

Thesis
R484f
c.2

D AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
IA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION

ESCUELA DE POSGRADO

RECIBIDO

FENOLOGIA Y EXITO REPRODUCTIVO DE ALGUNAS ESPECIES DEL
SOTOBOSQUE EN DOS BOSQUES INTERVENIDOS DEL
NORESTE DE COSTA RICA

POR

NATASHA SOFIA RIBEIRO

CATIE

Turrialba, Costa Rica
1999

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**



**Fenología y éxito reproductivo de algunas especies vegetales del sotobosque en dos
bosques intervenidos del Noreste de Costa Rica**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, del Programa de educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito parcial del estudiante para optar al grado de:

Magister Scientiae

Por
Natasha Sofia Ribeiro

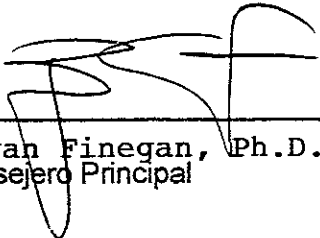
Turrialba, Costa Rica

1999

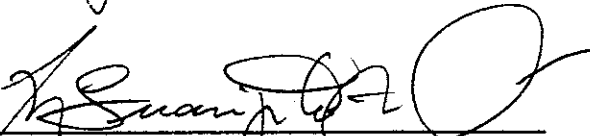
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE


FIRMANTES:




Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



Manuel Guariguata, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

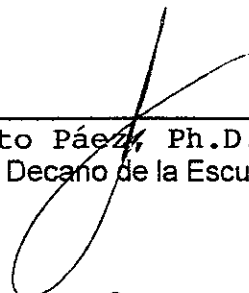


Luis Diego Delgado Ms.C.
Miembro Comité Consejero




Florencia Montagnini, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

David Roubik, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Gilberto Pérez, Ph.D.
Director y Decano de la Escuela de Posgrado



Natasha Ribeiro
Candidato

A

Luís, Jorge y Luciana...con mucho amor!

AGRADECIMENTOS

Quiero dejar en estas líneas mis más sinceros agradecimientos a todos que directa o indirectamente se involucraron en estos dos años de mi formación. Agradezco en especial,

Al Dr. Bryan Finegan, mi profesor consejero, por su excelente orientación y valiosa enseñanza durante estos años de mi formación principalmente en la culminación del programa de maestría. GRACIAS por todo!

Al Dr Manuel Guariguata, Dra Florencia Montagnini y Dr David Roubik por su valiosa asesoría en el desarrollo y culminación de la tesis

A Diego Delgado por su excelente y incansable apoyo, asesoría y amistad durante todo el proceso de mi formación y vivencia en el CATIE. Gracias amigo!

Al Dr. Luko Hilje por su apoyo en la parte entomológica

Al proyecto COSUDE y todo su personal, en especial a Lidiette, Edwin y Hugo por su incansable apoyo durante la maestría, principalmente en los aspectos logísticos relacionados con el trabajo de campo y análisis de datos

Al CATIE por darme la oportunidad de estudiar y crecer profesional y personalmente

Al excelente personal de la Escuela de Postgrado, por la dedicación y apoyo durante estos dos años

A la Universidad Eduardo Mondlane y al proyecto "Capacity Building", por haber permitido y financiado mi formación. A la Facultad de Agronomía e Ingeniería Florestal, en especial a toda la gente del Departamento de Ingeniería Florestal por haber confiado en mí.

A Vicente Herra, Marvin Zamora y Ricardo Durán por su valiosa enseñanza y apoyo en el campo, además de volvieran agradables mis salidas de campo. A Didier Arguedas y su familia por toda su amistad y gentileza durante mis estancias en Sarapiquí

A la Estación Biológica La Selva (OET) y a la administración de la finca Tirimbina, por permitirme llevar a cabo el trabajo en sus áreas

A Johnny Pérez por su asesoría en la parte estadística

A Almeida Siteo por su apoyo en todo el proceso de mi formación

A Marisol y Juanca por el apoyo con los niños durante mis salidas de campo

A mis compañeros de maestría y en especial al grupo de "Bosques y Biodiversidad", por estos dos años de aprendizaje, convivencia y amistad. Gracias por Todo!

A Alize Zamora y familia por su amistad y incansable apoyo desde mi llegada a Costa Rica. GRACIAS!

A Vivi y Graciete por su incansable ayuda con los niños y más, durante los dos años

A todos mis amigos de la promoción, en especial a Carla, Mario, Rosi, Cuapi, Me, Gio, Euge, Naiko, Elo y Maira por la amistad, cariño y apoyo durante todo el tiempo. Es un placer tenerlos como amigos. GRACIAS!

A mi familia por todo amor y confianza depositada en mí.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS-----	vi
LISTA DE CUADROS-----	viii
RESUMEN-----	ix
ABSTRACT-----	x
1. INTRODUCCION-----	1
1.1. Objetivo general-----	2
1.2. Objetivos específicos-----	2
1.3. Hipótesis-----	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA-----	3
2.1. El sotobosque tropical-----	3
2.2. Biología reproductiva de las especies tropicales-----	4
2.2.1. Aspectos generales-----	4
2.2.2. Biología reproductiva de las palmas, melastomatáceas y rubiaceas-----	6
2.3. Fenología reproductiva en bosques tropicales-----	9
2.3.1. Fenología de Arecaceae, Melastomataceae y Rubiaceae-----	10
2.4. Principales polinizadores en el sotobosque-----	12
2.5. La intervención del bosque y su influencia en la interacción planta - polinizador-----	14
3. MATERIALES Y METODOS-----	16
3.1. Descripción de las áreas de estudio-----	16
3.2. Métodos-----	20
3.2.1. Las especies de estudio, su biología floral y sistema reproductivo-----	20
3.2.2. Selección, identificación y marcación de individuos en el campo-----	22
3.2.3. Fenología reproductiva-----	23
3.2.4. Éxito reproductivo-----	24
3.2.5. Ubicación de acuerdo al grado de iluminación-----	25
3.2.6. Entomofauna diurna visitante-----	26
3.2.7. Análisis de los datos-----	26
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN-----	28
4.1. Calendarios fenológicos-----	28
4.2. Producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor y infrutescencias verdes y maduras-----	42
4.3. Éxito reproductivo y comparación entre bosque-----	45
4.4. Correlación entre la luz y la producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes y maduras y el éxito de polinización-----	50
4.5. Entomofauna diurna visitante-----	52
4.6. Discusión de la metodología-----	54
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES-----	56
6. BIBLIOGRAFÍA-----	58
7. ANEXOS-----	65

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1	Ubicación geográfica de las áreas de estudio. Sarapiquí, Costa Rica-----	17
FIGURA 2	Climograma de la zona de estudio, elaborado con los datos de la Estación meteorológica La Selva-----	18
FIGURA 3	Calendario fenológico (floración) de <i>A. martiana</i> en La Tirimbina (A) y La Selva (B)-----	28
FIGURA 4	Calendario fenológico de <i>G. congesta</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	29
FIGURA 5	Calendario fenológico de <i>P. decurrens</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	30
FIGURA 6	Calendario fenológico de <i>C. epiphytica</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	33
FIGURA 7	Calendario fenológico de <i>C. montana</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	34
FIGURA 8	Calendario fenológico de <i>M. simplex</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	35
FIGURA 9	Calendario fenológico de <i>P. elata</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	38
FIGURA 10	Calendario fenológico de <i>P. glomerulata</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	39
FIGURA 11	Calendario fenológico de <i>P. suerrensis</i> en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)-----	40
FIGURA 12	Producción total de inflorescencias de <i>A. martiana</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 13	Producción total de inflorescencias (A) y infrutescencias verdes (B) de <i>G. congesta</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 14	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>P. decurrens</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65

FIGURA 15	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>C. epiphytica</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 16	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>C. montana</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 17	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>M. simplex</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 18	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>P. elata</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 19	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>P. glomerulata</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 20	Producción total de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de <i>P. suerrensii</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 21	Éxito reproductivo de <i>G. congesta</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 22	Éxito reproductivo de <i>P. decurrens</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 23	Éxito reproductivo de <i>C. epiphytica</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 24	Éxito reproductivo de <i>C. montana</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 25	Éxito reproductivo de <i>M. simplex</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 26	Éxito reproductivo de <i>P. elata</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 27	Éxito reproductivo de <i>P. glomerulata</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65
FIGURA 28	Éxito reproductivo de <i>P. suerrensii</i> en La Tirimbina y La Selva-----	65

LISTA DE CUADROS

CUADRO 1	Sexualidad floral en el bosque tropical húmedo de la región de La Selva-----	6
CUADRO 2	Principales polinizadores del sotobosque de un bosque húmedo tropical-----	13
CUADRO 3	Características reproductivas de las especies de estudio-----	21
CUADRO 4	Numero de individuos seleccionados en La Tirimbina y La Selva-----	22
CUADRO 5	Medianas del total (los valores entre paréntesis representan los rangos obervados) y prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) de las variables de éxito de polinización totales por planta-----	43
CUADRO 6	Medianas (rangos entre paréntesis) y prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) para comparación de la proporción de inflorescencias que no fructificaron, infrutescencias que desaparecieron y que secaron-----	46
CUADRO 7	Mediana (rango entre paréntesis) y prueba de Kuskal - Wallis ($p < 0.05$) para comparación del éxito de polinización entre los bosques-----	48
CUADRO 8	Número de plantas por especie por clase de iluminación-----	65
CUADRO 9	Coefficiente de correlación de Pearson y probabilidad ($p < 0.05$) para comparar el grado de iluminación y el número total de botones, inflorescencias y infrutescencias (verdes y maduras) y la proporción de flores que llegan a frutos-----	65

RESUMEN

Ribeiro, N. Fenología y éxito reproductivo de algunas especies vegetales del sotobosque en dos bosques primarios intervenidos del noreste de Costa Rica

Palabras Clave: bosque primario intervenido, fenología reproductiva, éxito reproductivo, *Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta*, *Prestoea decurrens*, *Clidemia epiphytica*, *Conostegia montana*, *Miconia simplex*, *Psychotria elata*, *P. glomerulata*, *P. suerrensis*, Estación Biológica La Selva, La Tirimbina

Se evaluó la fenología reproductiva, el éxito reproductivo y la visitación por insectos de 9 especies del sotobosque pertenecientes a las familias Palmae (*Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta* y *Prestoea decurrens*), Melastomataceae (*Clidemia epiphytica*, *Conostegia montana* y *Miconia simplex*) y Rubiaceae (*Psychotria elata*, *P. glomerulata* y *P. suerrensis*). El estudio se llevó a cabo en la vertiente atlántica de Costa Rica en dos bosques húmedos tropicales con estructura y composición vegetal similar. Los bosques difieren en cuanto a intervención (en términos del año y grado de intervención) y al aislamiento. Fueron seleccionadas 10 plantas de cada especie, excepto para *P. decurrens* y *C. montana* de las cuales se usó solamente 7 individuos. De los individuos seleccionados se evaluó la fenología reproductiva usando escalas fenológicas las cuales ordenan las etapas reproductivas (desde botones florales hasta frutos maduros). Para efectos de este estudio, se definió el éxito reproductivo como la proporción de flores que llegan a frutos. En ese sentido, fueron seleccionadas 4 inflorescencias (para las melastomataceas y rubiáceas) y una espiga en cada racimo (para las palmas) en cada planta de las cuales se contó el número inicial de flores y la producción máxima de frutos por inflorescencia. Así mismo, se determinó la proporción por planta de las inflorescencias que no fructificaron (por no haber completado el ciclo), que desaparecieron (que fueron comidas o se cayeron) y las que secaron. Se avaluó la entomofauna diurna visitante a través de observaciones quincenales, durante un día completo (de 7:00am hasta 5:00pm), de las especies y número de individuos por especie que llegaron a las plantas.

En general, el comportamiento fenológico fue muy similar en los dos bosques, sin embargo no se puede sacar conclusiones en cuanto a los patrones debido a la corta duración del estudio (6 meses). El éxito reproductivo fue bajo para las familias Palmae y Rubiaceae y sin diferencias estadísticas significativas entre bosques. Melastomataceae presentó valores considerablemente altos en los dos bosques pero igual sin diferencias significativas. Al parecer la intervención y aislamiento del bosque no afectan el éxito reproductivo de las especies en estudio, posiblemente debido a que poseen polinizadores generalistas y la apomixis en las melastomataceas. La visitación de insectos fue baja por lo que solo una descripción muy general es presentada en este trabajo. Al final del documento se presentan algunas recomendaciones que intentan cerrar algunas lagunas dejadas en este trabajo.

ABSTRACT

Ribeiro, N. Phenology and fruit set of some vegetal understory species of two intervened forest in the northeast of Costa Rica

Key words: intervened primary forest, reproductive phenology, fruit set, *Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta*, *Prestoea decurrens*, *Clidemia epiphytica*, *Conostegia montana*, *Miconia simplex*, *Psychotria elata*, *P. glomerulata*, *P. suerrensis*, La Selva Biological Station, La Tirimbina

We studied the reproductive phenology, fruit set and insect visitation of 9 understory species which belong to Palmae, Melastomataceae and Rubiaceae families (*Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta*, *Prestoea decurrens*, *Clidemia epiphytica*, *Conostegia montana*, *Miconia simplex*, *Psychotria elata*, *P. glomerulata* y *P. suerrensis*). This study was carried out in the Atlantic part of Costa Rica in two primary tropical lowland rain forests with similar vegetation structure and composition. One of them was under selective logging and silvicultural treatments and it is not protected from hunting (La Tirimbina) and the other is still under protection and conservation (La Selva).

Ten individuals of each species were selected, except for *P. decurrens* y *C. montana* from which we selected 7 plants due to the difficulty to find out more individuals. From these individuals, we evaluated the reproductive phenology using scales that grade the phenological events, from floral buds to fruiting. For this study we define the fruit set as the proportion of flowers that became fruits. In this way we selected 4 inflorescences of each individual and the initial number of flowers in each inflorescence were count, as well as, the maximum number of fruits produced. From this we calculate the proportion of flowers that become fruits. At same time we evaluated the number of inflorescences that did not flower (because did not complete the cycle), disappeared (that is, were fall or were eaten by animals) and dried. The visitation by insects was evaluated monthly, during one complete day (from 7 am to 5 p.m).

We found that the phenological behavior of the studied species is congruent between the two forests, although we cannot conclude anything about the phenological patterns due to the short period of this study (6 months). The fruit set was very low to the Palmae and Rubiaceae and there is no difference between forests. For Melastomataceae, the fruit set was high in the two forests, probably due to apomixis or because this family is normally generalists in the pollination behavior. The visitation was low and due to this we present here a general description of the insect visiting the plants. Finally, some studies are recommended in order to fill the gaps of this work.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales poseen una gran diversidad biológica, a pesar de cubrir tan solo el 7% de la superficie terrestre total. Para demostrar la importancia de estos bosques, un estudio relacionado con los bosques tropicales menciona que de las 250 000 especies vegetales conocidas, cerca de 155 000 (el 62%) se encuentran en los trópicos (WWF, 1994).

Los diferentes organismos del bosque tropical están fuertemente relacionados, existiendo entre algunos una relación de mutualismo. Este es el caso de la interacción entre las plantas y los polinizadores (Thomson y Thomson, 1992).

De hecho, la polinización biótica es un aspecto de gran importancia en los bosques tropicales, si consideramos que la gran mayoría de las especies vegetales de estos bosques presentan exogamia y son polinizadas por agentes bióticos. El cruzamiento entre individuos, permite la perpetuación de las especies vegetales, a largo plazo, debido a que favorece la diversidad genética, permitiendo la adaptación de las especies a cambios en el ambiente ya sean de origen natural o antropogénico (Kearns e Inouye, 1997).

En este contexto, la sostenibilidad del manejo de los bosques tropicales, depende, entre otros factores, de como las interacciones tróficas entre los polinizadores y las especies vegetales son afectadas. A pesar de ser de extrema importancia, la polinización ha sido un aspecto poco estudiado, sobretodo con relación al éxito de la polinización de especies del sotobosque.

