bajas de eventos fenológicos en términos del grupo de especies estudiadas y de los árboles individuales de cada especie.

4.1.1 Fenología de *Cordia alliodora*

Aunque el rango de diámetros de los árboles seleccionados fue muy amplio (de 17.0 a 37.1 cm) el 100 % de los árboles para el estudio mostraron todos los eventos fenológicos, aunque un número reducido no mostró la defoliación total que caracteriza a la especie. En la Figura 2 se muestran las curvas de cada uno de estos eventos.

El evento de floración fue observado desde febrero (mes en que se inició el estudio) hasta abril, en la mayoría de los árboles, debido a que la formación de flores no es simultánea en toda la copa. Pudo observarse en un mismo árbol, la presencia de botones florales en dos o más oportunidades.

El periodo entre la floración y la producción de frutos es muy corta (menos de un mes) de tal manera que se observó frecuentemente un árbol con flores frescas y frutos formados y posteriormente dispersión de diásporas e inicio de formación de frutos al mismo tiempo. Para la recolección, esto puede ocasionar inconvenientes si el recolector se adelanta a cosechar cuando los primeros frutos empiezan a madurar ya que deberá invertir en una segunda recolección si desea aprovechar toda la producción.

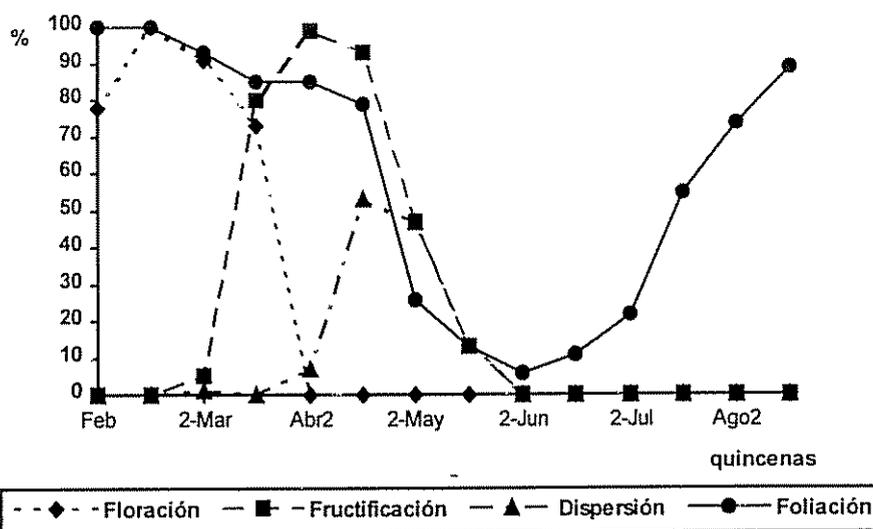


Figura 2. Eventos fenológicos registrados para *Cordia alliodora* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica

La mejor época para la recolección parece ser a fines del mes de abril o en la primera quincena de mayo (cuando la copa toma coloración café oscuro). Otros autores reportan también este dato tanto para bosque seco como para bosque lluvioso en Costa Rica (Frankie et al. 1974; Daubenmire, 1972; Encuentro Regional, 1994).

Esta especie inició su defoliación al final de la floración y se incrementa con la maduración y dispersión de diásporas. Frankie *et al.* (1974) y Daubenmire (1972), mencionan que esta característica de defoliación puede ser un mecanismo de ayuda para incrementar la eficiencia de la dispersión de diásporas por el viento.

El periodo de dispersión fue corto para cada árbol individual y variable en relación al total de árboles evaluados. En la Figura 2 se observa que mientras algunos árboles estaban fructificando, otros se encontraban dispersando diásporas. Los árboles que dispersaron en abril ya habían terminado su dispersión para el mes siguiente.

4.1.2 Fenología de *Goethalsia meiantha*

Los cuatro eventos fenológicos fueron observados en todos los árboles seleccionados (Figura 3). La especie no mostró una caída total de hojas durante el periodo de evaluación pero si se observó un cambio de hojas (caída parcial y brotadura) entre abril y mayo y algunos árboles tuvieron también brotadura al iniciarse la floración. El cambio de hojas se observó en el periodo entre precipitación baja y el inicio de la temporada de lluvias.

La fructificación se observó en dos etapas: al iniciar el estudio los frutos estaban maduros en todos los árboles (febrero a marzo) y a fines de setiembre se observó formación de frutos en la mayoría de árboles, esperándose una siguiente maduración de frutos para enero o febrero del próximo año.

La dispersión se dio principalmente en los meses de menor precipitación (marzo - abril) pero se amplía hasta el inicio de las lluvias (mayo - junio).

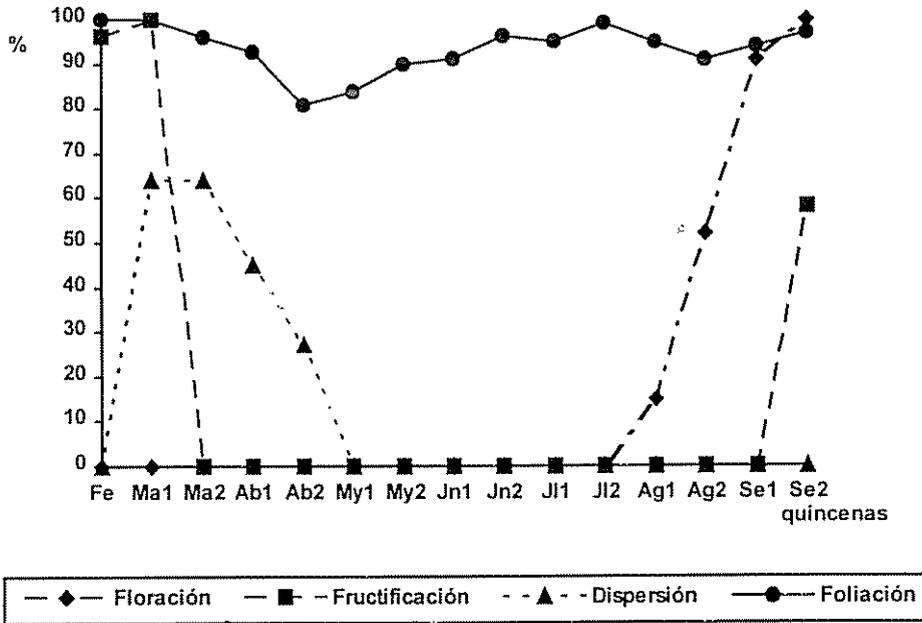


Figura 3. Eventos fenológicos registrados para *Goethalsia meiantha* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

La floración pudo observarse desde agosto hasta fines de setiembre; todos los árboles seleccionados mostraron floración a plenitud. Las referencias indican que esta especie es de reproducción anual (Somarriba, 1984; Artavia y Finegan, en preparación), lo que pudo comprobarse también en esta zona con el inicio de un nuevo ciclo.

4.1.3 Fenología de *Rollinia microsepala*

En esta especie también se observaron los cuatro eventos fenológicos en todos los árboles seleccionados. Al iniciarse el estudio (febrero), los árboles se encontraban sin hojas, iniciando en marzo la brotación de hojas nuevas (Figura 4). Artavia y Finegan (en preparación) al evaluar esta especie por tres años consecutivos, encontraron que más del 40 % de los árboles estudiados mostraron hojas nuevas entre noviembre y diciembre en años intercalados, definiendo la especie como brevicaducifolia por presentar defoliación

total durante periodos muy cortos. En este estudio se observó la brotadura de hojas en marzo y en menor proporción en el mes de julio.

En el presente estudio se observó un periodo de abundancia de flores entre los meses de marzo y principios de mayo, pero no se observó en la copa en otros meses. Esporádicamente se encontraron en el suelo algunas flores de diferentes tamaños pero en cantidad muy reducida. Artavia y Finegan (en preparación) consideran a esta especie como de floración anual no estacional, observando un periodo corto de marzo a mayo y otro más largo de enero a julio un año después.

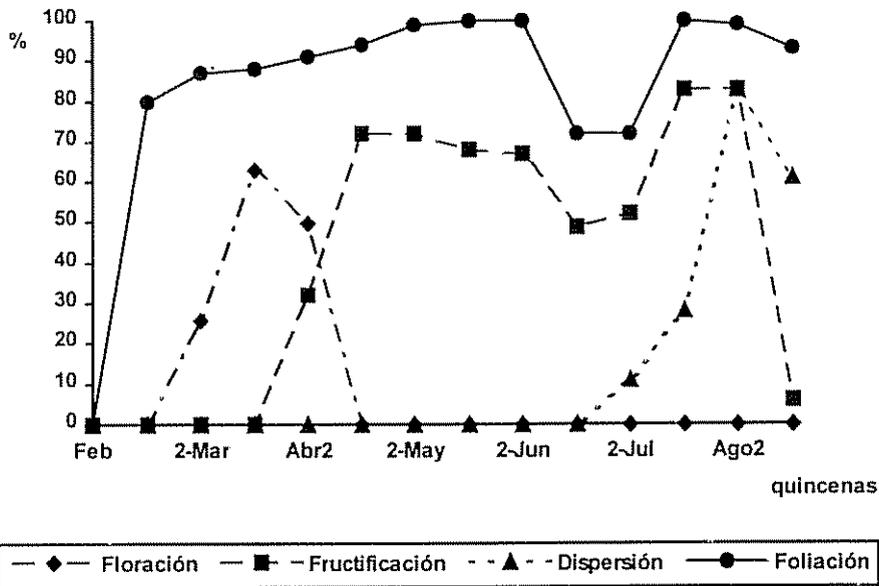


Figura 4. Eventos fenológicos registrados para *Rollinia microsepala* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

La fructificación de *R. microsepala* fue extensa, observándose árboles con frutos desde mayo hasta julio y agosto; aunque la maduración se inició a mitad de este periodo, en el mes de junio, en algunos casos se prolongó hasta agosto. En la mayoría de los árboles se observó una fructificación inicial escasa, con una segunda etapa de

fructificación abundante, de tal manera que en la copa de los árboles podía observarse en el mes de agosto frutos recién formados y frutos maduros. La fructificación ocurrió durante la estación lluviosa. Artavia y Finegan (en preparación) la consideran una especie de fructificación anual y estacionaria que fructifica entre mayo y agosto.

En el presente estudio se observó ardillas (*Sciurus* sp) y aves (principalmente tucanes, *Ramphastos* sp y oropéndolas, *Zarhynchus wagleri*) como dispersores y consumidores. Roosemalen (1985), incluye además a los monos dentro de los dispersores del género *Rollinia*. La dispersión tiene un periodo corto después del cual queda en el suelo, cerca del árbol, gran cantidad de pericarpo y mesocarpo con las semillas incluídas.