El conocimiento de la dinámica de las relaciones bióticas y de su diferencia entre bosques con diferentes grados de intervención y de biodiversidad es de extrema importancia para el manejo sostenible de ecosistemas tropicales ya que una ruptura en la relación mutualista puede afectar los organismos, ya sea a través de la pérdida de uno de los organismos, sea por pérdida de un tercer organismo directamente relacionado (Bawa, 1990). Así, el estudio de las relaciones entre organismos permite sacar conclusiones sobre la forma como esas relaciones son afectadas y por ende, apoyar actividades de manejo más sostenibles.

CIFOR (Center for International Forestry Research) propone que el éxito reproductivo de especies vegetales del sotobosque sea considerado como un verificador (verificador 3.2.2.) de los

criterios e indicadores para la conservación de la biodiversidad en bosques manejados. De hecho los bosques tropicales con diferentes grados de intervención difieren en cuanto a algunas de sus características, entre ellas, su biodiversidad. Debido a que es probable que exista una relación entre biodiversidad y las funciones ecológicas, se podría plantear la hipótesis de que hay diferente éxito reproductivo entre bosques con diferentes grados de intervención y aislamiento (Meffe, 1998).

El presente estudio tiene como propósito determinar el grado en el cual la polinización varía de acuerdo a diferentes niveles de perturbación del bosque. Para eso se pretende determinar las variaciones en el éxito reproductivo de algunas especies del sotobosque pertenecientes a los géneros *Miconia*, *Clidemia*, *Conostegia*, *Geonoma*, *Asterogyne*, *Prestoea* y *Psychotria* entre dos bosques primarios con diferentes grados de intervención y aislamiento.

1.1. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la sostenibilidad ecológica de los bosques tropicales, desde el punto de vista de una interacción de importancia vital – la polinización.

1.2. Objetivos específicos

- 1) A través de la elaboración de calendarios fenológicos, determinar para el periodo de estudio la fenología reproductiva de algunas especies de los géneros, *Miconia*, *Clidemia*, *Conostegia*, *Geonoma*, *Asterogyne*, *Prestoea* y *Psychotria*.
- 2) Determinar, para las especies en estudio, el éxito reproductivo en términos de la proporción de flores que producen frutos.
- 3) Comparar el éxito reproductivo entre dos bosques primarios intervenidos con diferentes grados de intervención y aislamiento
- 4) Determinar la relación entre la intensidad de luz y el éxito reproductivo.
- 5) Caracterizar en términos generales, la entomofauna diurna que visita las flores de las especies de estudio

1.3. Hipótesis

El estudio se realizará bajo las siguientes hipótesis:

1. La fenología reproductiva de las plantas del sotobosque difiere, en términos de duración e intensidad de la actividad reproductiva, entre dos bosques con diferentes grados de intervención y aislamiento
2. El éxito reproductivo de algunas especies de sotobosque difiere de acuerdo al grado de intervención y aislamiento de los bosques en estudio
3. Existe correlación entre la intensidad de iluminación y el éxito reproductivo de algunas especies del sotobosque

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. El sotobosque tropical

El sotobosque del bosque tropical húmedo está compuesto por grupos de especies diferentes del dosel. Aunque sea muchas veces ignorado, es parte integral e importante de la comunidad florística del bosque (Gentry y Emmons, 1987). Por ejemplo, en un bosque húmedo del Ecuador, las especies del sotobosque constituyen el 25% de las especies y el 24% de los individuos dentro de un área de 1 000 m². A su vez Faber-Langendoen y Gentry (1991) encontraron que la diversidad de especies en 0.1 ha del sotobosque de un bosque húmedo en Colombia es 2 a 3 veces superior a la encontrada en la misma porción de área en el dosel superior. Así mismo, la diversidad en términos de familias fue superior en este estrato del bosque, con dominancia de las familias *Arecaceae* y *Rubiaceae*.

Este estrato, puede tener patrones de diversidad diferentes del dosel debido a respuestas distintas a los factores abióticos como los niveles de luz, disponibilidad de nutrientes, temperatura y microclima (Laska, 1997).

Rincón (1997) estudiando la composición del sotobosque en floración en un bosque húmedo tropical primario manejado en La Tirimbina, noreste de Costa Rica, encontró que en 3.6 ha de bosque, de los 587 individuos encontrados, el 30% perteneció a la familia *Rubiaceae*, el 27% a

Melastomataceae y el 9% a Arecaceae, lo que significa un total de 66% de los individuos pertenecen a estas 3 familias, las cuales el autor consideró como las más importantes del sotobosque.

Laska (1997) encontró resultados similares en un bosque primario, ubicado en la Estación Biológica La Selva, que se localiza cerca del área de estudio de Rincón. Los resultados del autor en un área de 1 600 m² fueron, que de las 47 especies del sotobosque estudiadas, 15 pertenecían a la familia Melastomataceae, (con 110 individuos en total) y 19 a la Rubiaceae (con 78 individuos en total), mientras que para las palmas no fue referido nada, ya que el autor no consideró este grupo de plantas. El autor refiere que esas familias representan el 50% de la comunidad del sotobosque del bosque primario en La Selva.

La complejidad estructural y la distribución vertical de la vegetación afectan los vectores de polinización. En los bosques tropicales la mayor diversidad de mecanismos de polinización se encuentra en el sotobosque y, la mayor parte de las especies en este estrato del bosque son polinizadas por insectos y principalmente por abejas medianas y grandes (Ramírez, 1989). De hecho, Gentry y Emmons (1987) refieren que muchas especies de insectos, pero también de pájaros (algunos colibríes y la familia Pipridae) y mamíferos (murciélagos del género *Carollia*) se restringen al sotobosque, sea como polinizadores o como dispersores.

De este modo, se puede afirmar que el sotobosque tropical es rico en especie, pero estas se concentran en algunas pocas familias y, la fauna asociada se concentra básicamente en los insectos, o entomofauna. En el acápite posterior se analizará algunos aspectos reproductivos relacionados con el sotobosque.

2.2 Biología reproductiva de especies tropicales

2.2.1. Aspectos generales

Scariot *et. al.* (1991) afirman que conocer la biología reproductiva de las especies vegetales es muy importante debido a que dan un indicio sobre el flujo génico y así, de la diferenciación genética entre poblaciones. Consecuentemente, el conocimiento de los sistemas reproductivos es relevante para el manejo de bosques y la conservación de la diversidad biológica. Por ejemplo Bawa y

Krugman (*s.d.*), afirman que la intervención en el bosque altera la distribución espacial de los individuos lo que puede afectar la reproductividad, principalmente de las especies dióicas.

La biología reproductiva de las especies tropicales es un aspecto muy poco conocido a pesar de ser de gran importancia para el conocimiento de la dinámica y la perpetuación del bosque tropical. Entre los esfuerzos para estudiar la biología reproductiva se destacan el de Bawa *et. al* (1985a) que estudiaron la biología reproductiva (sistemas sexuales y mecanismos de incompatibilidad) de especies arbóreas de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica.

Los intentos por conocer los patrones de cruzamiento de las plantas mostraron que ellos están fuertemente influenciados por diferentes factores como, la densidad poblacional o la distribución espacial de las plantas, la fenología o la distribución temporal de las fases reproductivas, el sistema sexual y la autoincompatibilidad fisiológica, la cual contribuye para la disminución de la autogamia (definida como el cruzamiento dentro del mismo individuo). Todos estos aspectos son importantes para el conocimiento de cómo las plantas se relacionan en términos reproductivos (Kress y Beach, 1994). -

Con relación a los sistemas reproductivos, Rocas (1980), señala que es común observar en los bosques tropicales, dos tipos de polinización, la cruzada o exogamia y, la directa o autogamia, la cual es menos común que la primera pero siempre existe en algún grado en la grand mayoría de las especies. Las dos son estrategias reproductivas que las plantas usan para permitir su perpetuación dentro del bosque. ✓

Bawa *et. al* (1985a), en un estudio llevado a cabo en un bosque húmedo tropical, en la Estación Biológica La Selva (LS) y referido al inicio de esta sección, demuestran que los árboles hermafroditas y dióicos están distribuidos en un gran número de familias. Por otro lado, la mayoría de las especies monóicas pertenecen a la familia Arecaceae la cual contribuye con 45% para el total de especies con este tipo de presentación floral (Cuadro 1).

CUADRO 1. Sexualidad floral en el bosque tropical húmedo de la región de La Selva

Sexualidad floral	N	Porcentaje de especies
Hermafroditas	22	68.7% (22)
Dióicas	7	21.9% (7)
Monóicas	3	9.4% (3)
TOTAL	32	100

Un 80% de las especies estudiadas por los autores, se mostraron autoincompatibles, la cual es considerada por diferentes autores como una de las estrategias que las plantas poseen para evitar la autogamia. La misma estrategia es adoptada por la gran mayoría de las especies de los bosques tropicales. Esto es importante al considerarse que la autogamia compromete la existencia de las especies a largo plazo, por la reducción de la base genética de las mismas.

En el acápite siguiente se analizará la biología reproductiva de las familias Arecaeae, Melastomataceae (géneros *Clidemia*, *Conostegia* y *Miconia*) y Rubiaceae (género *Psychotria*) las cuales fueron escogidas para la realización de este trabajo.

2.2.2. Biología reproductiva de las palmas, melastomataceas y rubiáceas

Biología reproductiva de la familia Palmae

De acuerdo a Beach (1984), la biología reproductiva de solamente algunas de las 2 800 especies de palmas ha sido estudiada en detalle, de tal forma que se sabe muy poco sobre este asunto.

En general, las palmas son conocidas como monóicas y protándricas (protandría, definida como la apertura secuencial de las flores). De hecho, varios estudios refieren que las palmas no presentan las flores masculinas y femeninas simultáneamente a lo largo del periodo de floración/fructificación (Kress y Beach, 1994; Henderson, 1986). En La Selva, la floración de especies del género *Pretoea*, dura cerca de 2 a 3 semanas, con las flores masculinas apareciendo en los 10-14 días iniciales (Bullock, 1981). Hay un intervalo de dos días sin floración, después del cual las femeninas aparecen y duran cerca de 3 días. El autor refiere que el mismo patrón puede ser extendido a las otras especies de palmas existentes en el mismo bosque. De acuerdo a Ervik y Bernal (1996) la floración de la especie *P. decurrens* en la costa pacífica colombiana muestra el mismo comportamiento con relación a la apertura de las flores masculinas y femeninas. Otros

géneros de palmas (*Calyptrigyne*, *Asterogyne* y *Geonoma*) tienen la misma característica verificándose diferencias solamente con respecto a los períodos de emergencia y duración de las inflorescencias (Henderson, 1986; Olesen y Balslev, 1990).

Algunas palmas, como *Acrocomia aculeata*, tienen dos estrategias reproductivas (exogamia y autogamia). Esto permite la perpetuación de la especie bajo condiciones ambientales adversas, en donde la autogamia ocurre para permitir su establecimiento. Después de establecida, actúa la polinización cruzada (Scariot *et al.*, 1991).

Otra estrategia referida es la dioicia, en la cual antes y después del pico de floración, la probabilidad de que dos individuos de diferentes sexos florezcan, estando cerca, es baja. Esta es una estrategia de espaciamiento temporal que usan algunas pocas palmas como es el caso de *Phytelephas seemannii* (Bernal y Ervik, 1996).

La autopolinización, en *P. decurrens* es evitada por 3 aspectos: primero, la protandria, segundo, inflorescencias consecutivas del mismo individuo no se desarrollan al mismo tiempo y, tercero, la probabilidad de simultaneidad de las fases masculina y femenina de varios individuos agregados es baja, cuarto la floración parece ocurrir durante todo el año lo que agregado a los factores arriba contribuye para el intercambio de polen (Ervik y Bernal, 1996).

De manera general, se puede afirmar que las palmas poseen un mecanismo propio de favorecer la exogamia, a pesar del monoicismo que, en principio favorece la autogamia. Existen mecanismos como la protandria, autoincompatibilidad, etc. que permiten una variedad de sistemas reproductivos en las palmas.

Biología reproductiva de la familia Melastomataceae

La biología reproductiva de esta familia ha recibido especial importancia. De acuerdo a Renner (1989) las especies de Melastomataceae, en general se prestan para estudios de biología reproductiva debido al hecho de que son accesibles y de fácil medición.

El principal modo de promover la polinización cruzada, en esta familia, es la separación espacial efectiva de los sexos masculino y femenino, en la misma flor (hermafroditismo), a través de la

diferencia de tamaño y posición del estigma y de la antera. A pesar de eso, algún grado de autogamia puede ser reportado en los últimos días de la anthesis en algunas especies (Renner, 1989).

Gross (1993), estudiando la biología reproductiva de *Melastoma affine*, un arbusto pionero de los bosques tropicales, observó que las anteras de esta especie no liberan naturalmente el polen por el viento y las plantas no producen frutos cuando se da la autogamia, aunque la especie sea autocompatible. Por estos aspectos concluyó que la autopolinización no ocurre en esta especie.

En Melastomataceae al igual que las palmas existe una separación temporal de las funciones masculina y femenina que evita la autogamia. Renner (1989) refiere que hay casos de dioicismo en el género *Miconia*, como ocurre en *M. minuta*, *M. rubens*, entre otras. De acuerdo a la misma autora, otra estrategia es la autoincompatibilidad genética de la mayor parte de las especies del género *Miconia*. Datos reportados para las miconias refieren que la apomixis (un tipo de reproducción asexual en la cual hay un desarrollo de embrión a partir de las células somáticas) es un fenómeno muy frecuente, principalmente en el neotrópico.

Resumiendo, Melastomataceae es una familia en general hermafrodita y autocompatible, aunque muchas especies del género *Miconia* son dióicas y autoincompatibles.

Biología reproductiva de la familia Rubiaceae

La familia Rubiaceae se caracteriza por ser dióica o hermafrodita, como reportan Bawa *et. al.* (1985a). Los mismos autores refieren que las especies del género *Psychotria* que se encuentran en el sotobosque del bosque húmedo de La Selva, son hermafroditas en su gran mayoría.

De acuerdo a Kress y Beach (1994) las rubiáceas son de las pocas especies del sotobosque autoincompatibles. A pesar de eso, en este tipo de especies la probabilidad de compatibilidad con el vecino más próximo es considerablemente alta, debido a la ocurrencia de sistemas multialélicos. Estos, permiten la existencia de grupos compatibles dentro de una población (Bawa *et. al.*, 1985a). Eso es importante si se considera que la compatibilidad entre individuos próximos puede en cierta medida reducir la base genética de la especie, comprometiendo su existencia a largo plazo.

A su vez Bawa y Beach (1983) estudiando 14 especies de rubiáceas en la Estación Biológica La Selva, encontraron que 13 son autoincompatibles. Mientras que Stone (1995) estudiando los patrones de transmisión de polen en *Psychotria suerrensis*, un arbusto del sotobosque, determinó que el dimorfismo de las flores (estigma cortos o largos) afecta la transmisión del polen entre individuos y los mecanismos de incompatibilidad.

2.3. Fenología Reproductiva en bosques tropicales

Generalidades

Fenología es el estudio de las ocurrencias temporales de los eventos biológicos repetitivos incluyendo las causas de su programación con respecto al ambiente y, las posibles interrelaciones de las diferentes fases con los recursos y competidores. Los procesos más importantes de la fenología, en el ámbito de la polinización, son la floración y fructificación pues son los mecanismos de perpetuación de las especies (Brein y Brein, 1995).

Ramírez y Armesto (1994) refieren que la fenología de las especies tropicales es moldeada por factores como procesos ecológicos (competición por polinizadores y dispersores) o atributos de la planta (sistema reproductivo, características genéticas, entre otros).

Según los mismos autores, el conocimiento de los patrones de floración y fructificación son importantes para saber el patrón reproductivo de individuos y especies. Por ejemplo, un período de floración prolongado puede indicar situaciones en donde los individuos femeninos exhiben diferente periodos de floración/fructificación que los masculinos, por lo que hay que evaluar los dos sexos por separado para así sacar conclusiones sobre la duración por sexo y así, planificar mejor algunas actividades de manejo.