4.1.4 Fenología de *Simarouba amara*

Aunque esta especie no contó con el número adecuado de individuos femeninos y masculinos para el estudio, se pudo diferenciar mediante la floración dos individuos femeninos y dos masculinos.

Como se aprecia en la Figura 5, no se observó caída total de hojas aunque sí se registraron en dos oportunidades brotadura de hojas en marzo y en julio. Artavia y Finegan (en preparación) consideran a la especie como brevicaducifolia.

En cuanto a la floración, los autores anteriores mencionan que la floración ocurre en febrero, pero en este estudio se observó abundante floración sólo en un árbol masculino (identificado como tal por el tamaño de flores) y en dos árboles femeninos la floración fue escasa; no fue posible definir los periodos de floración de la especie. En general, la floración se observó desde febrero (masculino) hasta abril (ambos sexos).

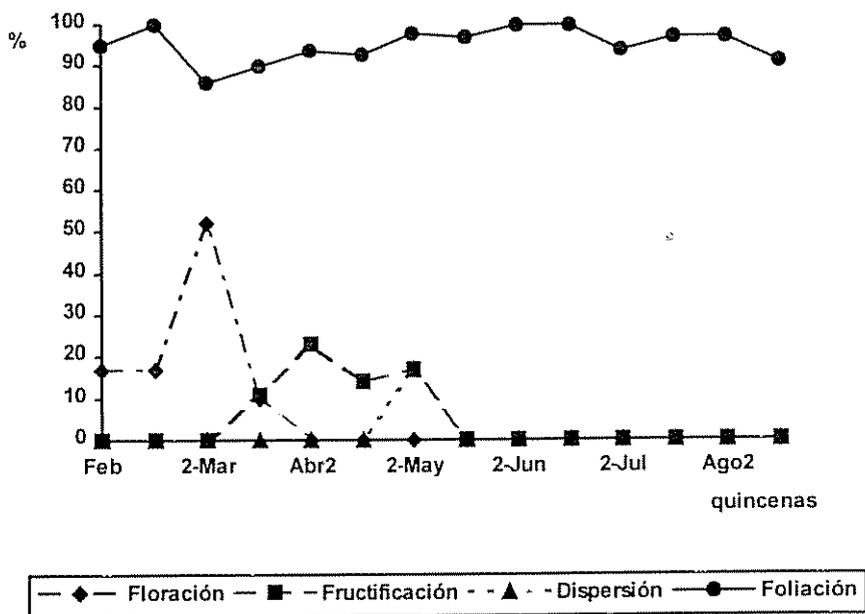


Figura 5. Eventos fenológicos registrados para *Simarouba amara* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica

La fructificación fue muy pobre (de abril a junio) observándose casi simultáneamente la dispersión de los frutos por aves.

Al igual que en *R. microsepala* quizás la dispersión en un corto periodo, comparada con la dispersión por el viento, puede ser una característica de la dispersión por aves.

4.1.5 Fenología de *Vochysia ferruginea*

En esta especie no se observó una pérdida significativa de hojas; el cambio de hojas (febrero y setiembre) pudo ser distinguido por la coloración ferruginosa de las hojas nuevas. En el área de estudio se tuvo floración desde marzo a julio (Figura 6); pero, en árboles individuales este evento no fue tan duradero. La fructificación fue similar a la floración (periodo muy largo), pero individualmente la producción fue baja, acompañada también de caída de frutos recién formados. La dispersión fue muy escasa,

pudiendo observarse sólo en un árbol. Existen estudios fenológicos de esta especie (Flores, 1993; Artavia y Finegan, en preparación), pero los datos de este estudio no permiten comparación porque resultan insuficientes para definir las características en la zona de estudio.

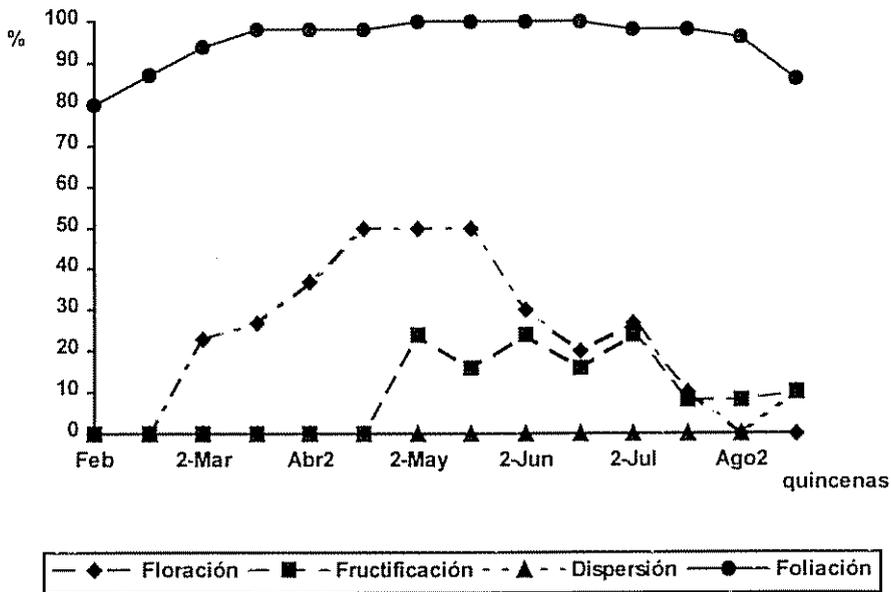


Figura 6. Eventos fenológicos registrados para *Vochysia ferruginea* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica

4.1.6 Fenología de *Vochysia guatemalensis*

El cambio de hojas (febrero - marzo) fue casi imperceptible en esta especie (Figura 7), notándose una ligera variación en la coloración de las hojas (más claras), la floración fue escasa y sólo se observó en un árbol seleccionado en toda la finca. Debido a que no se tienen los reportes fenológicos para el año 1994, no se puede determinar si la producción de semillas es bianual, aunque algunos autores (Nichols y González, 1992) indican que la producción de semillas es variable entre un año y otro. La floración

también puede darse dos veces en el año (Nichols y González, 1992; Flores, 1993; Artavia y Finegan, en preparación). No se tiene referencias claras sobre el ciclo de fructificación de esta especie.

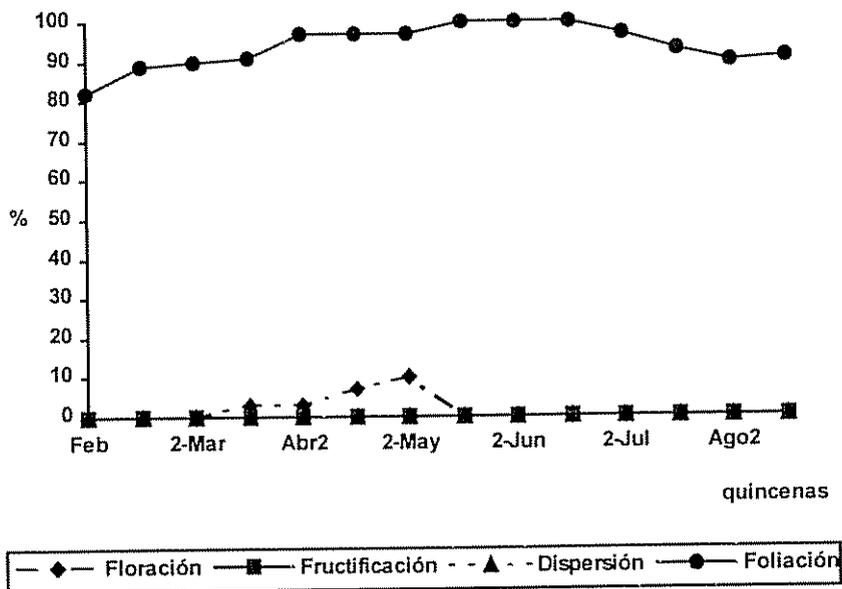


Figura 7. Eventos fenológicos registrados para *Vochysia guatemalensis* en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica

4.2 Producción de diásporas

Se analizó la producción de diásporas para tres especies: *C. alliodora*, *G. meiantha* y *R. microsepala*, las cuales tuvieron producción en la mayoría de los árboles observados. Para las especies *S. amara*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* fue imposible encontrar árboles en producción entre los seleccionados ni en otros árboles dentro de la finca, por lo que esta etapa de la investigación quedó suspendida para estas especies.

4.2.1 Producción de *Cordia alliodora*

En el caso de *C. alliodora*, la producción total estimada de diásporas (Cuadro 6) tuvo un promedio de 1,46 kg por árbol con un coeficiente de variación de 55 % similar a lo reportado por Jara (1995) quien encontró una producción de 1,3 kg de semillas por árbol con un coeficiente de variación de 53 % para la zona de Bribri (Costa Rica).

La producción por árbol encontrada en esta finca no puede ser comparada con otras debido a que las referencias no indican este dato (Encuentro Regional, 1994; Nichols y González, 1992).

Cuadro 6. Producción promedio de diásporas y germinación de *Cordia alliodora*

CODIGO	D.A.P. (cm)	PRODUCCIÓN POR ÁRBOL (kilo)	DIÁSPORAS POR KILO	GERMINACIÓN (%)
CA1	30,5	1,7	99 863	81
CA3	30,5	0,9	126 542	78
CA5	35,1	0,9	64 814	78
CA6	35,2	0,9	61 939	84
CA7	32,5	2,4	75 712	79
CA9	17,0	0,7	64 629	82
CA10	17,0	0,6	63 281	70
CA11	37,1	2,5	82 704	79
CA12	34,4	2,6	92 347	73
CA13	27,4	2,1	80 932	85
CA15	28,7	0,8	110 881	64
Promedio		1,46	83 968	77,5
C.V. (%)		55	24	8

Un análisis de regresión para determinar una posible relación entre el diámetro a la altura del pecho (D.a.p) y la producción, no fue significativa.

Boshier (1992) analizó la producción de semillas en relación a la floración y encontró que la producción es variable entre panículas y entre árboles. Otros factores

como polinización sucesiva, grado de fertilización y competencia durante la formación de los frutos parecen determinar también la producción de semillas.

El número promedio de diásporas por kilo fue de 83,968 (Cuadro 6), similar a lo presentado en Encuentro Regional (1994), con un coeficiente de variación de 24 %.

Las pruebas de germinación hechas en el vivero de CATIE (Proyecto Mejoramiento Genético Forestal) revelan que la especie en el bosque evaluado tiene buena germinación, en promedio 77,5 % con un coeficiente de variación del 8 %).

4.2.2 Producción de *Goethalsia meiantha*

Los árboles de *G. meiantha* que fueron seleccionados para recolección, fueron también variables en características externas. La producción promedio fue de 5,05 kg de diásporas por árbol con un coeficiente de variación entre árboles de 57 % (Cuadro 7). El análisis de regresión nos muestra una regresión altamente significativa ($Pr < 0,01$) entre el diámetro (d.a.p.) y la producción; el modelo:

$$\text{Producción estimada} = - 10,9 + 0,04 (\text{d.a.p})$$

explica el 87 % de la variación ($R^2 = 0,87$), es decir, el 87 % de la variación en la producción (1,7 a 10,2 k) está asociado a la variación en el diámetro (31,7 a 53,2 cm).

El número promedio de diásporas por kilo fue de 20,269 (Cuadro 7) con un coeficiente de variación de 13 % , similar a lo mencionado por González (1991) quien encontró hasta 21,700 semillas por kilo.

En el vivero del CATIE (Proyecto Mejoramiento Genético Forestal) se realizaron las pruebas de germinación por árbol. Los resultados fueron de 2 % de germinación promedio con una variación del 78 %. Según estos resultados y otros similares obtenidos por en el Banco Latinoamericano de Semillas Forestales (sin publicar) esta especie es de difícil germinación. La baja germinación con los periodos largos que requiere para

germinar sugieren que sea indispensable realizar ensayos con tratamientos pregerminativos que aceleren y estimulen la germinación. En el campo, se encontraron diásporas hasta con tres plántulas recién germinadas.

Cuadro 7. Producción promedio de diásporas y germinación de *Goethalsia meiantha*

CODIGO	D.A.P (cm)	PRODUCCIÓN POR ÁRBOL (kilo)	DIÁSPORAS POR KILO	GERMINACIÓN (%)
GM1	44,9	8,4	20 766	4
GM2	53,2	10,2	18 000	2
GM4	35,4	4,3	17 951	1
GM5	38,8	4,9	25 143	0
GM8	31,7	2,6	22 815	0
GM9	39,5	3,3	19 333	3
GM10	34,6	1,7	17 875	3
Promedio		5,05	20 269	2
C.V. (%)		57	13	78

4.2.3 Producción de *Rollinia microsepala*

Para estimar la producción de *Rollinia microsepala* se escogieron ocho árboles con producción promedio, encontrándose aproximadamente 1,92 kg de semillas por árbol (Cuadro 8) con un coeficiente de variación de 81 %. El análisis de regresión entre la producción y el diámetro no resultó significativo, por lo que se deduce que la variación del diámetro de los árboles seleccionados no está asociada con la producción de semillas en esta especie.

La producción de semillas por árbol se ve disminuída debido a que en este estudio sólo se realizó una recolección y dadas las características de fructificación y maduración de esta especie, debería recolectarse en dos épocas al año para incrementar la producción de semillas por árbol.

Cuadro 8. Producción promedio de semillas y germinación de *Rollinia microsepala*

CODIGO	D.A.P. (cm)	PRODUCCIÓN POR ÁRBOL (kilo)	DIÁSPORAS POR KILO	GERMINACIÓN (%)
RM1	29,5	1,7	34 483	4
RM3	31,6	0,8	20 934	10
RM11	35,5	0,3	26 596	13
RM12	24,5	1,6	21 626	14
RM13	21,4	3,1	25 974	9
RM14	34,3	1,6	25 575	8
RM16	36,2	5,5	28 329	9
RM18	29,2	0,7	27 472	8
Promedio		1,92	26 374	9
C.V. (%)		81	15	31

Se encontró un promedio de 26,374 semillas por kilo con un coeficiente de variación del 15%. La producción de semillas por árbol está también influenciada por la característica de maduración de la especie. En un fruto aparentemente maduro pueden encontrarse semillas maduras y semillas inmaduras. Las pruebas de germinación en el vivero reflejaron que esta especie tiene baja germinación. En este caso la presencia de la especie en la zona puede deberse a la abundancia de semillas producidas. La germinación promedio fue de 9 % con un coeficiente de variación de 31 %

4.3 Estudio de la caída de diásporas

4.3.1 General

El análisis de varianza mostró que la cantidad total de diásporas recibidas en las trampas varió significativamente entre los tres tipos de hábitats; esta diferencia se observa también en los siete meses de evaluación (Cuadro 9). La Figura 8 muestra los promedios y límites de confianza de la cantidad de diásporas, las cuales fueron variables para cada uno de los meses de estudio. La prueba de Tukey (Cuadro 10), indica que el bosque no intervenido fue el hábitat con mayor caída promedio de diásporas, cantidad que es

significativamente diferente a la registrada en los otros dos hábitats. No hubo diferencias significativas entre la cantidad de diásporas en el bosque intervenido y la cantidad de diásporas en el tiquisque.

Cuadro 9. Análisis de varianza para la caída de diásporas en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Prob > F
Hábitat	2	256,75	128,38	68,97	0,0031 *
Rep(hábitat)	3	5,58	1,86	1,69	0,1692 ns
Mes	6	485,39	80,90	73,46	0,0001 *
Hábitat x mes	12	81,06	6,75	6,13	0,0001 *
Error	291	320,48	1,10		
Total	314	1149,26			

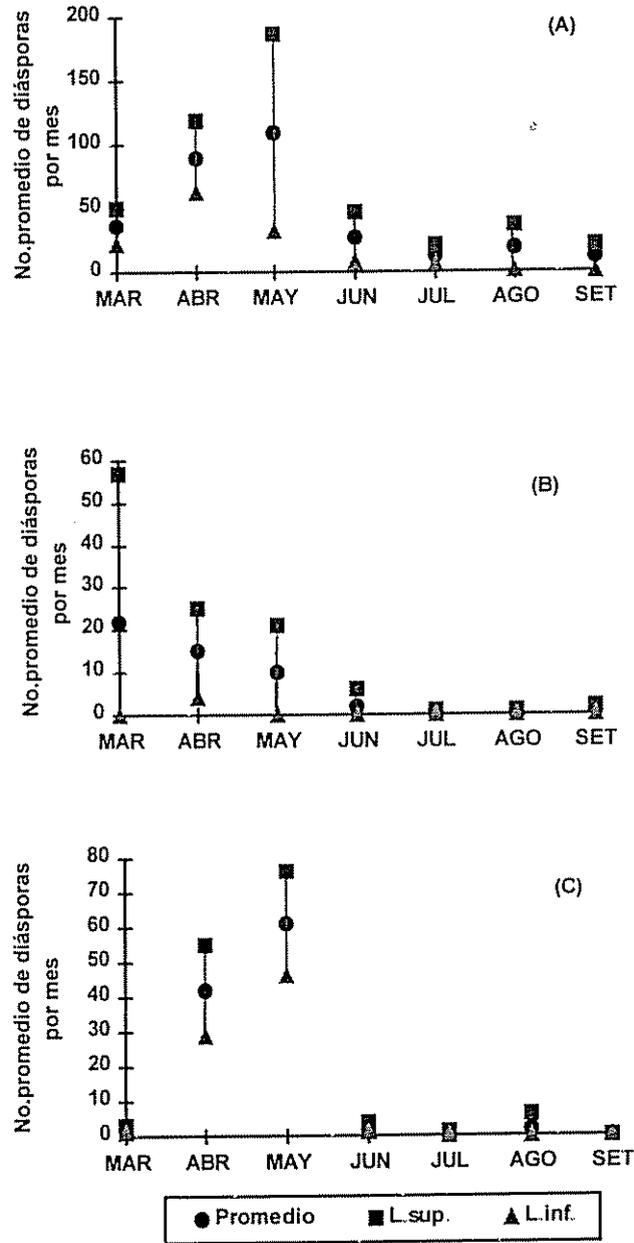
ns: diferencias no significativas *: diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 10. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre los promedios de diásporas caídas en tres hábitats en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

Hábitat	Numero promedio de diásporas caídas	Significancia (*)
Bosque secundario no intervenido	573,0	A
Cultivo agrícola	9,9	B
Bosque secundario intervenido	5,2	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

Observando la Figura 1 sobre las condiciones climáticas y la Figura 8 sobre la caída de diásporas, se puede deducir que en los meses de menor precipitación y al inicio de la época lluviosa (marzo - mayo) cae la mayor cantidad de diásporas en los tres hábitats. Esto concuerda con lo encontrado por Foster (1990a) en la Isla Barro Colorado, en Panamá.



(A) Bosque no intervenido (B) Bosque intervenido (C) Tiquisque

Figura 8. Promedios y límites de confianza (al 95 %) para la caída de diásporas por mes en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

El bosque no intervenido tuvo la mayor cantidad de diásporas al inicio de la temporada de lluvias (mayo) pero se observa una alta variación, por lo que los límites de confianza son también amplios. En el bosque intervenido la mayor cantidad de diásporas cayeron en marzo (mes de menor precipitación) con amplios límites de confianza. En abril empezó a disminuir hasta hacerse nula durante el pico de precipitación (julio). El área cultivada tuvo el punto más alto de caída de diásporas en el mes de mayo, (periodo de iniciación de lluvias); a partir de entonces disminuyó, al igual que en el bosque intervenido, y se hizo nula en julio, observándose en agosto un número reducido de diásporas en las trampas. Las condiciones climáticas (principalmente lluvias) y el desarrollo de la plantación de tiquisque que cubrió casi totalmente diez de las quince trampas instaladas en este sitio, pudieron haber influido en la captación de diásporas en este hábitat.

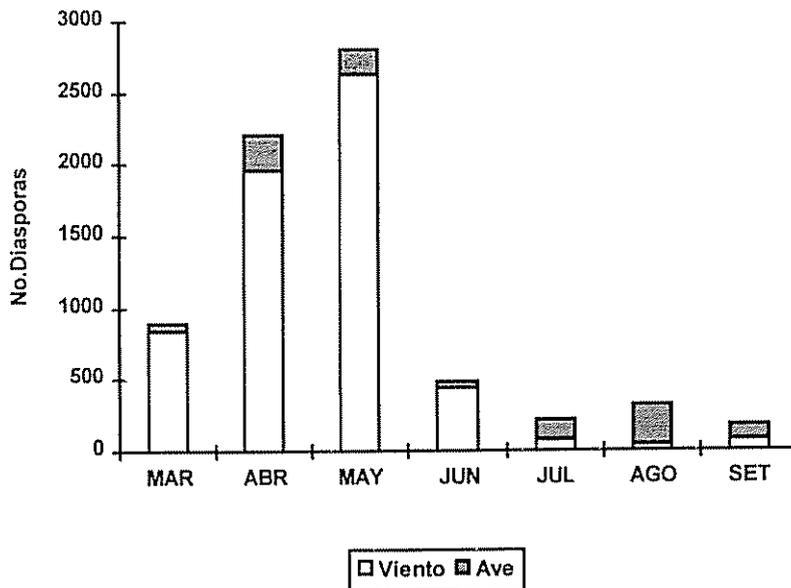


Figura 9. Principales síndromes de dispersión en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica

4.3.2 Caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento.

A nivel general, en la finca se observó que la mayor cantidad de diásporas que se captaron en las trampas, tienen síndrome de dispersión por el viento (Figura 9) y que ésta alcanza un pico en el mes de mayo, cuando se está iniciando la temporada de lluvia. Resultados similares fueron encontrados por Foster (1990a) al estudiar la caída de frutos en la Isla Barro Colorado, en Panamá.