Los bosques tropicales tienen una gran diversidad de patrones fenológicos y al respecto se sabe muy poco de ellos (Newstrom *et. al.*, 1994). Bawa *et. al.* (1985b) refieren que, normalmente, los árboles de los bosques tropicales exhiben patrones de floración y fructificación con picos en los meses secos y lluviosos, variando de acuerdo a la región y al sistema de polinización.

Con el objetivo de conocer mejor el patrón fenológico de las especies tropicales, Newstrom *et. al.* (1994) hicieron un estudio en la región de La Selva, a través observaciones directas de la fenología

de los árboles. Encontraron 4 patrones de fenología examinando un total de 173 especies: continuo (7% del total de especies), en la cual la producción de flores cesa esporádicamente y por poco tiempo; el patrón subanual (55% del total de especies), es más irregular y poco entendido, pues la floración ocurre en cualquier época del año y a intervalos variables; el patrón anual (29% del total de especies), tiene un episodio de floración al año y finalmente el patrón supranual (9% del total de especies) que tiene episodios florales en ciclos de varios años.

Con todo, los autores afirman que estudiar los patrones fenológicos de las especies tropicales es complicado debido a diferentes factores como los ciclos fenológicos complejos e irregulares y, patrones que no son comparables entre bosques debido a la falta de uniformidad en las diferentes metodologías utilizadas. Además los patrones son confusos a diferentes niveles (individual, poblacional, etc.).

2.3.1. Fenología reproductiva de *Arecaceae*, *Melastomataceae* y *Rubiaceae*

Fenología reproductiva de las palmas

La fenología reproductiva de las palmas es considerada un aspecto muy importante y ha sido bastante estudiada, principalmente por autores como De Steven *et.al.* (1987) y Henderson (1986), entre otros.

En un estudio hecho en la Isla Barro Colorado en Panamá con 13 especies de palmas, se demostró también que la floración puede ser observada más o menos a lo largo de todo el año, aunque la mayor parte de las plantas tiene picos de floración en la mitad de la estación lluviosa (De Steven *et. al.*, 1987). La fructificación fue menos regular, observándose una depresión de frutos al final de la estación lluviosa. Analizando en términos poblacionales, el estudio determinó que, por ejemplo, la especie *Geonoma interrupta*, considerada una especie del sotobosque presenta una duración de la floración de 6.5 meses, lo que los autores consideran larga debido a la elevada sincronía entre individuos. Con relación a la fructificación, la misma especie presentó elevada sincronía debido a que los individuos que iniciaron el periodo satisfactoriamente fueron los que florecieron en la última mitad del año. Con relación a la sincronía, los autores refieren que mientras más largo el período de floración menor es la sincronía y esto se da para garantizar el éxito reproductivo.

Otra especie estudiada por los autores citados, *G. cuneata*, mostró baja sincronía de floración entre individuos, y por eso, su período de floración fue de apenas 2.9 meses. Ambas especies presentan más del 50% de individuos en floración por año y la fructificación de esos individuos fue alta (mayor que 50%), indicando un posible éxito de la polinización.

Borchsenius (1993) estudió en un año, 3 especies de palmas del género *Aiphanes* y determinó que el patrón de fenología para las 3 especies era el mismo. Durante el estudio, inflorescencias e infrutescencias en todas las fases de desarrollo fueron encontradas dentro de la población; las especies parecieran florecer continuamente y ningún individuo presentó más que una inflorescencia funcional al mismo tiempo, lo que puede significar una estrategia de reproducción para evitar la autogamia.

Fenología reproductiva de la familia Melastomataceae

La fenología de esta familia ha sido poco estudiado, pero hay que destacar el trabajo de Renner (1989) por la gran cantidad de información y detalle con relación a los aspectos reproductivos de esta familia.

Levey (1990) estudiando la fructificación de *M. centrodesma* bajo dosel, en Costa Rica, determinó que la estacionalidad fue alta, o sea, los individuos fructificaron solamente una vez por año y con episodios cortos. Comparando con los individuos que ocurrían en claros en el mismo bosque, encontró un comportamiento contrario por lo que concluyó que la intensidad de luz representa un papel importante en el éxito reproductivo de esta especie.

De acuerdo a Renner (1989), el género *Miconia* posee episodios de floración de corta duración (pocos días), aunque periodos extensos (varias semanas o meses), puede ser característica de algunas especies de este género.

Un estudio hecho en un bosque húmedo premontano en Colombia, demostró que el género *Miconia* florecía secuencialmente en cada mes del año, o sea, no hubo intervalos en la floración, pero el número de individuos y especies en floración fue menor entre noviembre y enero lo que significa que hay picos reproductivos durante los otros meses del año. Cuanto a la fructificación, determinó que esta era bimodal (*M. affinis*) o multimodal o continua (*M. goniostigma*). Una

secuencia de especies fructificó todo el año, con un pico entre mediados de marzo y junio, pero en términos individuales la estacionalidad fue marcada, con los meses picos en febrero y agosto (Hilty, 1980).

Fenología reproductiva la familia Rubiaceae

Tal como las melastomatóceas, la fenología de esta familia ha sido poco estudiada. Con todo, debido a su importancia como planta del sotobosque, principalmente el género *Psychotria*, existen algunas indicaciones sobre su comportamiento fenológico.

Por otro lado, Augspurger (1983) estudiando 6 arbustos neotropicales en la Isla Barro Colorado, encontró que el patrón de floración de *Psychotria horizontalis* era intermedio entre floración en masa (cuando la producción mediana de flores coincide con el día pico de producción) y la de "steady state" (definida como la floración en la cual no ocurre un pico de producción de flores) y que los 20 individuos muestreados presentaron un total de 2 995 flores.

2.4. Principales agentes polinizadores del sotobosque

Las especies tropicales son polinizadas por agentes bióticos y abióticos, los cuales garantizan la perpetuación de las especies vegetales. Los polinizadores bióticos, juegan un papel muy importante ya que influyen sobre el cruzamiento de las especies vegetales, representando los vectores casi exclusivos de polen (Thomson y Thomson, 1992). De hecho, Bawa (1990) reporta que aproximadamente el 98 a 99% de las especies vegetales tropicales son polinizadas por agentes bióticos.

De acuerdo a Mabberley (1992) los principales polinizadores en los trópicos son los insectos, los cuales polinizan la mayor parte de las especies vegetales. Por ejemplo, en Costa Rica ellos garantizan el cruzamiento del 90% de las especies arbóreas. De los insectos, son las abejas las más importantes, tanto en el dosel como en el sotobosque. Roubik (1989) refiere que las abejas son muy versátiles, por ejemplo, las eusociales polinizan los árboles del dosel en la época seca, mientras que en la húmeda pasan al sotobosque, polinizando principalmente palmas y otros arbustos.

Como fue referido en el primer acápite, el sotobosque de los bosques tropicales se caracteriza por una gran diversidad de plantas que incluyen herbáceas, lianas, epífitas y arbustos en general. Con tan gran diversidad es admisible que la presencia de los polinizadores sea también elevada (Harder y Barrett, 1996; Bawa, 1990; Proctor *et. al.*, 1996).

A su vez, Bawa *et. al.* (1985a) refieren que a pesar de que el sotobosque tiene más diversidad de polinizadores, la gran mayoría de las especies son polinizadas por abejas de tamaño medio. La polinización por colibríes, escarabajos, y abejas pequeñas (Apidae, Halictidae y Megachilidae) es también importante en este estrato (Cuadro 2).

CUADRO 2. Principales polinizadores del sotobosque de un bosque húmedo tropical

Tipo de polinización	% de especies en el sotobosque
Abejas de medio tamaño	21.8
Colibríes	17.7
Abejas pequeñas	16.8
Escarabajos	15.5
Pequeños insectos	7.7
Larvas	7.3
Mariposas	4.5
Murciélagos	3.6
Viento	3.3
Avispas	1.8

Fuente: Bawa *et. al.* (1985b)

Proctor *et. al.* (1996) y Kress y Beach (1994) refieren que algunos polinizadores tienen asociaciones particulares con las plantas, como es el caso de las mariposas y larvas que poseen una asociación particular con las flores de la familia Rubiaceae que es una de las mayores familias del sotobosque tropical.

Inicialmente se tenía la idea que la mayoría de las palmas eran polinizadas por el viento y la entomófila presentaba poca o ninguna importancia. Con todo, actualmente la idea ha cambiado y se reconoce que la polinización entomófila es la más importante. De la bibliografía consultada existen muchas referencias sobre la polinización entomófila la cual es garantizada básicamente por abejas (*Trigona* y *Melipona*), escarabajos y algunas moscas (Beach, 1984).

En las palmas, por ejemplo, la polinización cruzada es garantizada por la variedad de polinizadores que las polinizan. De hecho, de los varios estudios sobre la polinización de este grupo de plantas, muchos son los que reportan a los insectos como los agentes polinizadores más importantes. Los más importantes son las abejas, los escarabajos y las moscas. En algunas palmas se observa también la presencia de avispas y mariposas (Roubik, 1989, Henderson, 1986). Henderson (1986) refiere que los principales polinizadores del género *Prestoea* son las abejas *Trigona*, *Neocorynura*, *Lasioglossum* y también moscas *Drosophila*, *Chloropidae*, *Milichiidae*, *Otitidae*, además de escarabajos y algunos tipos de cangrejos. Para *Asterogyne* el mismo autor refiere a las moscas syrphidas, picudos, además de las abejas. Para el caso de *Geonoma*, además de los insectos referidos, se puede observar las moscas drosófilas visitando las inflorescencias.

Las melastomatáceas en general son polinizadas por abejas de varios tamaños y, en algunos géneros, como *Miconia*, la apomixis es común (Kress y Beach, 1994). De acuerdo a Renner (1989), en 120 especies de 31 géneros de esta familia, fue reportada la polinización por abejas, principalmente por los grupos *Melipona* y *Xylocopa*. Absy y Kerr (1977) citado por Roubik (1989), refieren que *Miconia* es un género que provee polen y néctar y que es visitada durante todo el año por abejas *Melipona*, en Manaus, Amazonía brasileña en un hábitat alterado.

A pesar de que las plantas tropicales son visitadas por una gran variedad de agentes bióticos no significa que todos ellos son polinizadores o por lo menos que tiene la misma eficiencia en la polinización. De hecho Bawa (1990) reporta un estudio en el cual *Calathea ovandensis* es visitada por 10 especies de himenóptera y lepidóptera. Con todo solo cinco especies de himenóptera fueron responsables por el 99% de la polinización.

2.5. La intervención en el bosque y su influencia en la interacción planta - polinizador

La intervención humana en los bosques tropicales ha venido aumentando en los últimos años debido al crecimiento poblacional y consecuente reducción de tierra disponible para las actividades humanas. Esto causa alteraciones en los ecosistemas, las cuales pueden ser intensas de acuerdo al nivel de la intervención. Una de las relaciones que se ve fuertemente afectada es la que ocurre entre las plantas y sus polinizadores.

De acuerdo a Gazhoul (*s.d.*) el conocimiento del efecto de las perturbaciones de nivel de los polinizadores y, particularmente de los insectos es limitado principalmente al nivel de los procesos que ellos participan como es el caso de la polinización. De esta forma, existe la necesidad de hacerse estudios sobre el comportamiento de los polinizadores y flora asociada en ambientes alterados.

Según Bawa (1990) el estudio de las intervenciones del bosque y su consecuencia en la interacción planta - polinizador y, en el mantenimiento de la estabilidad de los ecosistemas es de extrema importancia en las condiciones del bosque húmedo tropical debido, entre otros factores, a la grande diversidad de especies vegetales y animales y sus interacciones. Además, el autor afirma que la relación planta-polinizador es una "interacción delicada" en el sentido de que el cambio en la abundancia o ocurrencia de una de ellas puede comprometer la existencia de la otra a mediano y largo plazo. Feinsinger *et. al.* (1987) afirma que en el caso de las especies con relaciones específicas (como el caso de los *Ficus* con las avispas y las orquídeas con las abejas Euglossinae) el problema se vuelve más serio debido a la dependencia de ambas especies para sobrevivir.

Un estudio acerca del comportamiento de colibríes (polinizadores de algunas especies del sotobosque) en fragmentos de bosque húmedo tropical de diferentes tamaños y con diferentes intensidades de perturbación, en Monteverde, Costa Rica demostró que este tipo de polinizadores y el éxito reproductivo de algunas especies vegetales no son afectados por la intensidad y extensión de la perturbación, por lo que concluyeron que las intervenciones ni siempre afectan a esta interacción de forma negativa. Por eso, hay que definir hasta que punto las especies, sea vegetales o animales, soportan la perturbación de ese hábitat natural (Feinsinger *et. al.*, 1987).

Gazhoul (*s.d.*) afirma que la ruptura de la interacción planta - polinizador es causada por varios aspectos como los cambios ambientales, disponibilidad de recursos, reducción de la visitación debido a cambios en la distribución del recurso floral o la exclusión competitiva de los recursos para las especies polinizadoras menos eficientes.

Finalmente, en términos de conservación de la biodiversidad en bosque tropicales resulta más eficaz el monitoreo nivel de procesos como es la relación planta - polinizador que trabajar con aspectos específicos (al nivel de especies particulares) del ecosistema.

3. MATERIAL Y METODOS

3.1. Descripción de las áreas de estudio

Localización y clima

El estudio se llevó a cabo en la región geográfica Huetar Norte, en la zona baja de la vertiente atlántica de Costa Rica, en el cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia. El trabajo se desarrolló específicamente en dos bosques primarios: el de la finca Tirimbina (ubicado en el distrito La Virgen, entre las coordenadas 10° 24' latitud norte y 84° 06' longitud oeste; Quirós y Finegan, 1994) y en el Anexo Sarapiquí (Sendero Sarapiquí) de La Estación Biológica La Selva (propiedad de la Organización para Estudios Tropicales - OET, que se localiza entre las coordenadas de 10° 25' de latitud norte y 81°1' de longitud oeste) (Figura 1). Los sitios se encuentran en un rango altitudinal de 130-180 m.s.n.m.