El análisis de varianza (Cuadro 11) y la prueba de Tukey (Cuadro 12) efectuada confirma que la cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento varió significativamente en los tres tipos de hábitat. La variación entre los meses de evaluación fue también significativa. La mayor cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento se recibieron en el bosque no intervenido, que fue significativamente superior a los otros hábitat, seguido por el tiquisque y el bosque intervenido (Cuadro 12). A diferencia de la cantidad total de diásporas (Cuadro 10), la plantación de tiquisque tuvo un número significativamente mayor de diásporas que el bosque intervenido.

Cuadro 11. Análisis de varianza para la caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos, Costa Rica

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Prob > F
Hábitat	2	182,02	91,01	93,94	0,0020 *
Rep(hábitat)	3	2,91	0,97	1,10	0,3507 ns
Mes	6	576,46	96,08	108,79	0,0001 *
Hábitat x mes	12	158,76	13,23	14,98	0,0001 *
Error	291	257,00	0,88		
Total	314	1177,15			

ns: diferencias no significativas * : diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 12. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre los promedios de diásporas caídas en tres hábitats en Florencia, San Carlos, Costa Rica

Hábitat	Numero promedio de diásporas caídas	Significancia (*)
Bosque secundario no intervenido	120,0	A
Tiquisque	9,8	B
Bosque secundario intervenido	1,7	C

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

La caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento se inició en marzo y fue máxima en mayo (Figura 9); durante los meses lluviosos disminuyó hasta hacerse casi nula en agosto. En este estudio se encontró que en el bosque no intervenido cae la mayor cantidad de diásporas con este síndrome (Figura 10).

En el bosque intervenido el número de diásporas de este tipo tuvo su punto máximo en marzo (Figura 10) coincidiendo con el mes de menor precipitación. Para los meses siguientes la caída de diásporas disminuyó considerablemente.

Las condiciones en el cultivo de tiquisque fueron diferentes a los otros dos hábitats. Aquí el cultivo alcanzó en el último mes de evaluación un promedio de 80 cm de altura y no existe otra vegetación herbácea ni arbustiva. El mayor agente de dispersión es el viento, las diásporas con este síndrome alcanzaron la cantidad máxima en el mes de mayo, al iniciar la temporada de lluvias.

En el bosque no intervenido se encontró la mayor cantidad de diásporas de las especies en estudio *G. meiantha*, *C. alliodora* y otras especies (algunas lianas, bejucos y arbustos) (Cuadro 13). Para *G. meiantha* y el grupo de otras especies, el segundo hábitat de abundancia fue el bosque intervenido no mostrando diferencias significativas con el tiquisque. En el caso de *C. alliodora* el segundo hábitat de abundancia fue el cultivo de tiquisque sin diferencias significativas con el bosque no intervenido, en tercer lugar

estuvo el bosque intervenido donde las diferencias tampoco fueron significativas; el cultivo de tiquisque resultó en un nivel intermedio entre los dos hábitat en el bosque. El menor peso de las diásporas de *C. alliodora* y la abundante producción por árbol en comparación con *G. meiantha*, pudieron influir en su facilidad para dispersarse por el viento y la mayor caída de diásporas en las trampas en el cultivo de tiquisque.

Cuadro 13. Cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento recibidas en el periodo marzo-setiembre 1995 y significancia para la diferencia entre hábitats (Prueba de Tukey al 5 %)

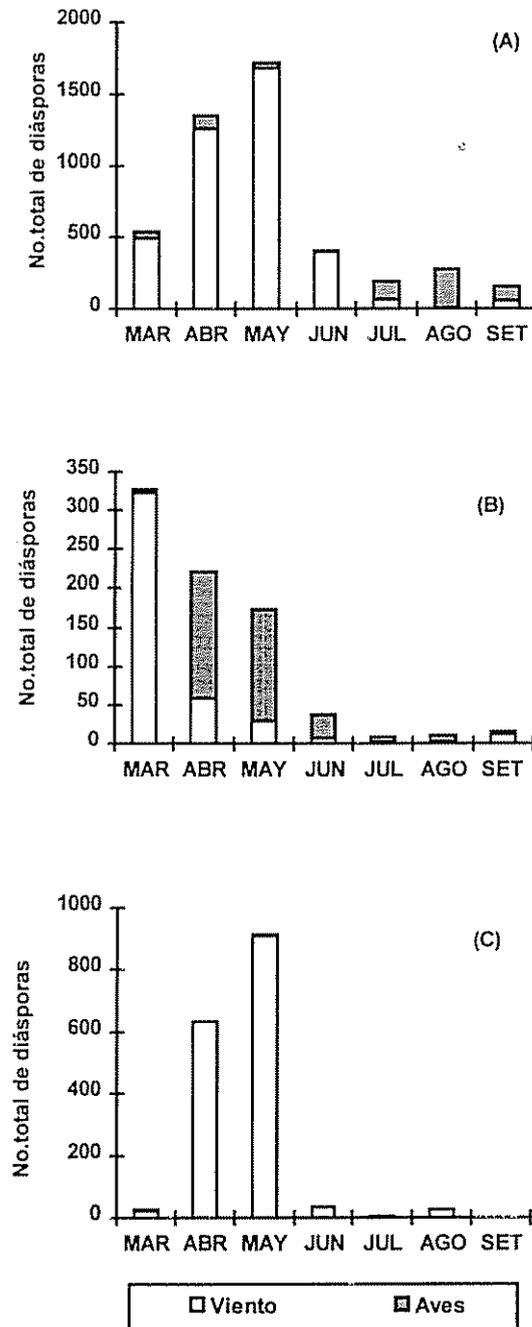
Hábitat	ESPECIES					
	<i>G. meiantha</i>		<i>C. alliodora</i>		Otras	
	Número diásporas	Signif.*	Número diásporas	Signif.*	Número diásporas	Signif.*
Bosque no intervenido	373	A	2 114	A	1 480	A
Bosque intervenido	5	B	43	B	371	B
Tiquisque	2	B	1 520	AB	113	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

4.3.3 Caída de diásporas con síndrome de dispersión por aves

Las diásporas con síndrome de dispersión por aves tuvieron un aporte reducido en la dispersión total del bosque secundario (Figura 9), concentrándose, a diferencia de las diásporas con síndrome de dispersión por el viento, una mayor cantidad en abril - mayo y en agosto (mayor precipitación).

En el análisis de varianza no se encontró diferencias significativas entre hábitats (Cuadro 14), pero sí entre los meses de evaluación. La caída de diásporas con síndrome de dispersión por aves en el bosque no intervenido fue mayor pero no significativamente diferente a la cantidad en el bosque intervenido o en el cultivo de tiquisque (Cuadro 15).



(A) Bosque no intervenido (B) Bosque intervenido (C) Tiquisque

Figura 10 Representación de los principales síndromes de dispersión en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

En este bosque la caída de diásporas con este síndrome se incrementó durante la estación lluviosa (Figura 10), cuando la caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento fue escasa. Ocurrió un pico en agosto, influenciado principalmente por la dispersión de *R. microsepala* y algunas palmeras.

Cuadro 14. Análisis de varianza para la caída de diásporas con síndrome de dispersión por aves en tres hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque raleado y cultivo de tiquisque) en el periodo marzo-setiembre 1995 en Florencia, San Carlos.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Prob > F
Hábitat	2	97,02	48,51	5,02	0,1104 ns
Rep(hábitat)	3	29,00	9,67	10,52	0,0001 *
Mes	6	23,46	3,91	4,26	0,0004 *
Hábitat x mes	12	66,25	5,52	6,01	0,0001 *
Error	291	267,27	0,92		
Total	314	483,00			

ns: diferencias no significativas * : diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 15. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para comparaciones entre promedios de diásporas caídas en tres hábitats

Hábitat	Número promedio de diásporas caídas	Significancia (*)
Bosque no intervenido	4,8	A
Bosque intervenido	1,3	A
Tiquisque	0,2	A

* Hábitat de igual letra no tienen diferencias significativas

El bosque intervenido presentó mayor cantidad de diásporas al inicio de las lluvias (abril - mayo) la cual es mucho mayor que la cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por el viento. En este hábitat la caída de diásporas de algunas especies de la familia Melastomataceae y algunas lianas contribuyen considerablemente en el número de diásporas captadas.

En el tiquisque la dispersión por aves fue casi nula

Las diásporas de *R. microsepala* se encontraron en mayor cantidad en el bosque no intervenido pero estuvo influenciada por la presencia de un árbol en fructificación en una zona determinada de la parcela, las diferencias con los otros dos hábitat no fueron significativas. Otras especies (*Miconia spp.*, algunas palmeras y lianas) con igual síndrome de dispersión, no mostraron diferencias significativas entre el bosque (no intervenido e intervenido) y el cultivo de tiquisque.

Cuadro 16. Cantidad de diásporas con síndrome de dispersión por aves recibidas en el periodo marzo-setiembre 1995 y significancia para la diferencia entre hábitat (Prueba de Tukey al 5 %).

Hábitat	Especies			
	<i>R. microsepala</i>		Otras	
	Número diásporas	Signif.*	Número diásporas	Signif.*
Bosque no intervenido	485	A	205	A
Bosque intervenido	10	A	353	A
Tiquisque	0	A	3	A

* Hábitat con igual letra no tienen diferencias significativas

4.3.4 Discusión

La abundancia de árboles en producción de las especies *C. alliodora* y *G. meiantha* (cuyas diásporas presentan síndrome de dispersión por el viento) y varias especies de lianas y bejucos con igual síndrome, determinaron que en este bosque secundario la caída de diásporas con síndrome de dispersión por el viento haya sido superior en los tres hábitat estudiados. Aunque no se ha identificado el total de las diásporas recogidas en las trampas, en el Cuadro 13 se puede apreciar que en el bosque no intervenido más del 60 % fue aportado por *G. meiantha* (9%) y *C. alliodora* (53 %); en el bosque intervenido las diásporas de lianas y bejucos aportaron casi el 90 % del total; mientras que en el tiquisque la cantidad de diásporas de *C. alliodora* fue del 93 %

La disponibilidad de diásporas en el bosque intervenido puede favorecer el establecimiento de especies del bosque circundante (dependiendo de sus características de germinación y de la predación post-dispersión).