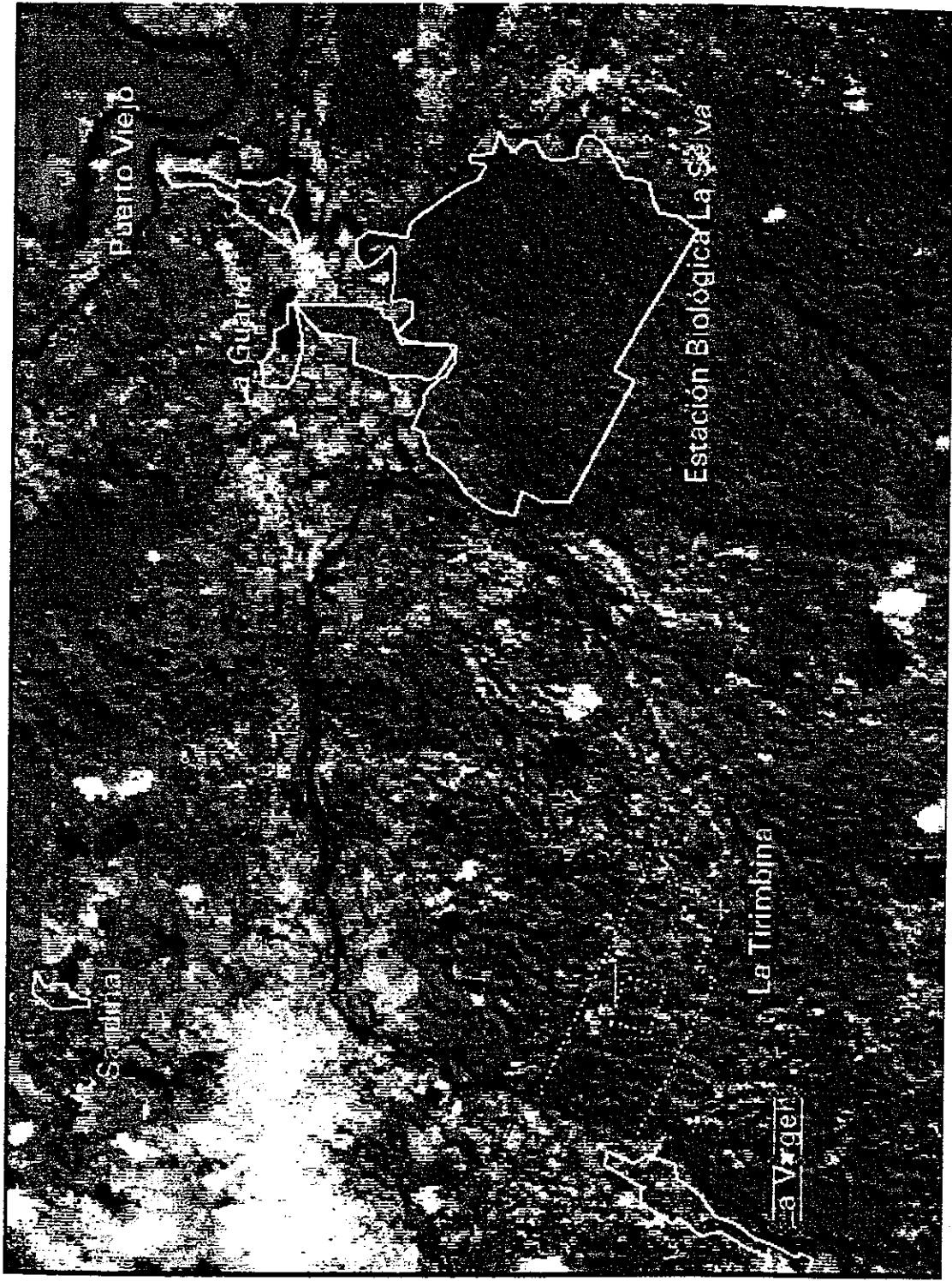


Figura 1. Ubicación geográfica de las áreas de estudio. Sarapiquí, Costa Rica

Según el sistema de vida de Holdridge (1982) las áreas se encuentran en la transición entre el bosque muy húmedo premontano (bmh-P) y el bosque muy húmedo tropical (bmh-T). De acuerdo a registros de La Selva, que se encuentra distanciada de La Tirimbina 7 km en línea recta, la temperatura media anual es de 25.3°C (con máxima de 30.3 °C y mínima de 20.2 °C). La precipitación media anual para el periodo de 1952 a 1986 fue de 3833 mm (IMN, 1992) (Figura 2).

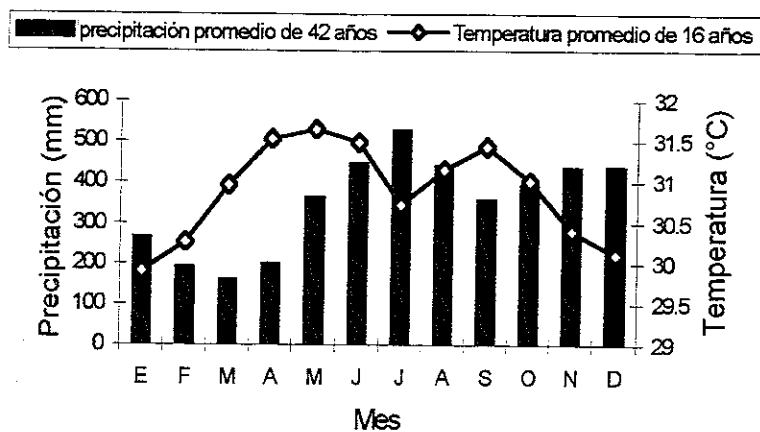


FIGURA 2. Climograma de la zona de estudio, elaborado con los datos de la Estación Meteorológica La Selva

La Selva posee una superficie de 1 536 ha de las cuales más del 90% están situadas dentro de los límites naturales de la misma (los ríos), mientras que La Tirimbina posee solamente 80 ha (Finegan y Camacho, 1999).

Vegetación y suelos

Cerca de 1 000 ha de la Estación La Selva está cubierta por un bosque primario con árboles que alcanzan los 50 m de altura. Abajo del dosel discontinuo existe un continuum de árboles sin estratificación definida. Frankie *et. al.* (*s.d.*), reportan que existe un total de 92 especies en el sotobosque de las 1 000 ha de bosque primario y Levey (1990) refiere que las especies dominantes en el sotobosque son las de las familias Melastomataceae, Palmae, Piperaceae y Rubiaceae.

Hartshorn y Hammel (1994), Lieberman y Lieberman (1994) y Finegan y Camacho (1999) refieren que ambos sitios son similares en cuanto a intensidad de uso pasado (con intensidad promedio de cosecha de 4 árboles/ha; Finegan y Camacho, 1999). La densidad y el área basal para árboles con $dap \geq 10\text{cm}$ en los bosques en estudio fluctúa entre 400-500 individuos/ha y 20 -27 m^2/ha). Por otra parte, la composición florística del componente arbóreo es similar en ambos sitios, con dominancia en el dosel superior de la leguminosa *Pentaclethra macroloba* y en el estrato inmediatamente inferior de palmas como *Welfia georgii*, *Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*.

En cuanto a suelos Mata (1997) refiere que en La Tirimbina, estos han sido desarrollados sobre geoformas de origen volcánico, básicamente sobre irregulares coladas de lava que han sido profundamente meteorizadas y arcillificadas, sobre un relieve ondulado a colinoso, con pendientes entre 0 a más del 60%. Físicamente son profundos y arcillosos, de buen drenaje, de coloración parda, ácidos (pH entre 3.9 y 4.5), con alto contenido de basalto y con alta retención de humedad. En términos taxonómicos son Ultisoles y se han establecido tres consociaciones para el bosque primario: la consociación Tirimbina parte alta, parte media y baja, correspondiendo respectivamente a los lomeríos de las partes altas (8% del área total), las laderas de los interfluvios (62% del área total) y la de las partes bajas de las laderas que son cortadas por las quebradas formando valles en forma de "v" (30% del total).

De acuerdo a Clark *et. al.* (1998) los suelos de La Selva están divididos en 3 unidades, los residuales derivados de material basáltico (taxonomía: Tropohumults), las terrazas aluviales formadas por depósitos pre- contemporáneos (taxonomía: Humitropepts) y los suelos de valles de arroyos, formados a partir de coladas de lava (taxonomía: Lithic y Humitropepts típico). Los 3 tipos son arcillosos, ácidos (pH entre 4 y 5) y de baja fertilidad. Los dos primeros son profundos y con buen drenaje, mientras que los últimos son superficiales con drenaje mediano.

Fisiográficamente los dos sitios son muy similares y caracterizados por colinas bajas de origen volcánico.

Una de las razones por las cuales se escogió utilizar el área del sendero Sarapiquí en la Selva fue por su cercanía al bosque La Tirimbina y porque fisiográficamente los dos sitios son similares, presentando un paisaje de colinas bajas.

Historial de intervención

Las diferencias entre los dos bosques se basan en el grado de intervención y aislamiento. El Anexo Sarapiquí fue sometido a explotación selectiva de madera al final de los años 70 y fue anexado a la estación en 1981, lo que significa que tiene 19 años de haber sido intervenido. El bosque de La Tirimbina ha sido selectivamente explotado desde los 60 y, a partir de 1989 y 1990, se han aplicado tratamientos silviculturales post - cosecha (liberación y dosel protector; información del diseño experimental y aplicación de tratamientos se encuentra en Quirós y Finegan (1994) y Camacho y Finegan 1997). Los tratamientos silviculturales pretendían reducir la vegetación que limita directamente el desarrollo de la futura cosecha y también promover la regeneración natural de las especies deseadas. En ese sentido fueron eliminados 55 árboles/ha con dap entre 10 y 60 cm (que corresponde al 11% del total de individuos ≥ 10 cm de dap) y se redujo un 20% del total de área basal/ha. En este no fueron eliminadas las especies de palmas por su importancia ecológica (Camacho y Finegan, 1997).

Otra diferencia entre los bosques se basa en el grado de aislamiento. El anexo Sarapiquí de La Selva, esta dentro de un área de 1000 ha de bosque. Además de eso posee conexión con el Parque Nacional Braulio Carrillo. A su vez, la Tirimbina se caracteriza por ser un bosque relativamente más pequeño (80 ha) que La Selva. Además La Tirimbina, está rodeado por pastizales y cultivos agrícolas, lo que hace que presente mayor efecto de borde.

3. 2. Métodos

3.2.1. Las especies de estudio, su biología floral y sistema reproductivo

De acuerdo a Laska (1997) las 3 familias más importantes del sotobosque de los bosques húmedos tropicales de tierras bajas (en términos de abundancia) son Arecaceae (las palmas), Melastomataceae y Rubiaceae. Así, se decidió trabajar con estas 3 familias de las cuales se seleccionó las especies del sotobosque más importantes en La Tirimbina y La Selva (Kress y Beach, 1994; Delgado *et.al.*, 1997; Tortós, 1997), teniendo en cuenta su biología floral y principalmente el comportamiento fenológico (o sea, especies en floración durante el periodo de estudio, Rincón, 1997). Se optó por trabajar con las siguientes especies de palmas: *Prestoea decurrens*, *Geonoma congesta* y *Asterogyne martiana* las siguientes especies de Melastomataceae: *Miconia*

simplex, *Clidemia epiphytica* y *Conostegia montana* y las siguientes de la familia Rubiaceae, *Psychotria elata*, *P. glomerulata* y *P. suerrensis*.

Las características reproductivas de las especies seleccionadas están resumidas en el Cuadro 3.

CUADRO 3. Características reproductivas de las especies de estudio

Especie	Subtribu	Tribu	Subfamilia	Familia	Biología floral
<i>Geonoma congesta</i> (Poit.) Kunth	Bactridinae	Geomeae	Geomae	Arecaceae	Monóica Protándrica
<i>Asterogyne martiana</i> (H.Wendl.) H. Wendl. Ex Hemsl	Bactridinae	Geomeae	Geomae	Arecaceae	Monóica Protándrica
<i>Prestoea decurrens</i> (Wendl.) H.E.Moore	Euterpeinae	Arecae	Euterpinae	Arecaceae	Monóica Protándrica
<i>Clidemia epiphytica</i> (Triana) cogn.	-	-	-	Melastomataceae	Hermafrodita
<i>Conostegia montana</i> (Sw.)D.Don ex DC.	-	-	-	Melastomataceae	Hermafrodita
<i>M. simplex</i> Triana	-	-	-	Melastomataceae	Hermafrodita
<i>Psychotria elata</i> (Sw.) Hammel	-	-	-	Rubiaceae	Hermafrodita
<i>P. Glomerulata</i> (Donn.Sm.) Steyerl.	-	-	-	Rubiaceae	Hermafrodita
<i>P.suerrensis</i> Donn.Sm.	-	-	-	Rubiaceae	Hermafrodita

Fuente: Schmid (1970); Hilty (1980); Henderson (1986); Dransfield y Uhl (1986); Renner (1989); McDade, L.A. (1994); Ervik y Bernal (1996); Rincón (1997)

Las palmas usadas en este estudio se caracterizan por poseer inflorescencias en espigas en las cuales se encuentran insertadas las flores. Normalmente, las flores se insertan en triadas, donde una flor femenina central está rodeada por dos masculinas laterales. En algunas palmas, las tres se encuentran en una fosa, la cual es visible después de la caída de las flores. Este tipo de inflorescencia ha sido reportado en diferentes especies de palmas como *Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta* y *Prestoea decurrens*. En el caso de *Prestoea decurrens*, la bibliografía refiere que tiene también la característica de que las flores cambian de color de blanco a rojo cuando son fecundadas (Henderson *et. al.*, 1995).

En general, las familias Melastomataceae y Rubiaceae, florecen abundantemente, o sea, un individuo puede presentar la copa cubierta de inflorescencias durante el pico máximo de floración. Cada inflorescencia posee una gran cantidad de pequeñas flores, las cuales al parecer no abren al mismo tiempo, sino que con algún orden (Renner, 1989; Stone, 1995).

3.2.2. Selección, Identificación y marcación de los individuos en el campo

Tanto para Tirimbina como para La Selva, se realizó un censo de las especies seleccionadas para el estudio. El censo solo consideró aquellas individuos que presentaran floración. Del total de plantas censadas se hizo una selección final de un máximo de 10 individuos por especie y un mínimo de 5, según la metodología propuesta por Fournier y Charpentier (1975). Para cada una de las especies, se trató de ubicar los individuos bajo diferentes condiciones de luminosidad (p.e. en claros, bajo dosel y en los caminos). La ubicación de los individuos en el campo se hizo en las parcelas sometidas a tratamiento silvicultural post-cosecha del bosque primario intervenido en La Tirimbina y a lo largo del sendero Sarapiquí (SSA) en el Anexo Sarapiquí de la Estación Biológica La Selva. Cada planta fue previamente marcada con una cinta y un código (nombre y número).

El número de individuos seleccionados por especie en cada bosque se presenta en el Cuadro 4. Cabe destacar que fue seleccionado el mismo número de plantas en los dos bosques.

CUADRO 4. Numero de individuos seleccionados en La Tirimbina y La Selva

Especie	Número de plantas
<i>A. martiana</i>	10
<i>G. congesta</i>	10
<i>P. decurrens</i>	7
<i>C. epiphytica</i>	10
<i>C. montana</i>	7
<i>M. simplex</i>	10
<i>P. elata</i>	10
<i>P. glomerulata</i>	10
<i>P. suerrensis</i>	10

La identificación previa de las especies fue hecha por Vicente Herra, persona que cuenta con gran conocimiento de la vegetación de la zona de estudio. Simultáneamente, se recolectaron muestras que fueron identificadas por Nelson Zamora del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica y actualmente se encuentran depositadas en el herbario de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN) del CATIE.

El estudio se realizó durante 6 meses (marzo a agosto) con observaciones periódicas quincenales, antes de la fructificación y semanales después de que las plantas empezaron a fructificar.

3.2.3. Fenología reproductiva

De los individuos seleccionados se hicieron observaciones fenológicas (floración y fructificación) diferentes para palmas y para las especies de Melastomataceae y de Rubiaceae. La razón es que el desarrollo de las inflorescencias de las palmas es diferente, por lo que hay que tratarlas de otra forma.

Fenología reproductiva de Melastomataceae y Rubiaceae

Para cada uno de los individuos seleccionados de cada especie se hicieron observaciones fenológicas de acuerdo a la siguiente escala adaptada de Newstrom *et. al.* (1994):

Valor Característica

- | | |
|---|--|
| 1 | planta con botones florales |
| 2 | planta en floración ligera |
| 3 | planta en floración densa |
| 4 | planta con fructificación verde ligera |
| 5 | planta con fructificación verde intensa |
| 6 | planta con fructificación madura ligera |
| 7 | planta con fructificación madura intensa |

Fenología reproductiva de las palmas

Para cada individuo fueron hechas observaciones de las inflorescencias de acuerdo a la escala propuesta por De Steven *et.al.* (1987) y adaptada al presente estudio:

Valor característica

- | | |
|---|---|
| 1 | planta con inflorescencia cerrada |
| 2 | planta con inflorescencias en botón |
| 3 | planta con inflorescencias en floración |
| 4 | planta con fructificación verde |
| 5 | planta con fructificación madura |

Cabe aclarar que al inicio las inflorescencias (racimos) se encuentran cerradas en brácteas la cual corresponde a la etapa 1. Enseguida se abre el racimo, pero cada una de las espigas que conforman el racimo siguen en botones, esa es la etapa 2. Finalmente se abren las flores en cada espiga que corresponde a la etapa 3. De aquí en adelante, cuando se habla de inflorescencia se refiere a la espiga, ya que fue la unidad usada para evaluar el éxito reproductivo de las palmas.

De cada individuo se contó el número total de inflorescencias con botones florales, de inflorescencias en flor, de infrutescencias verdes y maduras. En algunos casos no fue posible un conteo exacto del número de inflorescencias e infrutescencias por lo que se usó una estimativa del porcentaje de copa cubierto por inflorescencias e infrutescencias. Debido a que no es posible estudiar el éxito reproductivo evaluando todas las inflorescencias que posee una planta, se utilizó para esos efectos, la metodología presentada a continuación.

3.2.4. *Éxito reproductivo*

El éxito reproductivo fue determinado a través de la proporción de flores que originaron frutos y fue determinado en inflorescencias seleccionadas en cada planta de acuerdo a los criterios descritos en secciones posteriores. De acuerdo a Augspurger (1983) esa es la mejor estimación del número de flores que reciben polen en cantidad suficiente para producir frutos.

Para complementar el estudio de éxito reproductivo, se registró además la causa de porqué una inflorescencia no fructificó. Debido a la dificultad de trabajar con las flores individuales (por su tamaño reducido), se decidió trabajar a nivel de las inflorescencias seleccionadas y se realizaron las siguientes observaciones a) inflorescencias que no fructificaron porque no cumplieron el ciclo fenológico, b) infrutescencias desaparecidas (para este efecto se consideró desaparecida toda la infrutescencia comida o caída), y c) infrutescencias que secaron. A partir de estas variables se determinó para cada individuo, el porcentaje de inflorescencias no fructificadas e infrutescencias desaparecidas y secas.

Éxito reproductivo de Melastomataceae y Rubiaceae

En cada uno de los individuos seleccionados de cada especie se seleccionó 4 inflorescencias (cuando esto fue posible), lo que significa un máximo de 40 inflorescencias por especie por sitio. En la selección se procuró que las inflorescencias se distribuyeran en cada uno de los extremos de

la copa (asumiendo la copa como un plano horizontal). Se contó al inicio del estudio todas las flores en cada inflorescencia, realizándose recorridos quincenales para evaluar la emergencia y producción de nuevas flores, botones y frutos. Después de la emergencia de los frutos se pasó a hacer visitas semanales para seguir el destino de las infrutescencias de acuerdo a los criterios definidos al inicio de esta Sección. Se asumió que el intervalo de observación de una semana fue suficiente para diferenciar entre infrutescencias desaparecidas y simplemente secas.

Éxito reproductivo en palmas

Con respecto a las palmas, se siguió la metodología propuesta por Bernal y Ervik (1996) quienes estudiaron el éxito reproductivo de *Phytelephas seemanii* (marfil vegetal) en la costa pacífica de Colombia.

En cada inflorescencia (racimo) se seleccionó una espiga y se contó las flores femeninas (o el número de fosas, asumiendo que cada fosa tiene una flor hembra localizada en el medio de dos masculinas), las cuales fueron contadas para determinar la proporción de flores que originan frutos. El seguimiento posterior fue igual que para las familias Melastomataceae y Rubiaceae.

3.2.5. Ubicación de acuerdo al grado de iluminación

Wright (1995) refiere que la reproductividad de las especies tropicales es influenciada por la luz en la medida que el grado de iluminación afecta la disposición de recursos para la reproducción. En ese sentido, para cada individuo se anotó el grado de iluminación de copa, de acuerdo al índice de iluminación de copa propuesto por Clark y Clark (1992):

VALOR	CARACTERISTICA
5	copa completamente expuesta (luz vertical y lateral en un ángulo de 90°, llegando en la forma de un cono invertido)
4	el árbol recibe luz directa vertical total, luz lateral interferida por la copa de los árboles vecinos
3	el árbol recibe alguna luz directa vertical
2,5	el árbol recibe bastante luz directa oblicua o lateral
2	el árbol recibe mediana luz directa oblicua o lateral
1,5	el árbol recibe baja luz directa oblicua o lateral
1	el árbol recibe solo luz indirecta

3.2.6. Entomofauna diurna visitante

El estudio de la entomofauna diurna visitante se hizo en cada quincena (entre marzo y agosto), durante un día completo (de 7 a.m. a 5 p.m.). Se hicieron observaciones (entre 10 a 15 minutos por individuo) de aspectos relacionados con el comportamiento de los insectos y tiempo de duración de la visita. Simultáneamente se hicieron colectas, con una red entomológica, de todos los visitantes diurnos. Los especímenes colectados fueron identificados en el INBio y se encuentran actualmente depositados en el herbario de la UMBN del CATIE.

3.2.7. Análisis de los datos

Los análisis estadísticos de los datos se realizaron con el paquete estadístico SAS. Para probar la normalidad de los datos se realizó un análisis de normalidad usando el comando "Proc univariate Normal", el cual debe efectuarse antes de realizar cualquier otro análisis. Posteriormente se usaron pruebas estadísticas de comparación, no paramétricas (Proc Npar1way Wilcoxon) debido a la falta de normalidad de los datos.

Fenología reproductiva

A partir de los datos de fenología fueron elaborados calendarios fenológicos por especie y por bosque, separados entre floración y fructificación, con el objetivo de facilitar la interpretación de los mismos. A partir de estos se intentó definir patrones de fenología de las especies en estudio, comparándolos entre bosques.

Se calculó la producción total por planta y por especie de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes e infrutescencias maduras. Debido a que las variables no presentaron distribución normal, se calculó las medianas y los rangos. Para comparación entre los dos bosques se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal - Wallis al nivel de significancia de 0.05%.

Éxito reproductivo

Se calculó la proporción de flores que llegaron a frutos y la proporción de infrutescencias desaparecidas, secas o inflorescencias que simplemente no fructificaron. Para la proporción de frutos producidos se utilizó solamente las inflorescencias que llegaron al fin del ciclo fenológico como también las infrutescencias que desaparecieron. Las infrutescencias que secaron después de iniciada la fructificación no fueron incluidas en el cálculo del éxito reproductivo. Como los datos no presentaban distribución normal, se calculó las medianas (como medida de tendencia central) y rangos (como medida de dispersión de los datos).

Posteriormente, se comparó el éxito reproductivo entre los dos bosques (La Selva y La Tirimbina) utilizando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis al nivel de significancia de 0.05%. Esta prueba no fue aplicada para las especies *A. martiana* y *P. decurrens*, porque la primera no fructificó en ambos sitios, mientras que en la segunda secaron todas las inflorescencias en La Selva.

Correlación Luz - producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes y maduras y Luz - éxito reproductivo

Usando el comando "Proc Corr" del paquete estadístico SAS, se correlacionó el grado de iluminación con la producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes y maduras y con el éxito reproductivo de las especies en estudio, usando el coeficiente de correlación de Pearson al nivel de significancia de 0.05%.

Para hacer esta prueba se juntaron los datos de los dos bosques ya que los resultados de las pruebas estadísticas anteriores revelaron que no había diferencias significativas entre bosques. La prueba no fue aplicada para *A. martiana* con relación al éxito reproductivo debido a que la especie no fructificó durante los 6 meses.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Calendarios fenológicos

En la presente sección (Figuras 3 a 11) se presentan los calendarios fenológicos de las especies estudiadas, o sea, el desarrollo de cada fase fenológica a lo largo de los 6 meses de estudio (marzo a agosto). Cabe referir que el período de observación no es lo suficientemente largo para definir patrones de fenología. Varios autores (Bullock, 1981; Augspurger, 1983; Newstrom *et. al.*, 1994, entre otros) refieren entre 1 a 5 años el período necesario para definir patrones fenológicos de las especies vegetales tropicales. Así, unas breves descripciones y comparaciones con algunos estudios recientes serán presentadas a continuación.

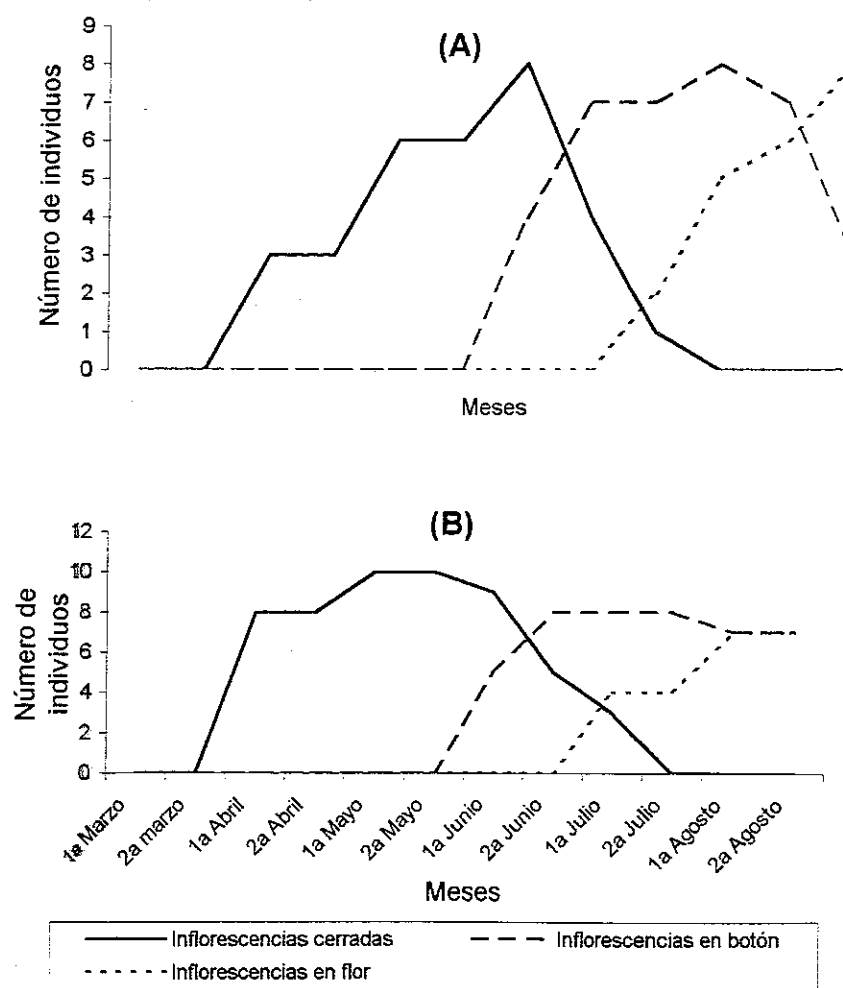


FIGURA 3. Calendario fenológico (floración) de *A. martiana* en La Tirimbina (A) y La Selva (B)

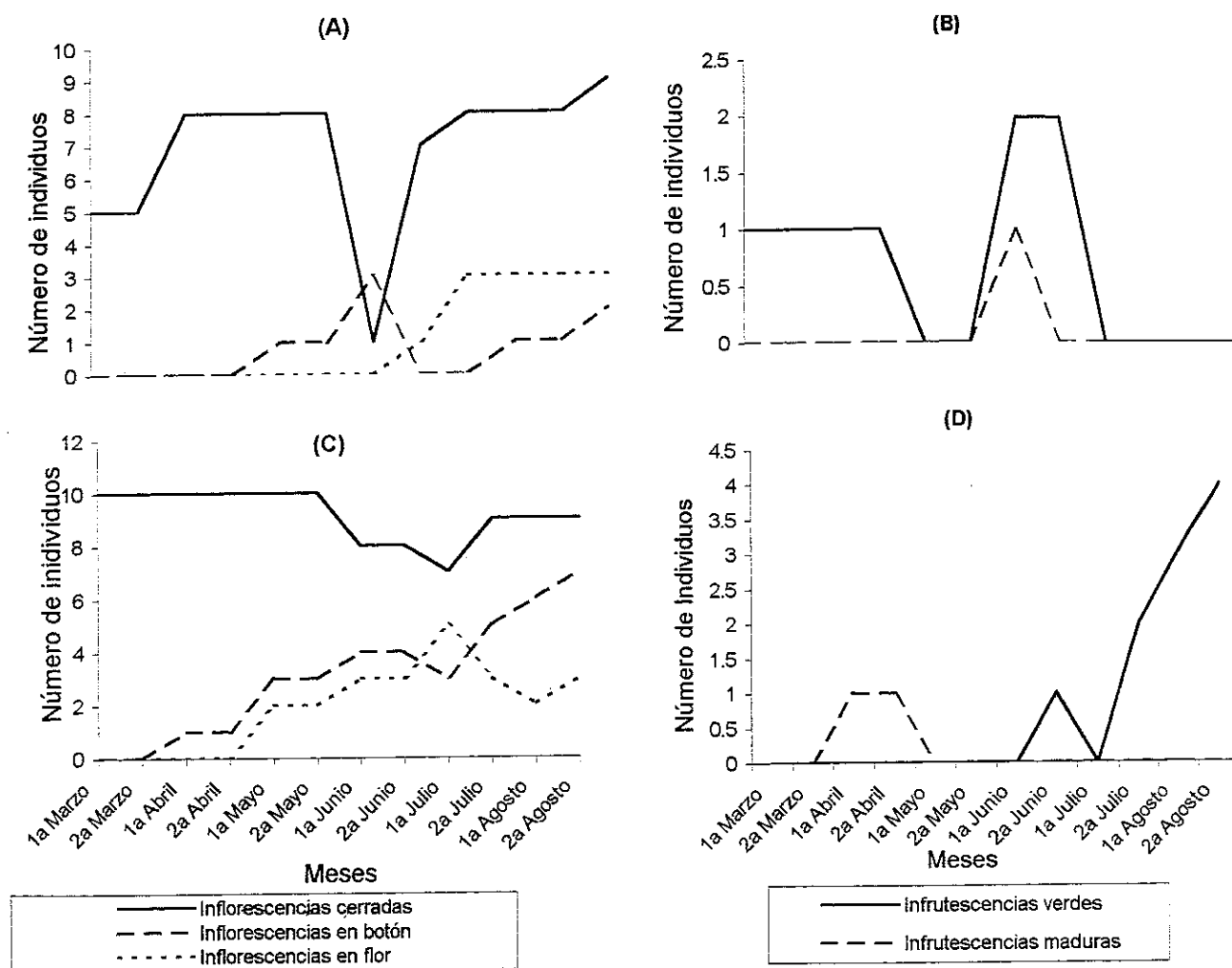


FIGURA 4. Calendario fenológico de *G. congesta* en La Tirimbina (floración-A y frutificación-B) y La Selva (floración-C y frutificación-D)

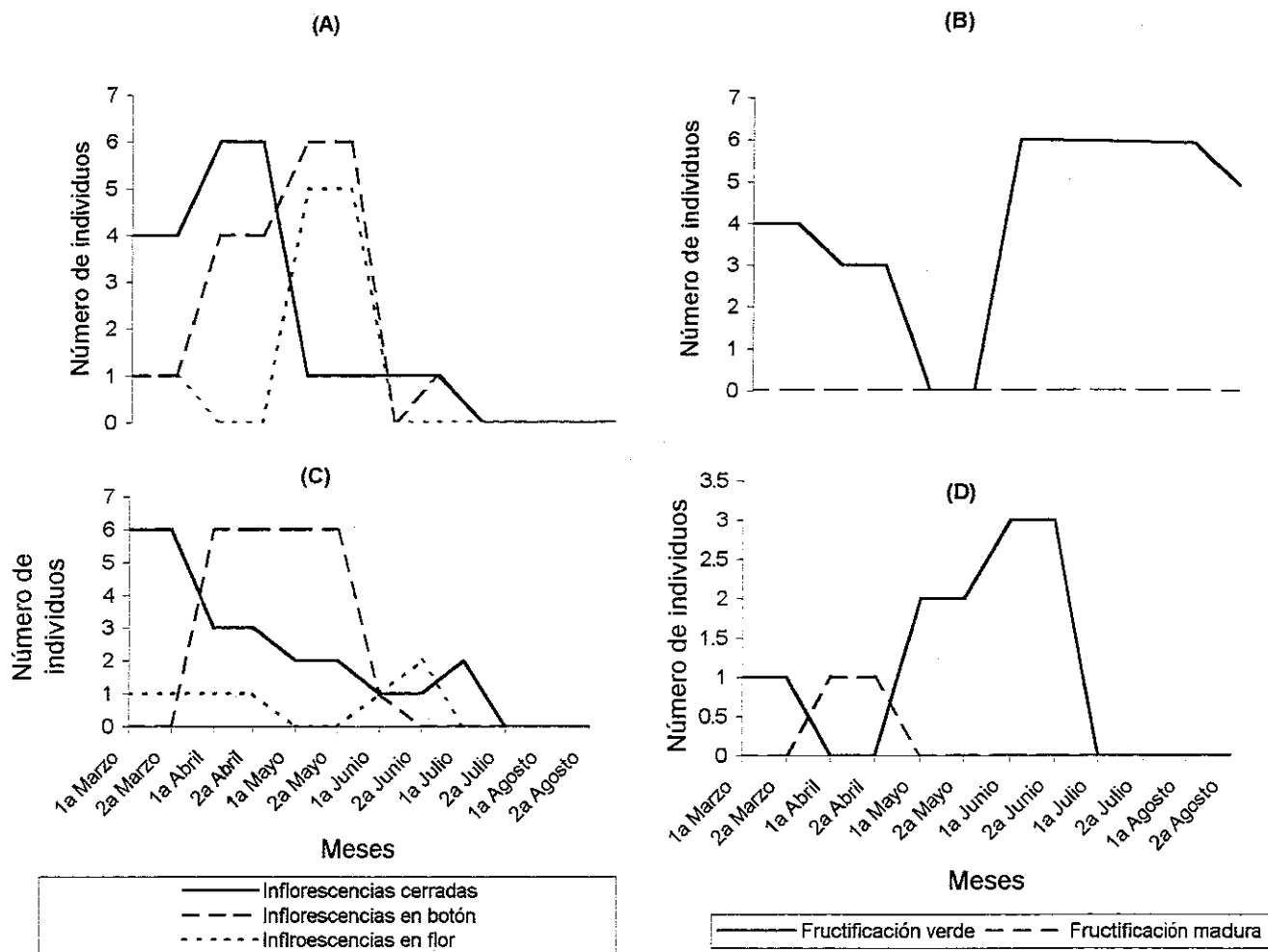


FIGURA 5. Calendario fenológico de *P. decurrens* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

De forma general se puede observar que las 3 especies de palmas presentan comportamientos similares en Tirimbina y La Selva, a pesar de algunas pequeñas diferencias en el tiempo de ocurrencia de cada fase (Figuras 3 a 5).