4.4 Ecología post-dispersión de diásporas

En este estudio se encontró que las especies consideradas tienen preferencias para establecerse de acuerdo a condiciones de luz y cobertura de hojarasca (Anexo 4A). También están expuestas a depredación o ataque de animales vertebrados e insectos que pueden afectar su germinación.

4.4.1 *Cordia alliodora*

La germinación de *C. alliodora* es significativamente diferente entre los hábitat de estudio (Cuadro 17) y es afectada por el grado de protección que tengan sus diásporas (cercos y/o insecticidas).

Realizada la prueba de Tukey (Cuadro 18) al 5 % de significancia se encontró que la mayor germinación promedio (38%) se registró en el bosque no intervenido. No se encontró diferencias significativas entre la germinación promedio en este bosque y la del bosque intervenido (28 %) pero si con la germinación promedio en el tiquisque donde sólo germinó un promedio de 12 % de las diásporas.

El efecto de la protección de las diásporas con cercos se apreció más en el bosque intervenido donde la germinación fue significativamente superior cuando estaban protegidas con cercos (39.6 %, 16.1 % sin cerco), más aún cuando se les protegía con Furadan (45.6 %, 34.6 % sin furadán).

Debido a que las condiciones de luz y cobertura de hojarasca son diferentes para cada uno de los tres hábitats se realizaron los análisis de correlación de Pearson para cada hábitat (ver Anexo 5A, 6A y 7A); para *C. alliodora* sólo se encontró una correlación

significativa para la cobertura en el tiquisque; en este caso, la germinación aumentó conforme la cobertura de hojarasca era mayor.

Cuadro 17. Análisis de varianza para la germinación de *C. alliodora* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat (A)	2	68,28	34,14	18,65	0,0002 *
Rep (hábitat)	12	21,97	1,83	1,55	0,1744 ns
Cercos (B)	1	13,86	13,86	12,40	0,0042 *
Hábitat x cercos	2	27,49	13,75	12,30	0,0012 *
Cercos x rep(hábitat)	12	13,41	1,12	0,95	0,5213 ns
Furadan (C)	1	0,20	0,20	0,17	0,6852 ns
Hábitat x Furadan	2	6,06	3,03	2,56	0,0979 ns
Cercos x Furadan	1	5,15	5,15	4,35	0,0477 *
Hábitat x Cercos x Furadan	2	5,56	2,78	2,35	0,1166 ns
Error	24	28,36	1,18		
Total	59	190,34			

ns: diferencias no significativa *:diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 18. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *C. alliodora* en tres tipos de hábitats.

Hábitat	Promedio de germinación (%)	Significancia*
Bosque no intervenido	38,35	A
Bosque intervenido	28,35	A
Tiquisque	11,75	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

4.4.2 *Goethalsia meiantha*

Con el análisis de varianza se encontró que la germinación de esta especie varió significativamente entre los tres hábitats y entre los niveles de Furadan (Cuadro 19). A diferencia de las otras cinco especies evaluadas, *G. meiantha* mostró según la prueba de Tukey, la mayor germinación promedio en el tiquisque (7 % de germinación promedio) observándose diferencias significativas con los otros hábitat: bosque intervenido (2 % de germinación promedio) y bosque no intervenido (1 % de germinación promedio) (Cuadro 20). La aplicación de insecticida contribuyó también en la germinación aumentandola de 3 a 4 %.

Aunque el porcentaje de germinación de *G. meiantha* fue mayor en el tiquisque, la germinación en este hábitat no tuvo una correlación significativa con la cobertura de hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas (ver anexos 5A, 6A y 7A). De igual manera en los otros dos hábitats las correlaciones tampoco fueron significativas.

Cuadro 19. Análisis de varianza para la germinación de *G. meiantha* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variacion	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat (A)	2	31,54	15,77	11,93	0,0014 *
Rep (hábitat)	12	15,86	1,32	5,57	0,0002 *
Cercos (B)	1	0,07	0,07	0,20	0,6606 ns
Hábitat x cercos	2	0,44	0,22	0,63	0,5480 ns
Cercos x rep (hábitat)	12	4,16	0,35	1,46	0,2068 ns
Furadan (C)	1	1,54	1,54	6,50	0,0176 *
Hábitat x Furadan	2	0,50	0,25	1,05	0,3653 ns
Cercos x Furadan	1	0,06	0,06	0,27	0,6078 ns
Hábitat x Cercos x Furadan	2	0,06	0,03	0,13	0,8749 ns
Error	24	5,70	0,24		
Total	59	59,95			

ns: diferencias no significativas *: diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 20. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *G. meiantha* en tres tipos de hábitats

Hábitat	Promedio de germinación (%)	Significancia*
Tiquisque	6,75	A
Bosque intervenido	2,45	B
Bosque no intervenido	0,95	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

4.4.3 *Rollinia microsepala*

La germinación de esta especie fue apenas de un 0.4 % en promedio en toda la finca. No se encontró diferencias significativas en la germinación con los tratamientos de protección con cercos, con insecticidas ni tampoco con las condiciones de cada hábitat (Anexo 8A). Se analizó las condiciones de cobertura de hojarasca y el grado de iluminación de las diásporas para determinar las posibles influencias que pudieron tener en la germinación (Anexos 5A, 6A y 7A), no encontrándose correlación significativa.

4.4.4 *Simarouba amara*

La germinación de *S. amara* se vio afectada significativamente por las condiciones de cada hábitat (Cuadro 21), germinando mejor en el bosque no intervenido y el bosque intervenido (con germinación promedio de 49 y 43 %, respectivamente) que en el tiquisque donde sólo alcanzó una germinación promedio de 10 % (Cuadro 22).

La protección de las diásporas con cercos de malla metálica incrementó su germinación de 8 a 50 % en promedio para todo el experimento y la aplicación de Furadan contribuyó a aumentar la germinación en el bosque no intervenido (55.3%) y en el bosque intervenido (52.8%), pero no mostró ventajas en el promedio de germinación en el tiquisque.

Cuadro 21. Análisis de varianza para la germinación de *S. amara* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat (A)	2	204,96	102,48	34,28	0,0001 *
Rep (hábitat)	12	35,88	2,99	1,61	0,1539 ns
Cercos (B)	1	250,99	250,99	133,41	0,0001 *
Hábitat x cercos	2	4,54	2,27	1,21	0,3329 ns
Cercos x rep(hábitat)	12	22,58	1,88	1,02	0,4659 ns
Furadan (C)	1	5,36	5,36	2,89	0,1021 ns
Hábitat x Furadan	2	4,58	7,29	3,93	0,0333 *
Cercos x Furadan	1	3,59	3,59	1,94	0,1765 ns
Hábitat x Cercos x Furadan	2	1,8	0,90	0,49	0,6210 ns
Error	24	44,48	1,85		
Total	59	588,77			

ns: diferencias no significativas * : diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 22. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *S. amara* en tres tipos de hábitats

Hábitat	Promedio de germinación (%)	Significancia*
Bosque no intervenido	48,85	A
Bosque intervenido	43,20	A
Tiquisque	10,30	B

* Hábitat con igual letra no tienen diferencias significativas

Haciendo el análisis de correlación para cada hábitat (Anexos 5A, 6A y 7A) se encontró que en el bosque intervenido la germinación estuvo correlacionada negativamente con la cobertura, la germinación fue mayor cuando las diásporas tenían menor cobertura de hojarasca.

4.4.5 *Vochysia ferruginea*

Las diferencias de germinación en los tres hábitats fueron altamente significativas (Cuadro 23). Mientras que en el bosque no intervenido y bosque intervenido se tuvo promedios de germinación de 37,4 y 36,8 %, respectivamente (Cuadro 24), en el tiquisque la germinación promedio fue de 1,8 %.

Cuadro 23. Análisis de varianza para la germinación de *V. ferruginea* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat (A)	2	288,69	144,34	19,78	0,0002 *
Rep (hábitat)	12	87,59	7,30	1,53	0,1808 ns
Cercos (B)	1	5,56	5,56	1,17	0,2911 ns
Hábitat x cercos	2	17,97	8,99	1,88	0,1736 ns
Cercos x rep(hábitat)	12	54,63	4,55	0,95	0,5154 ns
Furadan	1	18,29	18,29	3,84	0,0619 ns
Hábitat x Furadan	2	3,40	1,70	0,36	0,7037 ns
Cercos x Furadan	1	1,04	1,04	0,22	0,6446 ns
Hábitat x Cercos x Furadan	2	2,68	1,34	0,28	0,7576 ns
Error	24	114,44	4,77		
Total	59	594,29			

ns: diferencias no significativas *: diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 24. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *V. ferruginea* en tres tipos de hábitats

Hábitat	Promedio de germinación (%)	Significancia *
Bosque no intervenido	37,40	A
Bosque intervenido	36,80	A
Tiquisque	1,80	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

Los tratamientos de protección con cercos y con insecticida no tuvieron efectos significativos en la germinación. De igual forma, el porcentaje de cobertura y el grado de iluminación no presentaron una correlación positiva para ningún hábitat (ver Anexos 5A, 6A y 7A).

4.4.6 *Vochysia guatemalensis*

En esta especie las diferencias entre hábitats fueron también significativas (Cuadro 25). El promedio de germinación de *V. guatemalensis* fue mayor que las otras cinco especies consideradas en este estudio. En el bosque intervenido mostró el promedio más alto de germinación (64 %) que las otras especies, sin diferencias significativas con el bosque no intervenido donde se registró un promedio de 58 % de germinación. En el tiquisque la germinación promedio (14 %) fue significativamente diferente a los otros dos hábitat (Cuadro 26).

Cuadro 25. Análisis de varianza para la germinación de *V. guatemalensis* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat	2	546,02	273,01	48,75	0,0001 *
Rep (hábitat)	12	67,20	5,60	1,15	0,3667 ns
Cercos	1	25,33	25,33	2,19	0,1645 ns
Hábitat x cercos	2	4,52	2,26	0,20	0,8248 ns
Cercos x rep(hábitat)	12	138,68	11,56	2,38	0,0340 *
Furadan	1	2,83	2,83	0,58	0,4522 ns
Hábitat x Furadan	2	0,10	0,05	0,01	0,9900 ns
Cercos x Furadan	1	0,31	0,31	0,06	0,8029 ns
Hábitat x Cercos x Furadan	2	13,49	6,74	1,39	0,2685 ns
Error	24	116,46	4,85		
Total	59	914,94			

ns: diferencias no significativas * : diferencias significativas al 95 % de confianza

Cuadro 26. Prueba de Tukey (95 % de confianza) para la comparación entre promedios de germinación de *V. guatemalensis* en tres tipos de hábitats.