Cuando empezó el estudio (en marzo) *A. martiana* ya estaba terminando un ciclo fenológico, lo que puede ser observado por la reducción del número de individuos con inflorescencias en flor, entre marzo y abril (en los dos bosques) (Figura 3). En el mismo mes empezó la producción de inflorescencias cerradas la cual alcanzó un pico en mayo (en La Selva) y la primera semana de Junio (en La Tirimbina). En el mismo mes de mayo empezó la apertura de inflorescencias (inflorescencias en botón) la cual presentó un número máximo de individuos (cerca de 8 plantas en cada bosque) en la segunda semana de julio y, aunque en Tirimbina esta fase muestra una reducción, en la Selva se mantiene constante (cerca de 8 individuos). Entre la primera y la segunda semana de julio empezó la apertura de las flores la cual fue creciente hasta final de agosto. *A. martiana* no fructificó durante los 6 meses de investigación simplemente porque no cumplió su ciclo fenológico. Los resultados encontrados no concuerdan con los hallados por Schmid (1970) el cual estudió la fenología reproductiva de *A. martiana* en La Selva y encontró que esta especie empieza la floración entre el final enero e inicio de febrero y en el mes de agosto normalmente presenta todas las etapas fenológicas. La falta de congruencia se puede deber al hecho que el período del presente estudio fue corto (6 meses) comparado con el del autor (1 año).

G. congesta presentaba, en marzo algunas plantas (8 en Tirimbina y 11 en La Selva) con inflorescencias cerradas (Figura 4). En mayo se verificó una reducción del número de individuos con esta fase, aunque en la Tirimbina fue más acentuado que en La Selva. Según observaciones personales, hubo una gran cantidad de botones que fueron comidos antes que se abrieran, y esto pasó más frecuentemente en Tirimbina. El pico de inflorescencias en botón fue en junio, a pesar que fueron poco los individuos que alcanzaron esta fase (cerca de 3 en Tirimbina y 4 en La Selva). Finalmente, la última etapa, de inflorescencias en flor, presenta un número máximo de individuos (solamente 3 plantas) al final de agosto, aunque en La Selva se verificó un pico de aproximadamente 5 plantas en junio.

Los picos más relevantes en cuanto a la fructificación se dan en el mes de junio en la Tirimbina con apenas 2 individuos y al final de agosto en La Selva cuando 4 plantas presentaron frutos verdes. Nótese que la especie no llegó a madurar en ninguno de los dos bosques.

Los calendarios presentados para *P. decurrens* (Figura 5) muestran que el número máximo de individuos con inflorescencias cerradas en la Tirimbina fue de 6 en abril e igual número en La Selva pero en el mes de marzo. En cuanto a inflorescencias en botón se verifica un máximo en mayo, en el cual ambos bosques presentaron 6 individuos. La apertura de las flores presentó un pico de 5 plantas en mayo (en Tirimbina) y de apenas 2 plantas en La Selva en la segunda semana de junio.

En cuanto a la fructificación se registró un pico en ambos bosques en la producción de infrutescencias verdes, en el mes de junio. Con todo hay que resaltar el hecho que en Tirimbina esta etapa se mantuvo hasta el final de agosto, mientras que en La Selva se redujo a cero, apenas un mes después de la salida de los frutos. Este se debe a que en La Selva algunas inflorescencias se secaron y que algunos frutos abortaron después de que emergieron. Al final de los 6 meses no se encontraron frutos maduros de *P. decurrens*. De acuerdo a Ervik y Bernal (1996) que estudiaron la biología floral y visitación por insectos de esta especie en Colombia, aparentemente ella florece durante todo el año. Ese comportamiento fenológico fue confirmado por Bullock (1981) estudiando fenología de la especie en Costa Rica. A su vez, Rincón (1997) encontró que entre abril y julio la especie estaba en floración en el bosque de la Tirimbina. A pesar que los resultados entre los diferentes estudios y el presente son congruentes, no se puede hacer una comparación detenida debido a que por ejemplo en La Selva se verificó una situación anormal en la cual muchas inflorescencias o infrutescencias secaron.

Enseguida se presentan los calendarios fenológicos de las especies de la familia Melastomataceae (Figuras 6 a 8)

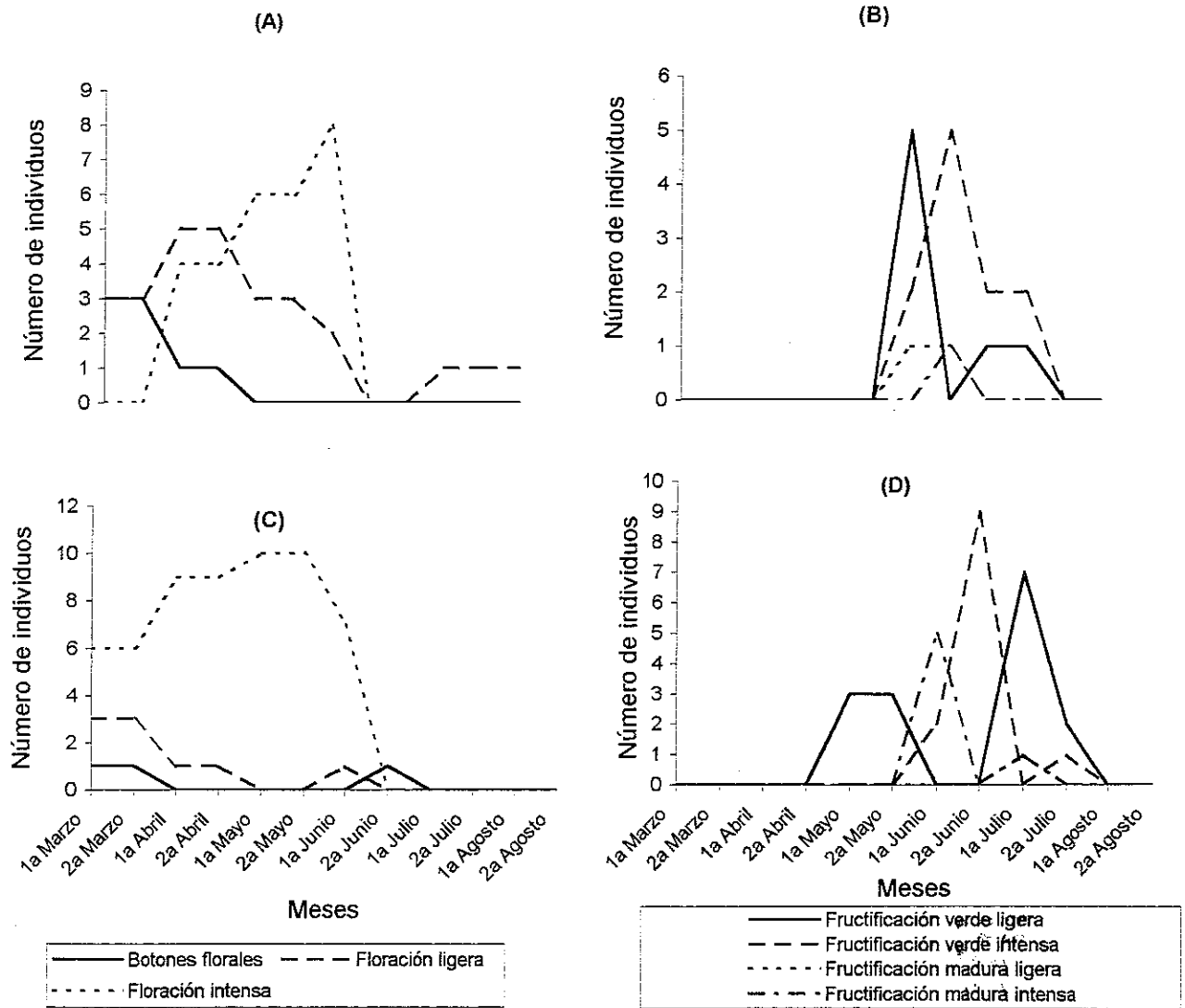


FIGURA 6. Calendario fenológico de *C. epiphytica* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

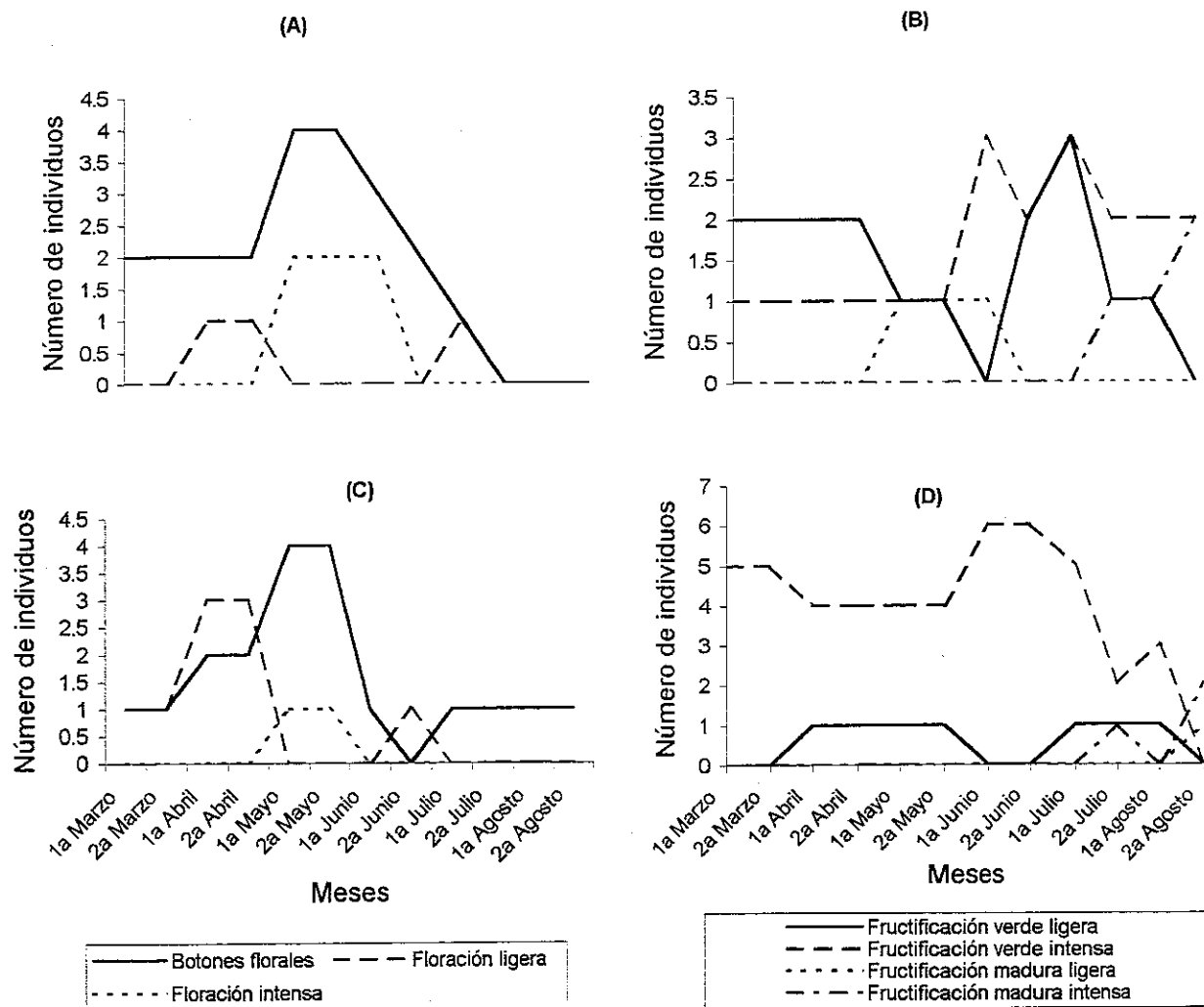


FIGURA 7. Calendario fenológico de *C. montana* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

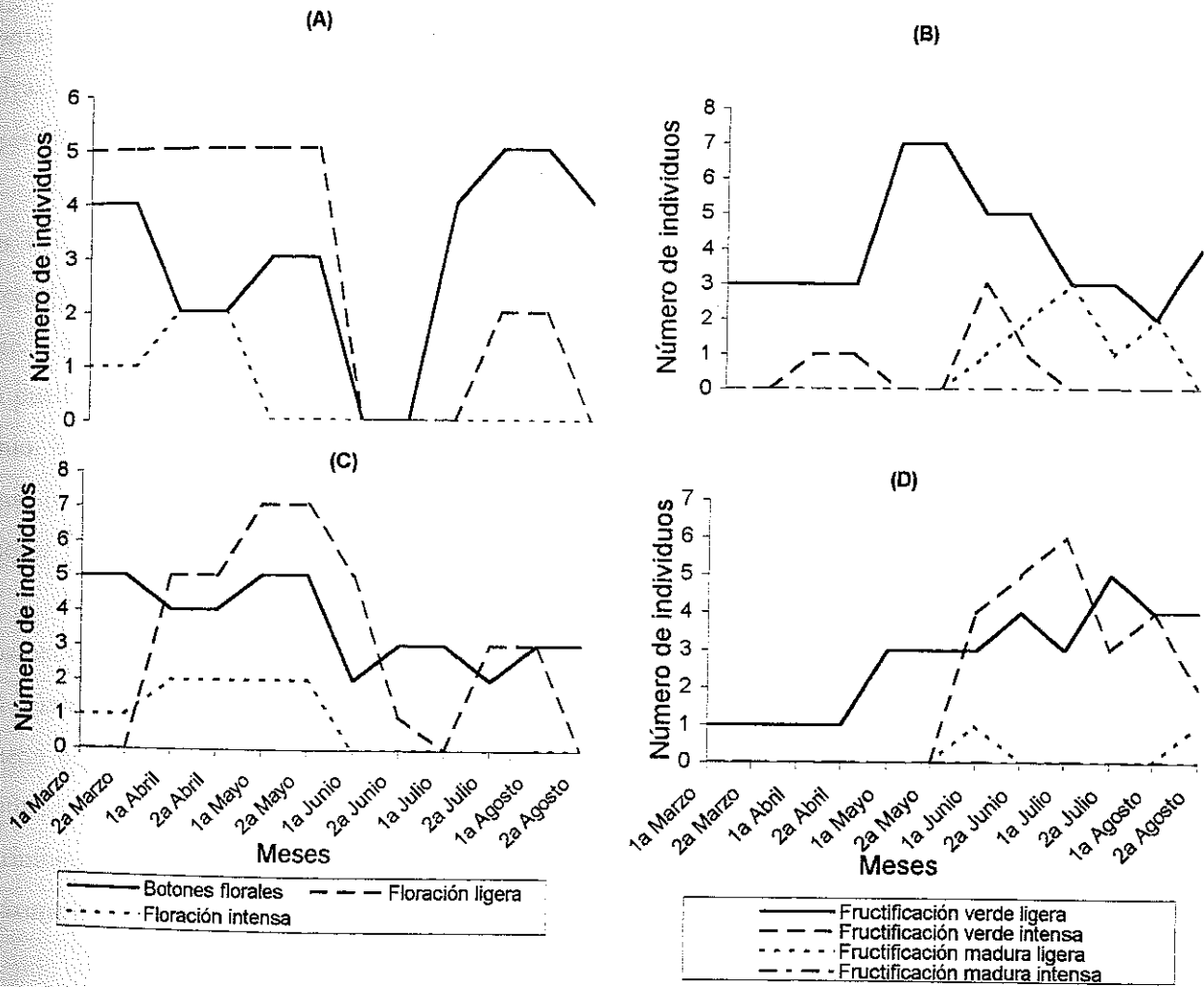


FIGURA 8. Calendario fenológico de *M. simplex* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

De forma general se puede observar que el comportamiento fenológico de la familia sigue el mismo patrón en los dos bosques, aunque *C. montana* presenta ciertas diferencias en cuanto a la fructificación, en lo que se refiere al tiempo de ocurrencia de esa etapa reproductiva.