HABITAT	PROMEDIO	SIGNIFICANCIA*
Bosque intervenido	64,45	A
Bosque no intervenido	58,25	A
Tiquisque	14,60	B

* Hábitats con igual letra no tienen diferencias significativas

Como otra fuente significativa de variación se encontró las diferencias entre los cercos de un mismo hábitat, esto debido a que algunos cercos fueron muy atacados por insectos, registrándose diásporas con diferente grado de daño, algunas ligeramente atacadas y otras donde sólo se observó las alas de las diásporas, lo que originó una baja germinación. La protección con cercos elevó el porcentaje de germinación de 34 a 50 %, de igual forma la aplicación de insecticida varió la germinación de 40 a 44%. Las correlaciones con la cobertura y la iluminación no fueron significativas (ver Anexos 5A, 6A y 7A).

4.4.7 Discusión

La germinación de diásporas varió significativamente entre los tres hábitats para cinco de las especies en estudio. A excepción de *Rollinia microsepala*, las condiciones en los hábitat (cercos y Furadan) afectaron la germinación y el establecimiento de plántulas (Cuadro 27).

Para *C. alliodora*, *S. amara*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* las condiciones de germinación en el bosque fueron mejores que en el tiquisque. *V. guatemalensis* tuvo mayor germinación con las condiciones de iluminación (principalmente) del bosque intervenido, mientras que probablemente la humedad y la cobertura de hojarasca en el bosque no intervenido tuvieron efecto en la mayor germinación de *C. alliodora*, *S. amara* y *V. ferruginea*. Estas condiciones del bosque favorecen el establecimiento de plántulas de especies no pioneras (Guevara y Laborde, 1993; Guevara *et al*, 1994).

Cuadro 27. Condiciones de hábitats y protección (cercos y Furadan) que tienen efecto sobre la germinación (x) de seis especies en un bosque secundario en Florencia, San Carlos: C.A.- *C. alliodora*; G.M.- *G. meiantha*; R.M.- *R. microsepala*; S.A.- *S. amara*; V.F.- *V. ferruginea*; V.G.- *V. guatemalensis*.

Condiciones favorables	C.A.	G.M.	R.M.	S.A.	V.F.	V.G.
Bosque no intervenido	x			x	x	
Bosque intervenido						x
Tiquisque		x				
Cercos	x			x		x
Furadan		x				
Cercos y Furadan	x					
Bosque no intervenido y Furadan				x		

La especie *G. meiantha* por las características propias de las diásporas, fue más resistente a la germinación requiriendo condiciones extremas de iluminación para iniciar su germinación. Análisis de tratamientos pre-germinativos del Banco Latinoamericano de Semillas Forestales (sin publicar), revelan datos similares para esta especie; con estratificación (remojo en agua durante la noche y secado al sol durante el día) durante 20 días se logró un promedio de 1 % de germinación a los 30 días de iniciado el ensayo.

El ataque de la fauna depredadora fue notorio en *S. amara* en el bosque intervenido principalmente, donde la protección con cercos fue favorable a la germinación. Este bosque secundario por las condiciones de iluminación y menor densidad de árboles, se puede comprobar con los bosques jóvenes evaluados por Hammond (1995) quien los define como los más afectados por el ataque de vertebrados no voladores no solamente a las semillas sino también a las plántulas recién establecidas.

El ataque de insectos, principalmente hormigas (Flores, 1993) y roedores pequeños a las semillas de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* fue visible en este estudio principalmente en la plantación de tiquisque donde se observaron en muchas parcelas el total de semillas atacadas por roedores e insectos. Gautier-Hion (1990) al evaluar un grupo de especies en un bosque húmedo tropical africano, encontró que el ataque de roedores pequeños y ardillas suele ser no selectivo, alimentándose indistintamente por

semillas y frutos secos o carnosos. Este pudo ser el caso de la plantación de tiquisque donde las especies evaluadas estuvieron entre las pocas diásporas que caen en este hábitat y el ataque de roedores e insectos pudo ser más severo.

El efecto que tiene el ataque de herbívoros son detalladas por Crawley (1983), quien encontró que la aplicación de insecticida contribuye favorablemente en el crecimiento, establecimiento y supervivencia sino también en la reproducción de muchas especies

Las condiciones ofrecidas en el tiquisque parecen favorables solamente para las diásporas cuyas características de germinación son de alta iluminación. Guevara *et al.* (1994) mencionan que las condiciones de humedad e iluminación (principalmente) que presenta un árbol aislado puede favorecer el establecimiento de plántulas e ir estableciendo un ambiente estructuralmente complejo que restablezca el ambiente boscoso en terrenos abiertos.

4.5 Establecimiento de áreas semilleras

Para la selección de área semillera el principal requisito es que los árboles presenten una calidad fenotípica aceptable (Salazar, 1994) de tal manera que puedan seleccionarse ejemplares para producción de semillas y contribuir a mejorar la calidad genética del material a reproducirse.

Cordia alliodora es abundante en la zona y la producción de semillas en el sitio de estudio fue buena, similar a lo encontrado en la referencia para esta zona (Encuentro Regional, 1994). En esta finca no se registraron árboles de primera calidad (excelentes); el 87 % de los individuos fue de clase 2, árboles buenos cuyos defectos en el fuste y/o la copa impiden clasificarlos como excelentes para producción de semillas pero que pueden tenerse en cuenta si no existe otra fuente. De acuerdo a lo mencionado por Mesén (1994b), las características fenotípicas de este rodal no aseguran la buena calidad de las plántulas a producirse con estas semillas. En la zona atlántica de Costa Rica se puede

encontrar árboles semilleros (Bribri, Guápiles) de excelente calidad que pueden abastecer el mercado sin recurrir a árboles de inferior calidad.

Cuadro 28. Porcentajes de árboles con calidad fenotípica excelente (1), buena (2) e inaceptables (3) como productores de semillas en un bosque secundario de 28 años en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

ESPECIE	CALIDAD FENOTÍPICA		
	1	2	3
<i>Cordia alliodora</i>		87	13
<i>Goethalsia meiantha</i>	30	70	
<i>Rollinia microsepala</i>		56	44
<i>Simarouba amara</i>	14	72	14
<i>Vochysia ferruginea</i>	60	40	
<i>Vochysia guatemalensis</i>	70	30	

Goethalsia meiantha cuenta con 30 % de individuos de clase 1, de excelente calidad como árboles productores de semillas. Esta calidad hace suponer que los árboles tienen buenas características para transmitir las a futuras generaciones. Las semillas de esta especie así como las de *Rollinia microsepala* aún no tienen demanda a nivel comercial. Debido a que *G. meiantha* es una especie maderable, este bosque debería tenerse en cuenta como abastecedor de semillas en futuros planes de reforestación que incluyan esta especie.

Simarouba amara fue evaluada sólo a nivel de árboles jóvenes debido a que no se ubicaron individuos maduros, aunque la especie es común en las categorías de brinzales y latizales en todos los estratos de la finca.

Las especies *Vochysia ferruginea* y *V. guatemalensis* tienen los mejores ejemplares del área de estudio, el 60 y 70 % (respectivamente) de los árboles seleccionados para estas especies fueron de calidad excelente. Las características del rodal son buenas para la producción de semillas. Se puede esperar buenas características del material a propagarse por lo que se califica a esta finca como fuente potencial de semillas de estas dos especies. La capacidad reproductiva de las dos especies de

Vochysia no pudo comprobarse durante el presente estudio, pero la presencia de estas especies en todos los estratos y la abundancia de brinzales en toda la finca permite suponer que la producción de semillas es abundante.

En resumen, esta finca puede ser considerada como fuente potencial de semillas de *V. ferruginea*, *V. guatemalensis* y también de *G. meiantha* si se considera a esta especie en planes de reforestación. Para *S. amara* fue difícil concluir sobre las características de los futuros árboles adultos. Siempre que exista otras fuentes de semillas para *C. alliodora*, no es recomendable comercializar las semillas de esta finca por ser de inferior calidad al material actualmente comercializado.

5 CONCLUSIONES

En el bosque secundario en la finca El Cerro en Florencia, San Carlos, la maduración de frutos de *C. alliodora* se presentó entre los meses de mayo a junio. En *G. meiantha* la maduración ocurrió entre febrero y marzo y en *R. microsepala* esta fue observada entre julio y agosto.

La caída de diásporas estuvo dominada por diásporas con síndrome de dispersión por el viento, mientras que las que mostraron síndrome de dispersión por aves se observaron en cantidad muy reducida.

Las diásporas con síndrome de dispersión por el viento en el bosque no intervenido fueron principalmente de *C. alliodora* y *G. meiantha*; en el bosque intervenido las diásporas provienen principalmente de varias especies de lianas y bejucos, mientras que en el cultivo de tiquisque las diásporas con este síndrome de dispersión provienen casi exclusivamente de *C. alliodora*.

Las diásporas con síndrome de dispersión por aves en el bosque no intervenido fueron mayormente de *R. microsepala*; en el bosque intervenido la mayor cantidad de

diásporas fue de arbustos y lianas. En el tiquisque las diásporas con este síndrome de dispersión fueron muy escasas.

Las condiciones dentro del bosque fueron muy favorables para *C. alliodora*, *S. amara*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*. La protección con cercos favoreció principalmente a las especies cuyas diásporas fueron más apetecidas por la fauna depredadora, *S. amara* y *V. guatemalensis*. La aplicación de Furadan fue beneficiosa para *V. guatemalensis* y *G. meiantha*.

La germinación de *G. meiantha* fue muy baja. No se han determinado aún las condiciones de germinación para esta especie, pero pueden ser procesos fisiológicos internos de la semilla. Esta especie fue la única que tuvo mejor germinación en el cultivo de tiquisque, posiblemente influenciada por las mejores condiciones de iluminación. Esta mejor germinación en el cultivo de tiquisque permite suponer que esta especie tiene ventajas sobre las otras especies evaluadas y puede tener mayor facilidad para colonizar áreas abandonadas.

Las condiciones del bosque ni del tiquisque tuvieron efecto en la germinación de *R. microsepala*, así como tampoco la protección con cercos ni la aplicación de Furadán, a pesar de ello la presencia de esta especie en la zona es muy abundante probablemente por la abundancia de la producción de semillas.

Como se pudo observar en la zona de estudio, las especies *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* se encuentran ampliamente distribuidas en el bosque, las condiciones para germinación de estas especies parecen ser las mejores; sin embargo, debido a las características de las semillas de *V. guatemalensis* fueron muy apetecidas por la fauna (insectos y roedores).

Las condiciones del bosque como fuente semillera de *C. alliodora* estará supeditada a la necesidad de semillas, ya que las características de los árboles no son excelentes pero pueden utilizarse en caso de no encontrarse mejores individuos. La

recolección de semillas de *G. meiantha* dependerá de los requerimientos del mercado, ya que actualmente no se comercializa.