C. epiphytica presentaba aproximadamente 3 individuos con floración ligera en el mes de marzo para ambos bosques, a pesar que el pico en La Selva se verificó un mes después (en abril) con 5 individuos (Figura 6). En cuanto a la floración intensa se verificó un número máximo de 10 plantas en el mes de mayo en Tirimbina, y de 8 plantas en la primera semana de junio en La Selva. Se puede especular que a pesar que en la Tirimbina hay un desarrollo más temprano de las fases fenológicas, por lo general el comportamiento es muy similar en los dos bosques.

En Tirimbina se verificó dos picos de fructificación verde, el primer en mayo en el cual 3 plantas presentaban esta fase y el segundo en la segunda semana de julio con cerca de 7 individuos en esta fase. A su vez, La Selva presentó apenas un pico de 5 individuos en la primera semana de junio. Se puede percibir que hay un máximo de fructificación verde intensa en la segunda semana de junio. En cuanto a la maduración intensa de los frutos nótese el pico en la primera semana de junio (en la Tirimbina con 4 plantas) y en la segunda semana del mismo mes (en La Selva con apenas 1 individuo).

Las ocurrencias fenológicas de *C. montana* (Figura 7) muestran que en ambos bosques se verificó un número máximo de 4 individuos en botones florales en el mes de mayo. Por otro lado se puede percibir que la floración ligera tuvo comportamientos similares en los bosques con el número máximo de individuos en abril (solamente 1 en la Tirimbina y 3 en La Selva), aunque en Tirimbina volvió a subir a 1 planta en la primera semana de julio. La floración intensa presentó el máximo en mayo, a pesar de tan solo 2 plantas en Tirimbina y 1 en La selva alcanzaron esta fase.

La fructificación *C. montana* es difícil de discutir. Con todo se puede destacar el hecho que el pico en Tirimbina (3 individuos) corresponde, en términos de tiempo, con el de La Selva (cerca de 6 individuos) y que se verificó en junio. Por otro lado, la maduración en Tirimbina ocurrió, mientras que en La Selva no se presentó esta etapa.

De acuerdo a los calendarios para *M. simplex* (Figura 8) se puede percibir que la fase inicial, la de botones florales, presentó su pico en marzo (cuando inició la investigación) con 4 y 5 individuos respectivamente en Tirimbina y La Selva, luego se redujo en el primer sitio para volver a subir a 5 individuos en julio. La etapa de floración ligera presentó un punto máximo entre marzo y mayo en la Tirimbina con 5 individuos, mientras que en La Selva el pico se dió en mayo con el 70% de plantas en floración ligera. A su vez, la floración más intensa solo se presentó en los dos bosques al inicio de la investigación y con solo dos individuos.

La fructificación verde ligera de *M. simplex*, presentó un número máximo de 70% de plantas en mayo (en Tirimbina) y del 50% de las plantas en la segunda semana de julio (en La Selva). El comportamiento en cuanto a la fructificación verde intensa muestra un pico de 6 individuos en la primera semana de julio para Tirimbina y de 3 plantas en la primera semana de junio en La Selva y la maduración en meses diferentes aunque concentrados entre junio y julio.

Los resultados encontrados para esta familia concuerdan con los de Rincón (1997) que estudió especies del sotobosque en floración, en La Tirimbina y verificó que algunas especies del género *Clidemia* y las especies *C. montana* y *M. simplex* se encontraban en floración entre los meses de abril y julio. Con todo, el autor no refiere la especie *C. epiphytica* en su estudio. Por otro lado, Renner (1989) refiriendo estudios de fenología de la familia Melastomataceae indica que floración episódica de corta duración fue observada en algunas especies arborescentes del género *Miconia*, mientras que períodos largos de floración pueden ser encontrados en arbustos, herbáceas y epífitas de esta familia. De acuerdo a los resultados de los 6 meses de estudio y comparando las 3 especies de esta familia (Figuras 6 a 8) se puede observar que ellas no presentaron grandes contrastes en cuanto a la duración de la floración (para las 3 duró entre 4 a 6 meses). Esto significa que los resultados encontrados no están de acuerdo con los presentados por Renner (1989), pero, una vez más, la brevedad de este estudio puede haber influenciado esta diferencia.

Finalmente se analizará el comportamiento fenológico de la familia Rubiaceae (Figuras 9 a 11). Al igual que las otras familias no existen diferencias sobresalientes entre los bosques con algunas diferencias para *P. elata*.

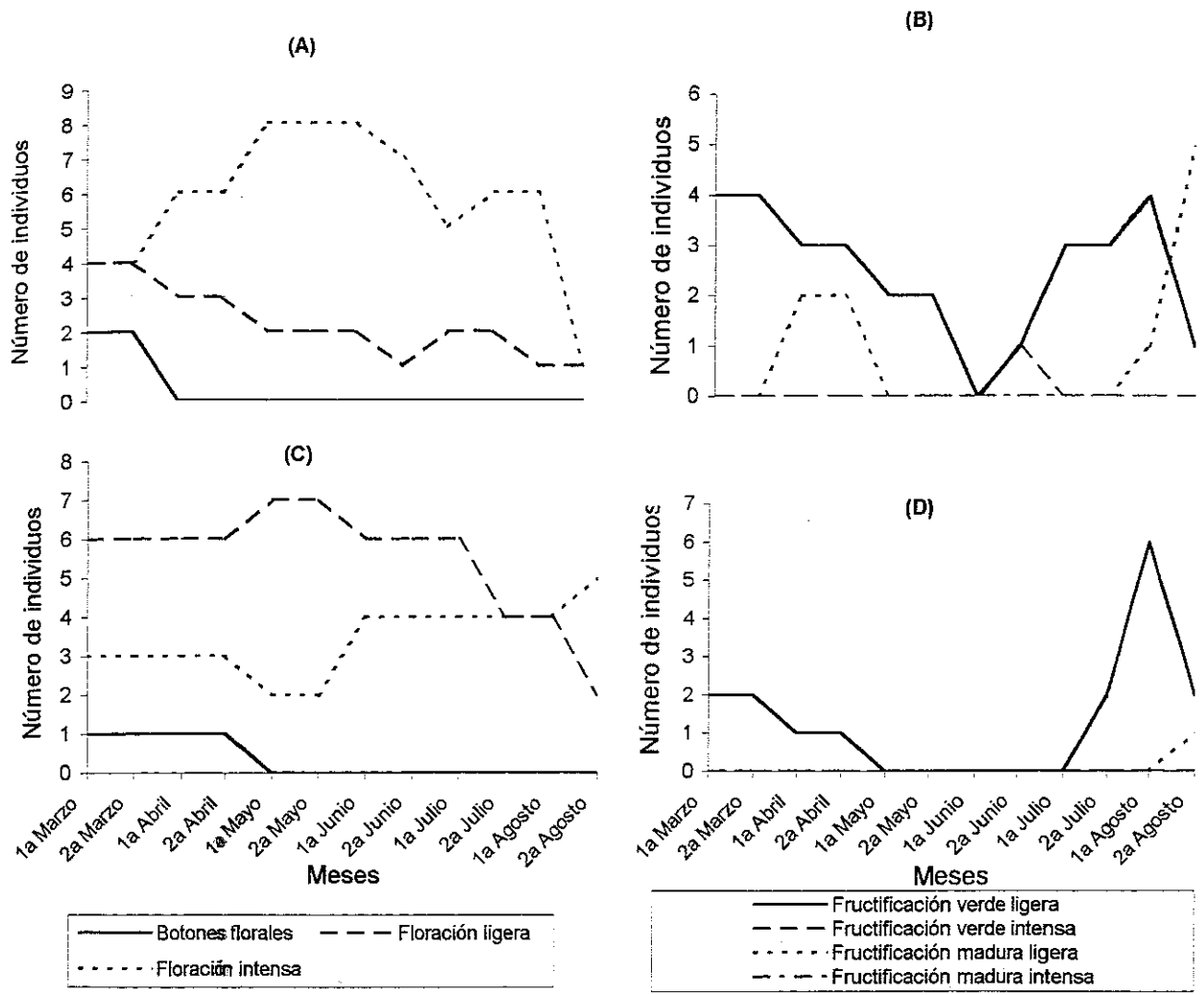


FIGURA 9. Calendario fenológico de *P. elata* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

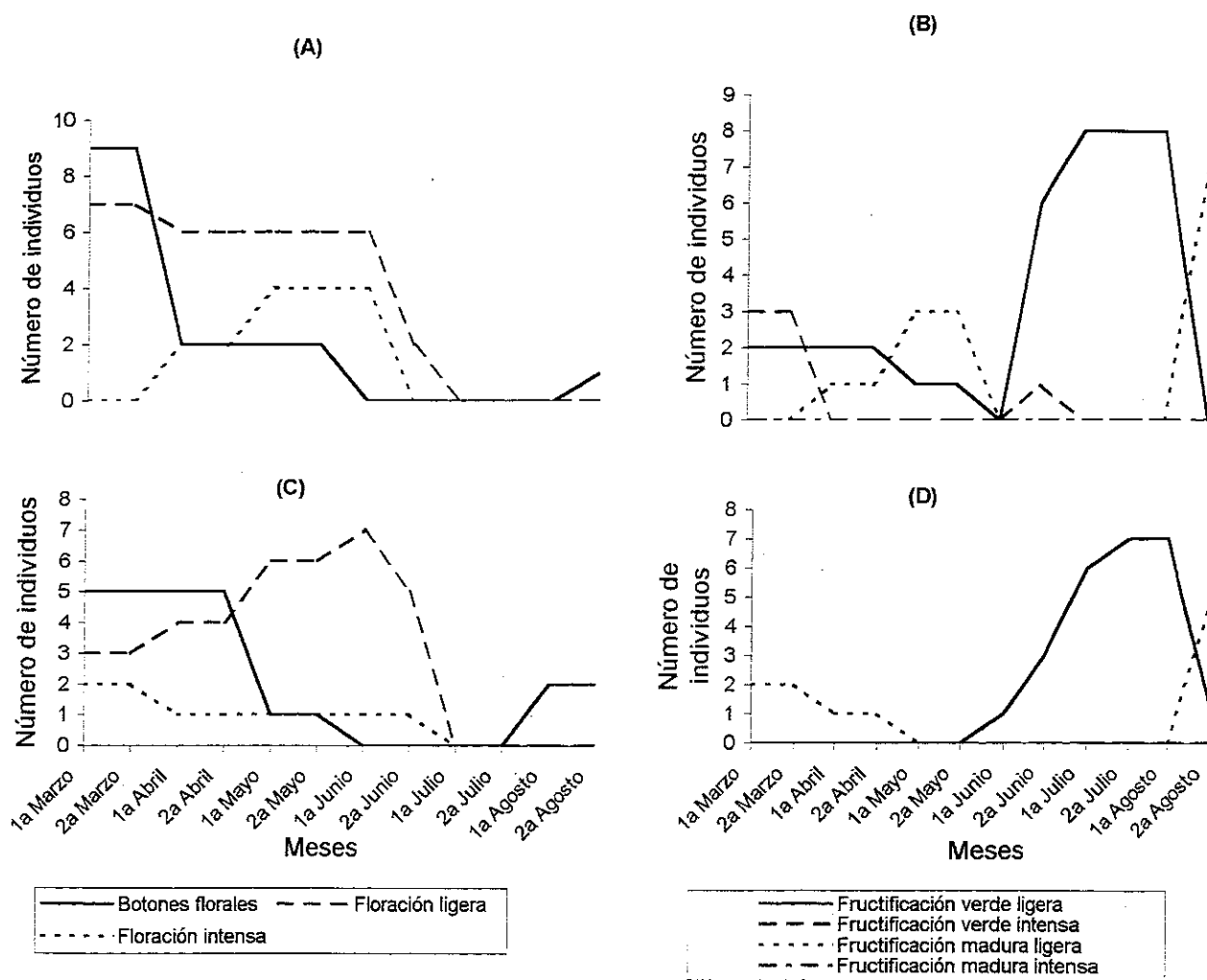


FIGURA 10. Calendario fenológico de *P. glomerulata* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