Las mejores características como fuente semillera se dieron para las especies *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*, aunque no se observó fructificación para ninguna de las dos. Con estudios posteriores pueden comprobarse la capacidad reproductiva de esta especie y definir a esta finca como una fuente semillera.

6. BIBLIOGRAFIA

- ALENCAR, J.; ALMEIDA, R.; FERNANDES, N. 1979. Fenología de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. Acta Amazonica. (Brasil) 9(1):163-198.
- ARIAS, D. 1992. Recopilación de información silvicultural sobre 21 especies maderables nativas de la región Huetar Norte de Costa Rica. COSEFORMA-DGF-GTZ. Alajuela, C.R. Documento del Proyecto No.24. sp.
- ARTAVIA, M.; FINEGAN, B. (en preparación). Fenología de dieciocho especies arbóreas en bosque húmedos tropicales en dos sitios en Costa Rica. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- BOSHIER, D. 1992. A study of the reproductive biology of *Cordia alliodora* (R. and P.) Oken. Thesis Ph.D. University of Oxford, Oxford. 150 p.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. Revista de Biología Tropical. (C.R.). 35(Supl.1):41-54.
- COCHRAN, W.; COX, G. 1980. Diseños experimentales. Editorial Trillas, Mexico. Mexico. 315 p.
- CRAWLEY, M. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific publications. Studies in ecology. (Great Britain) 10.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-western Costa Rica. Journal of ecology. (UK). 60:147-170.
- DAWKINS, H.C. 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute. (G.B.) Paper 34. 149 p.
- DIRZO, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtles", Veracruz. Revista de biología tropical. (C.R) 35(supl.1):119-131.

- ENCUENTRO REGIONAL SOBRE ESPECIES FORESTALES NATIVAS DE LA ZONA NORTE Y ATLANTICA. (I, 1989, Sarapiquí, C.R.) 1990. Memoria. González, E.; Butterfield, R., Segleau, J.; Espinoza, M. eds. Costa Rica.
- ENCUENTRO REGIONAL SOBRE ESPECIES FORESTALES NATIVAS DE LA ZONA NORTE Y ATLANTICA. (II, 1992, Sarapiquí, C.R.) 1994. Memoria. Asociación Costarricense para el estudio de especies forestales nativas. Heredia, Costa Rica.
- FERREIRA, P.; LOPEZ, G.; PEREZ, J. 1994. Estadística. CATIE, Turrialba, Costa Rica. apuntes de clase. p.irr.
- FINEGAN, B. 1984. Forest succession. *Nature*. (G.B.) 311:109-114.
- _____. 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. CATIE, Costa Rica. Serie técnica. Informe Técnico 188. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales. Publicación 5. 29 p.
- _____. 1993a. Bases ecológicas para la producción sostenible. Apuntes de clase. p.irr.
- _____. 1993b. Bases ecológicas para la silvicultura y la agroforestería. Apuntes de clase. p.irr.
- FLEMING, T.; BREITWISCH, R.; WHITESIDES, G. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. (USA). 18:91-109.
- FLORES, E. 1993. *Vochysia ferruginea*. Árboles y semillas del Neotrópico. (Costa Rica) 2(2):29-52.
- _____. 1993. *Vochysia guatemalensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. (Costa Rica) 2(2):1-27.
- FOSTER, R. 1990a. Ciclo estacional de caída de frutos en la Isla de Barro Colorado. *In* Leigh Jr.,E.; Rand, A.; Windsor, D. (eds). *Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p.219-241
- _____. 1990b. Hambruna en la isla de Barro Colorado. *In* Leigh Jr.,E.; Rand, A.; Windsor, D. (eds). *Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios*

- a largo plazo. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p.271-283.
- _____; JANSON, C. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*. (USA). 66(3):773-780.
- FOURNIER, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*. (C.R.). 24(4):422-423.
- _____. 1976. El dendrograma, una representación gráfica del comportamiento fenológico de los árboles. *Turrialba*. (Costa Rica). 26(1):96-97.
- _____; CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba*. (C.R.). 25(1):45-48.
- FRANKIE, G.; BAKER, H.; OPLER, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of ecology*. (UK). 62:881-919.
- GARWOOD, N. 1990. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. In Leigh Jr., E.; Rand, A.; Windsor, D. (eds). *Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- GAUTIER-HION, N. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in a african tropical rain forest. In Bawa, K.; Hadley, M. (eds). 1990. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. The parthenon publishing group. UNESCO. *Man and the Biosphere Series*. (UK) vol 7:219-230.
- GONZALEZ, E. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Revista de Biología Tropical*. (Costa Rica). 39(1):47-51.
- GORCHOV, D.; CORNEJO, F.; ASCORRA, C.; JARAMILLO, M. 1991. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the peruvian amazon. In Fleming, T; Estrada, A.(eds) *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. *Proceedings of an international*

symposium/workshop held in Catemaco, Veracruz, México. *Advances in vegetation Science* 15: 107-108, 339-349

- GUEVARA, S.; LABORDE, J. 1990. Uso de árboles aislados para el manejo de pastizales tropicales: su contribución al mantenimiento de la diversidad de especies de la selva. Estudio de caso. Taller sobre el manejo y la conservación del ecosistema forestal húmedo tropical Cayena, Guayana Francesa. 12 p.
- _____; LABORDE, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319-338.
- _____; MEAVE, J. 1987. Contribuyen los árboles en pie al mantenimiento de la diversidad de especies en los pastizales tropicales? Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nac. Autónoma de Mexico, Mexico. s/p.
- _____; MEAVE, J.; MORENO-CASACOLA, P.; LABORDE, J.; CASTILLO, S. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana*. 28:1-27.
- GUILLEN, A.L. 1993. Inventario comercial y análisis estructural de bosques húmedos secundarios en la Región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis Lic. Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica, C.R. 75 p.
- HAMMOND, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of tropical ecology*. (UK). 11:295-313.
- HARPER, J. 1977. Population biology of plants. Academic press. London. 892 p.
- HOLDRIDGE, L. 1987. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José, Costa Rica. 216 p. Trad. por Jimenez, H.
- _____; POVEDA, L. 1975. Árboles de Costa Rica. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. vol.I 546 p.
- HOWE, H. F. 1991. *Rhamphastos swainsonii* (Dios te de, Quioro, tucán de swainson, chestnut-mandibled toucan). In Janzen, D. (de). 1991. Historia Natural de Costa

- Rica. De. de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. Traducido por Chavarría, M. p. 613-615.
- _____; SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematic. (USA). 13:201-228
- INSTITUTO GEOGRAFICO NACIONAL. 1988. Mapa escolar de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- INSTITUTO METEOROLOGICO NACIONAL. 1995. Boletín Meteorológico Mensual, San José, Costa Rica. Año XIX:enero-setiembre.
- JANSON, C. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. Science. (USA). 219(4581):187-189.
- JARA, L. 1994. Identificación y selección de rodales semilleros. In Curso Nacional sobre selección, clasificación y manejo de fuentes semilleras. (Segundo, 16-18 Noviembre, 1994). San Isidro del General, Costa Rica. PROSEFOR-DGF-ONS. p.9-16.
- _____. 1995. Producción y rendimiento de semillas de diez especies forestales tropicales (Resumen). In IUFRO Congress World. 1995 (XX, Finland, 6-12 august) Caring for the forest: Research in a changing world. Tampere, Finland. 194 p.
- KITAJIMA, K; AUGSPURGER, C. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology. (USA). 70(4):1102-1114.
- LEIGH, Jr. E. 1990a. Por qué hay tantos tipos de árboles tropicales ?. In _____; Rand, A.; Windsor, D. (eds). Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p. 75-99.
- _____. 1990b. La selección natural y los ciclos del bosque. In _____; Rand, A.; Windsor, D. (eds). Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p. 175-178.
- _____; WINDSOR, D. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la Isla de Barro Colorado. In _____; Rand, A.; Windsor, D. (eds).

Ecología de un Bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Trad. Londoño, O. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p. 179-190.

MACBRIDE, J. F. 1949. Flora of Perú. Botanical Series. Field Museum of Natural History. (USA). 13(parte III, No.2):689-703.

MEJIA G., M. 1990. Fenología: fundamentos y métodos. In Triviño, T.; Jara, L.F. Seminario Taller sobre investigaciones en semillas forestales tropicales. Memoria (26-28 Octubre 1988). CONIF, Bogotá, Colombia. Serie Documentación 18:65-79

MENDOZA A., V. 1965. Estudio de algunas características de la biología floral de *Cordia alliodora* (Ruiz & Pavón) Cham. Tesis M.Sc. IICA, Turrialba, Costa Rica. 75 p.

MESEN, F. 1994a. Clasificación de fuentes de producción de semillas forestales. In Curso Nacional sobre selección, clasificación y manejo de fuentes semilleras (Segundo, 16-18 Noviembre, 1994). San Isidro del General, Costa Rica. PROSEFOR-DGF-ONS. p.83-87.

_____. 1994b. Establecimiento y manejo de rodales semilleros. In Curso Regional sobre identificación, selección y manejo de rodales semilleros. Turrialba, Costa Rica. p. irr.

MINISTERIO DE AGRICULTURA Y GANADERIA. 1991. Aspectos técnicos sobre cuarenta y cinco cultivos agrícolas de Costa Rica. San Jose, Costa Rica. Boletín Técnico 74. 560 p

NICHOLS, D.; GONZALEZ, E. 1992. Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. In II Encuentro sobre especies forestales. OET-DGF-UED, Coto Brus, C.R.

OFICINA NACIONAL DE SEMILLAS. s.f. Reglamento Técnico para la producción y comercialización de semilla y material de vivero certificado de especies forestales.

OÑORO, P.; FERREIRA, P. 1994. Diseño de experimentos. CATIE, Turrialba, Costa Rica. apuntes de clase. p. irr.

- RAMIREZ, N.; ARROYO, M. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica*. (USA) 19 (1):32-39.
- ROOSMALEN, M. VAN. 1985. Fruits of the guianan flora. Institute of systematics botany. Utrecht University, Netherlands. 483 p.
- SALAZAR, R. 1993. Manejo de semillas forestales. CATIE, Turrialba, Costa Rica. apuntes de clase. p. irr.
- _____. 1994. Principios básicos para la identificación y selección de fuentes semilleras. In PROSEFOR-CATIE/DANIDA 1994. Curso regional sobre identificación, selección y manejo de rodales semilleros. p. irr.
- _____; BOSHER, D. 1989. Establecimiento y manejo de rodales semilleros de especies forestales prioritarias en América Central. Serie Técnica. Informe Técnico No. 148, CATIE, Costa Rica. 77 p.
- SARRE, A. 1995. Explotación, degradación y rehabilitación de bosques. *Actualidad Forestal Tropical*. (Japón) 3(1):3-5.
- SHIELDS, E.D. 1965. The application of new sampling methods to previously inaccessible tropical forest areas with particular reference to Papua New Guinea. Dep. of forestry, Univ. of Oxford. Unpublished. Diploma dissertation.
- SMYTHE, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. (USA). 17:169-188.
- _____. 1991. *Dasyprocta punctata* y *Agouti paca* (guatusa, cherenga, agouti, tepezcuintle, paca). In Janzen, D. (de). 1991. *Historia Natural de Costa Rica*. De. de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. Traducido por Chavarría, M. p. 477-479.
- SOMARRIBA, E. 1984. Dinámica de la población de *Goethalsia meiantha* (Donn. Smith) Burret, en un bosque tropical secundario. Tesis M.Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 74 p.

- SYNNOTT, T. 1971. Manual de procedimientos de parcelas permanentes para bosque húmedo tropical. Instituto Forestal de la Mancomunidad Británica, Universidad de Oxford. Documentos Forestales Tropicales 14. Trad. Juvenal Valerio. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Serie de Apoyo Académico 12.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal. *In*: Bawa, K.; Hadley, M. (eds). Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO. Man and the Biosphere series. Vol.7: 181-190.
- _____; WINTER, B. 1980. Some causes of extinction. *In* Soulé, M.; Wilcox, B. (eds). Conservation biology: an evolutionary ecological perspective. Sunderland, USA. Sinauer Associates. 119-133.
- VAZQUES-YAÑES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", Veracruz, México. *Revista de biología tropical*. (C.R.) 35(Supl.1):85-96.
- WIKANDER, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua de Venezuela. *Biotropica*. (USA) 16(4):276-283.
- WRIGHT, S. J.; CORNEJO, F. H. 1990. Seasonal drought and the timing of flowering and leaf fall in a neotropical forest. *In* Bawa, K.; Hadley, M. (eds). 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants. The parthenon publishing group. UNESCO. Man and the Biosphere Series. (UK) vol 7: 49-61.
- ZAMORA, N. 1989. Flora arborecente de Costa Rica: I. Especies de hojas simples. Edit. Tecnológica de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 262 p.

ANEXOS

Anexo 1A. Características de árboles seleccionados para estudio fenológico en la finca El Cerro en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

CA: *Cordia alliodora* GM: *Goethalsia meiantha* RM: *Rollinia microsepala* SA: *Simarouba amara* VF: *Vochysia ferruginea* VG: *Vochysia guatemalensis*

Dap: Diámetro I: Iluminación de copa C: Forma de copa F: Forma de Fuste CF: Calidad fenotípica

ESPECIE	D.a.p. (cm)	I	C	F	C.F.
CA1	30,5	1	1 *	2	2
CA2	26,5	1	1	2	2
CA3	30,5	1	1	2	2
CA4	29,1	1	2	2	2
CA5	35,1	1	1	2	2
CA6	35,2	1	2	2	2
CA7	32,5	1	1	2	2
CA8	30,0	1	1	3	3
CA9	17,0	1	1	2	2
CA10	17,0	1	2	3	2
CA11	37,1	1	1	2	2
CA12	34,4	2	2	2	2
CA13	27,4	1	1	2	2
CA14	34,3	1	1	4	3
CA15	28,7	1	1	2	2
GM1	44,9	2	2	3	2
GM2	53,2	1	1	3	2
GM3	51,0	1	1	1	1
GM4	35,4	1	1	2	1
GM5	38,8	1	1	2	2
GM6	39,4	1	1	2	1
GM7	38,0	2	1	2	2
GM8	31,7	1	1	3	2
GM9	39,5	2	1	2	2
GM10	34,6	1	1	2	2
RM1	29,5	2	1	3	2
RM2	36,2	1	1	3	2
RM3	31,6	1	1	2	3
RM4	44,8	2	1	3	2
RM5	35,5	1	1	3	3
RM6	21,3	3	2	2	2
RM7	28,1	2	2	3	3
RM8	31,6	3	3	4	3
RM9	24,4	1	1	3	2

Anexo 1A Continúa

Espece	D.a.p. (cm)	I	C	F	C.F.
RM10	44,4	3	1	3	2
RM11	35,5	2	2	3	3
RM12	24,5	1	1	2	2
RM13	21,4	1	1	2	2
RM14	34,3	2	1	3	3
RM16	36,2	2	2	3	3
RM18	29,2	1	1	3	3
SA1	23,6	3	3	4	3
SA2	11,9	4	2	2	2
SA3	23,1	4	3	2	2
SA4	18,3	4	3	2	2
SA5	24,1	1	2	2	1
SA6	47,0	2	2	2	2
SA7	21,1	4	3	2	2
VF1	37,4	2	1	1	1
VF2	46,7	1	1	1	1
VF3	28,8	1	1	1	1
VF4	33,1	1	2	1	1
VF5	48,0	1	2	2	2
VF6	28,8	1	2	1	2
VF7	23,7	1	2	1	1
VF8	31,0	1	2	1	2
VF9	19,8	2	2	1	2
VF10	33,1	2	2	1	1
VG1	52,6	1	1	1	1
VG2	45,2	1	1	1	1
VG3	54,9	1	1	1	1
VG4	34,2	1	3	1	2
VG5	38,4	1	1	1	1
VG6	37,8	1	1	1	1
VG7	23,7	2	2	1	1
VG8	18,7	2	2	2	2
VG9	30,2	1	2	1	1
VG10	38,2	1	3	1	2

Anexo 2A. Esquema de las trampas utilizadas en el estudio de caída de semillas.

2

Anexo 3A. Formulario para el análisis de semillas utilizado en el Banco Latinoamericano de semillas Forestales - PROSEFOR, CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Anexo 4 A. Promedios de germinación en el experimento de ecología post-dispersión de diásporas en la finca El Cerro en Florencia, San Carlos, Costa Rica.

CA: *Cordia alliodora* GM: *Goethalsia meiantha* RM: *Rollinia microsepala* SA: *Simarouba amara* VF: *Vochysia ferruginea* VG: *Vochysia guatemalensis*

Hábitat	Protección (cercos)	Protección (Furadan)	CA	GM	RM	SA	VF	VG
Bosque no intervenido	con cercos	con Furadan	35,0	1,2	2,0	80,8	49,8	76,8
		sin Furadan	23,2	0,4	1,2	71,4	42,0	61,4
	sin cercos	con Furadan	42,6	1,4	0,2	29,8	25,8	41,4
		sin Furadan	32,6	0,8	0,6	13,4	32,0	53,4
Bosque intervenido	con cercos	con Furadan	45,6	3,2	0,2	80,6	44,2	73,2
		sin Furadan	34,6	1,8	1,0	58,0	34,2	76,0
	sin cercos	con Furadan	9,8	3,0	1,6	25,0	44,4	63,4
		sin Furadan	23,4	1,8	0,0	9,2	24,6	45,2
Cultivo	con cercos	con Furadan	15,4	8,0	5,6	13,8	2,6	8,0
		sin Furadan	14,8	7,6	1,6	25,4	0,0	4,0
	sin cercos	con Furadan	7,8	6,2	1,4	1,0	4,0	1,2
		sin Furadan	9,0	5,2	0,8	1,0	0,6	1,4

. Anexo 5A. Coeficiente de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en el Bosque secundario no intervenido en Florencia, San Carlos

ESPECIE	COEFICIENTES DE CORRELACION	
	Cobertura	Iluminación
C. alliodora	0,27 (n.s)	-0,06 (n.s)
G. meiantha	- 0,06 (n.s)	0,14 (n.s)
R. microsepala	- 0,05 (n.s)	0,52 (**)
S. amara	0,06 (n.s)	0,23 (n.s)
V. ferruginea	0,16 (n.s)	0,21 (n.s)
V. guatemalensis	0,07 (n.s)	0,29 (n.s)

(n.s) correlación no significativa (**)correlación altamente significativa(Pr < 0.01)

Anexo 6A. Coeficientes de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en el Bosque secundario intervenido en Florencia, San Carlos.

ESPECIE	COEFICIENTES DE CORRELACION	
	Cobertura	Iluminación
<i>C. alliodora</i>	- 0,12 (n.s)	-0,09 (n.s)
<i>G. meiantha</i>	- 0,30 (n.s)	0,30 (n.s)
<i>R. microsepala</i>	0,14 (n.s)	- 0,09 (n.s)
<i>S. amara</i>	- 0,46 (*)	- 0,10 (n.s)
<i>V. ferruginea</i>	- 0,20 (n.s)	- 0,13 (n.s)
<i>V. guatemalensis</i>	- 0,17 (n.s)	0,17 (n.s)

(n.s) correlación no significativa (*) correlación significativa (Pr < 0.05)

Anexo 7A. Coeficientes de correlación de Spearman entre la germinación y el porcentaje de cobertura por hojarasca y el grado de iluminación de las parcelas en la plantación de tiquisque en Florencia, San Carlos.

ESPECIE	COEFICIENTES DE CORRELACION	
	Cobertura	Iluminación
<i>C. alliodora</i>	0,45 (*)	0,06 (n.s)
<i>G. meiantha</i>	- 0,03 (n.s)	0,37 (n.s)
<i>R. microsepala</i>	0,07 (n.s)	0,09 (n.s)
<i>S. amara</i>	0,38 (n.s)	0,21 (n.s)
<i>V. ferruginea</i>	- 0,04 (n.s)	0,30 (n.s)
<i>V. guatemalensis</i>	0,38 (n.s)	- 0,23 (n.s)

(n.s) correlación no significativa (*) correlación significativa (Pr < 0.05)

Anexo 8A. Análisis de varianza para la germinación de *G. meiantha* bajo tres factores: (A) en tres tipos de hábitats (bosque secundario no intervenido, bosque secundario raleado y cultivo de tiquisque), con dos factores de protección: (B) cercos y (C) aplicación de Furadan.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Hábitat	2	2,80	1,40	1,56	0,2311 ns
Rep (hábitat)	12	11,05	0,92	1,03	0,4569 ns
Cercos	1	2,90	2,90	3,23	0,0850 ns
Hábitat x cercos	2	2,54	1,27	1,41	0,2629 ns
Cercos x rep(hábitat)	12	10,56	0,88	0,98	0,4931 ns
Furadan	1	1,57	1,57	1,75	0,1978 ns
Hábitat x Furadan	2	0,57	0,29	0,32	0,7304 ns
Cercos x Furadan	1	0,02	0,02	0,02	0,8910 ns
Hábitat x Cercos x Furadan	2	2,31	1,16	1,29	0,2941 ns
Error	24	21,53	0,90		
Total	59	55,85			

ns: diferencias no significativas