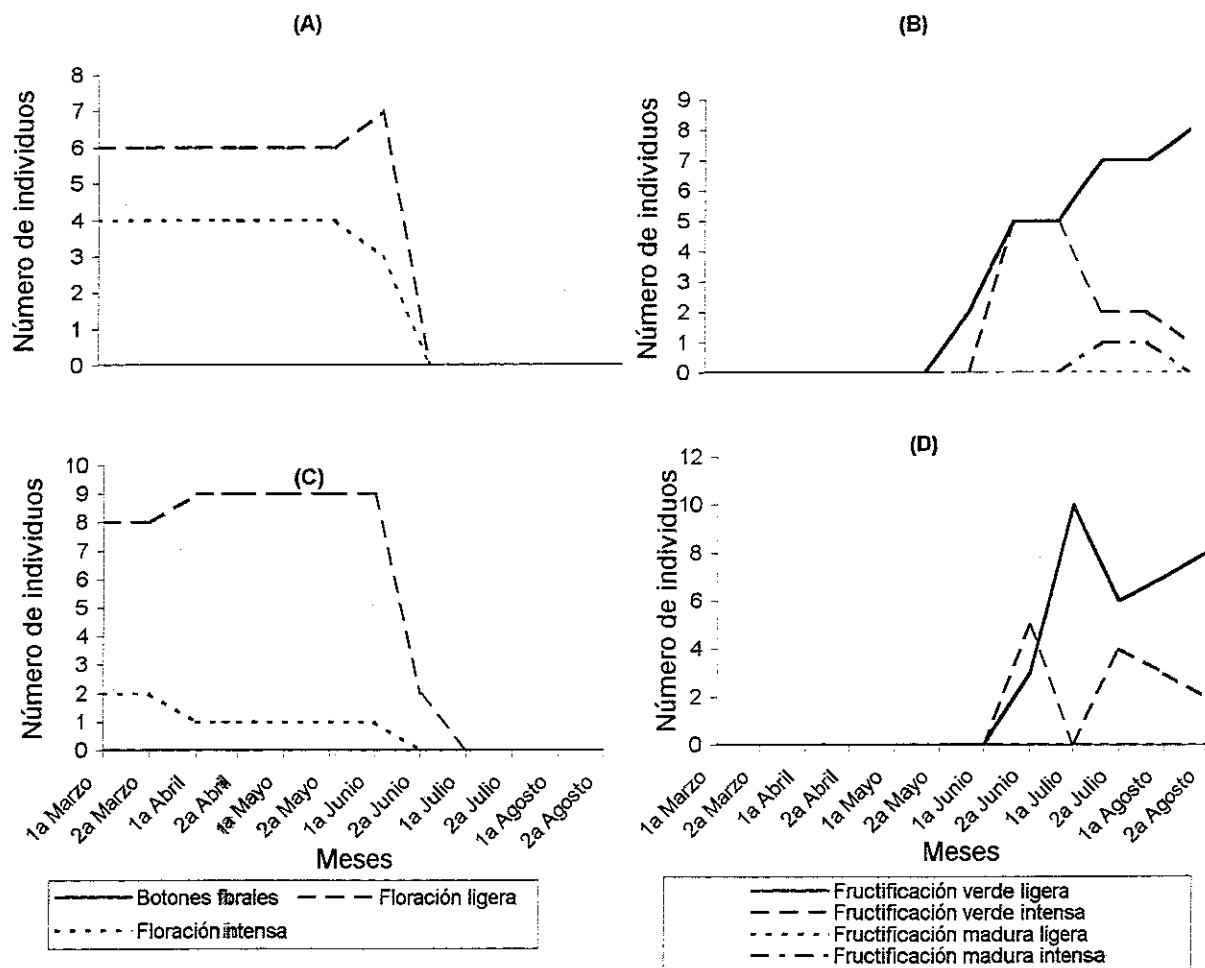


FIGURA 11. Calendario fenológico de *P. suerrensis* en La Tirimbina (floración-A y fructificación-B) y La Selva (floración-C y fructificación-D)

El calendario fenológico de *P. elata* (Figura 9) muestra que la especie presenta comportamientos ligeramente diferentes entre los dos bosques. Por ejemplo, mientras hay muchos individuos en floración ligera en mayo, en La Selva (aproximadamente el 70% del total de individuos), en la Tirimbina solamente 2 plantas se encontraban en esa fase en el mismo mes. En cuanto a la floración intensa se puede percibir que la Tirimbina presentó en su mes pico (entre mayo y junio) el doble de individuos (8 plantas) que La Selva. Por otro lado, al final de agosto en la Tirimbina solamente 1 individuo presentaba floración intensa, mientras que La Selva presentaba aproximadamente el 50% de las plantas en ese estadio.

En cuanto a la fructificación verde ligera se verificaron dos picos, el primero en marzo (en ese mes la Tirimbina presenta el doble de los individuos que la Selva) y el segundo en la primera semana de agosto cuando la Tirimbina presentó el 40% de plantas y La Selva cerca del 60%. Nótese que hubo un cierto grado de maduración (fructificación madura ligera) en la Tirimbina en el mes de abril, mientras que en La Selva solamente un individuo maduró ligeramente al final de la investigación.

De acuerdo al calendario fenológico de *P. glomerulata* (Figura 10) se puede percibir que cuando empezó el estudio, en marzo, había un número máximo de plantas en botones florales (9 en la Tirimbina y 5 en La Selva). En agosto empezó una nueva producción de botones florales y la floración ligera mostró un pico en marzo en la Tirimbina con 7 plantas, mientras que La Selva presentó su pico de también 7 plantas en la primera semana de junio. Con todo nótese que en junio Tirimbina todavía mostraba un número considerable de individuos en floración, cerca de 6, por lo que se puede considerar que el comportamiento no es muy diferente. La floración intensa en Tirimbina tiene un pico de 4 individuos entre mayo y junio, mientras que en La Selva el pico fue de apenas 2 plantas en marzo.

El pico de fructificación verde ligera se verificó en los dos bosques entre la primera semana de julio y la primera semana de agosto. La maduración ligera presentó picos similares de 6 y 5 individuos, respectivamente en Tirimbina y La Selva al final de agosto. Con todo cabe notar que en Tirimbina hay una cierta maduración (aproximadamente 3 plantas) en mayo, y La Selva también presenta 2 individuos con pocos frutos maduros pero en el mes de marzo.

Finalmente, a partir del comportamiento fenológico de *P. suerrensii* en los dos bosques (Figura 11) se puede percibir que cuando empezó la investigación ya la especie había pasado la fase de botones florales. Por otro lado, hay un pico de floración ligera en la primera semana de junio, en los dos bosques con aproximadamente el 70% de plantas en la Tirimbina y el 90% en La Selva. Cuando inició el estudio Tirimbina presentaba el doble de plantas con floración intensa (4) que La Selva.

La fructificación verde ligera se comportó diferente en los dos bosques, ya que La Selva tuvo su pico en la primera semana de julio. Se puede observar que la fructificación tiene un pico de 10 individuos en La Selva en julio, mientras que en Tirimbina solamente al final de Agosto y de cerca de 8 individuos. También, en Tirimbina hubo maduración de frutos (solamente 1 individuo en julio) mientras que en La Selva no.

Comparando los resultados obtenidos con los de Rincón (1997) el cual encontró que las 3 especies estudiadas de esta familia estaban en floración entre abril y agosto en La Tirimbina, se puede decir que hay cierta correspondencia entre los dos estudios.

4.2. Producción Total de inflorescencias en botones, Inflorescencias en flor e Infrutescencias verdes y maduras

En esta Sección se presentan los resultados de la producción total por planta de inflorescencias en botones, inflorescencias en flor e infrutescencias verdes y maduras, por especie y por bosque, a través de las medianas, rangos y la prueba estadística de comparación (Cuadro 5).

CUADRO 5. Medianas del total (los valores entre paréntesis representan los rangos observados) y prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$) de inflorescencias en botones (infl. en botón), inflorescencias en flor (infl. en flor), infrutescencias verdes (infrut. verdes) e infrutescencias maduras (infrut. maduras)

Especie	Infl. en botón		Infl. en flor		Infrut. Verdes		Infrut. maduras		Signif. N	
	Ti	Ls	Ti	Ls	Ti	Ls	Ti	Ls		
<i>A. martiana</i>	1 (0-9)	2 (0-19)	13 (0-16)	1 (0-24)	0 (0)	0(0)	0(0)	0(0)	-	10
<i>G. congesta</i>	18 (9-30)	34(24-54)	3 (0-10)	12 (0-17)	0 (0-5)	0 (0-9)	0(0)	0(0-1)	ns	10
<i>P. decurrens</i>	0 (0-5)	0 (0-3)	0 (0-12)	3 (0-9)	9 (0-14)	0 (0)	0(0-2)	0(0)	-	7
<i>C. epiphytica</i>	0 (0-20)	0(0)	0(0-512)	29(0-454)	0(0-0.7)	0(0-0.22)	0(0-0.47)	0(0-0.2)	ns	10
<i>C. montana</i>	11 (0-21)	0 (0-10)	0 (0-65)	1 (0-22)	0.3 (0.2-0.3)	0.5(0-0.7)	0.13(0-0.3)	0.05(0-0.34)	ns	7
<i>M. simplex</i>	10 (0-42)	5 (0-11)	8 (0-35)	10 (0-80)	0.07 (0.01-0.4)	0.3(0-0.5)	0.01 (0-0.09)	0.0006(0-1.1)	ns	10
<i>P. elata</i>	0(0-23)	0(0)	126(59-198)	99(53-152)	0.03(0-0.06)	0.01 (0-0.05)	0 (0-0.06)	0 (0-0.005)	ns	10
<i>P. glomerulata</i>	0 (0-22)	0 (0-4)	3 (0-53)	24 (0-35)	7 (0-37)	5 (0-21)	0(0-25)	0(0-11)	ns	10
<i>P. suerrensis</i>	0	0	0(0-148)	5 (0-82)	91(0-131)	58 (0-72)	0(0-45)	0(0)	*	10

Ti= Bosque de Tirimbina

Ls= Bosque de La Selva

Signif: * ($p < 0.05$)

** ($p < 0.01$)

*** ($p < 0.001$)

ns - no significativo

De acuerdo a los resultados presentados (Cuadro 5 y Figuras 14 a 22 presentadas en el Anexo 1) se puede percibir que en general hubo una producción no muy alta de inflorescencias en botones, inflorescencias en flores y de infrutescencias (verdes y maduras), a pesar que no se encontró datos en la bibliografía para hacer la comparación y decidir hasta que punto cada especie produjo más o menos que lo normal. Observando los rangos se ve que estos son altos, lo que significa una gran variabilidad de los resultados.

Con relación a la producción de inflorescencias con botones florales se puede observar que solo *G. congesta* presentó diferencias altamente significativas ($p < 0.05$) entre los dos bosques, con producción superior en La Selva (mediana de 34).

En cuanto a inflorescencias en flor, por lo general La Selva presentó valores de la mediana más altos que la Tirimbina, pero no hay diferencias estadísticas, excepto para *G. congesta* que presentó medianas significativamente superiores en la Selva (mediana de 12 y rango de 0-17) con relación a la Tirimbina (mediana 3 y rango entre 0 y 10). En cuanto a la producción de infrutescencias verdes la Tirimbina presentó valores relativamente superiores a los de La Selva, pero solamente se encontró diferencias estadísticas en *C. montana*. La producción de infrutescencias maduras fue también muy baja en los dos bosques y con diferencias estadísticas significativas solo para *P. suerrensis* (con medianas de cero en los dos bosques, pero con un rango entre 0 y 45 en La Tirimbina y de cero en La Selva). Para *P. decurrens* no fue aplicada la prueba estadística ya que todas las inflorescencias en La Selva secaron, de tal forma que al hacer una comparación, las diferencias encontradas se deben a ese motivo.

Las especies *A. martiana*, *C. montana*, *P. decurrens* y *P. suerrensis* presentan valores bajos en ambos bosques, mientras que *P. elata* presentó valores altos en los dos bosques, con medianas de 126 (59-198) y 99 (53-156) en La Tirimbina y La Selva respectivamente. A su vez, *G. congesta*, presentó más baja producción de inflorescencias en La Tirimbina (con mediana de 3) que en La Selva (con valor de mediana de 12), con diferencias significativas entre los dos bosques ($p < 0.05$). Estas diferencias se deben principalmente a que en La Tirimbina se verificó herbivoría al nivel de botones florales (nótese de los 18 botones producidos solamente 3 llegaron a la fase de inflorescencia). Para esta especie la diferencia entre bosque desaparece cuando se pasa de la fase

En cuanto a la fructificación verde se pueden agrupar las especies en 2 grupos, las que presentaron medianas de cero pero con alguna variación (*G. congesta* y *C. epiphytic*, no se incluye en ese grupo *A. martiana* ya que esta especie no llega a fructificar durante los 6 meses) y las especies que si presentaron una mediana superior a cero, a pesar que en general la producción fue baja. Es importante resaltar la especie, *P. suerrensis* que si presentó una producción considerable de infrutescencias verdes en los dos bosques (mediana de 91 y rango entre 0 y 131 y mediana de 58 con rangos entre 0 y 72, en Tirimbina y La Selva, respectivamente). *C. montana* también presentó valores considerables de infrutescencias verdes (el 30% para Tirimbina y el 50% en la Selva). Además se encontró diferencias estadísticas significativas para esa especie. En el caso de *P. decurrens* las diferencias se deben a que en La Selva las inflorescencias normalmente se secaron antes de llegar a esta fase, por lo que los valores presentados son de cero.

Con relación a la maduración de los frutos hay que referir que en general la producción fue muy baja (*C. montana* con 0.13 en Tirimbina y 0.05 en La Selva y *M. simplex* con medianas de 0.01 y 0.006, respectivamente en Tirimbina y La Selva). Esto se debe a que muy pocas plantas de cada especie llegaron a la fase de maduración, principalmente por cuestiones de desaparición de las inflorescencias (esos son los casos de *C. montana*, *M. simplex*, *P. glomerulata*, *P. suerrensis* y *P. elata*). Otra causa de la ausencia de maduración fue que los frutos secaron (como en *P. decurrens* en La Selva).

4.3. Éxito reproductivo y comparación entre bosques

En esta sección se refiere a las inflorescencias seleccionadas en cada planta y se presentan las proporciones de estas inflorescencias que no fructificaron porque no completaron el ciclo fenológico al final de los 6 meses, infrutescencias que desaparecieron y que secaron (Cuadro 6). Además, se presentan las medianas y rangos de la proporción de flores que llegaron a frutos en las inflorescencias seleccionadas para cada planta de las especies estudiadas y, también los resultados de la prueba estadística de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) para la comparación entre bosques (Cuadro 7 y Figuras 21 a 28 en el Anexo 2).

CUADRO 6. Medianas (rangos entre paréntesis) y prueba de Kuskal-Wallis ($p < 0.05$) para comparación entre bosques de la proporción de inflorescencias que no fructificaron, infrutescencias que desaparecieron y que secaron.

Especie	No fructificadas		Desaparecidas		Secas		Signif.	N
	Ti	Ls	Ti	Ls	Ti	Ls		
<i>A. martiana</i>	1 (0-1)	1 (0-1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	-	10
<i>G. congesta</i>	0.8 (0-1)	0.75 (0-1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	-	10
<i>P. decurrens</i>	0.50 (0-0.5)	0.5 (0-0.5)	0.5 (0-0.5)	0 (0)	0 (0)	0.5 (0-0.5)	*	7
<i>C. epiphytica</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0-0.5)	0 (0)	0.25 (0-0.75)	0 (0-1)	ns	10
<i>C. montana</i>	0 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-0.25)	0 (0-1)	0 (0)	0 (0)	-	7
<i>M. simplex</i>	0.25 (0-1)	0 (0-1)	0.25 (0-1)	0 (0-1)	0 (0)	0 (0)	-	10
<i>P. suerrensis</i>	0 (0-0.25)	0 (0-0.75)	0 (0-0.75)	0 (0-0.5)	0 (0)	0 (0)	-	10
<i>P. glomerulata</i>	0.13 (0-0.5)	0.25 (0-1)	0.5 (0-0.5)	0.25 (0-0.75)	0 (0)	0 (0)	-	10
<i>P. elata</i>	0.34 (0-0.75)	0.13 (0-0.75)	0.38 (0-1)	0.5 (0-1)	0 (0)	0 (0)	-	10

Ti - La Tirimbina

Ls - La Selva

Signif.: * ($P < 0.05$)

** ($P < 0.01$)

*** ($P < 0.001$)

ns - no significativo

Se puede observar que la proporción de inflorescencias que no fructificaron porque no cumplieron el ciclo fenológico durante los 6 meses es similar en los bosques como demuestra la prueba estadística ($p > 0.05$), pero la dispersión de los datos es mayor en La Selva. Para la especie *A. martiana* ninguna planta fructificó debido a que no cumplió el ciclo fenológico. Otras especies que presentaron valores considerables de inflorescencias que no fructificaron fueron *P. elata* y *G. congesta*, con mediana de 0.34 (0-0.75) y 0.8 (0-1) en la Tirimbina y de 0.13 (0-0.75) y 0.75 (0-1) en La Selva.

Con relación a la proporción de infrutescencias que desaparecieron, hay que referir que se consideró las infrutescencias como desaparecidas debido a la dificultad de diferenciar entre inflorescencias depredadas o que se cayeron (ya sea por condiciones inherentes a la misma planta o por condiciones de precipitación elevada), por lo que se podría recomendar un estudio de depredación de estas especies para conocer exactamente el destino de las inflorescencias que desaparecen. En La Selva, en general, esta proporción es cero, o sea, que pocas son las plantas que no fructificaron debido a este factor. Con todo, para *P. elata* el porcentaje de infrutescencias desaparecidas (comidas o caídas) en Tirimbina fue de 38% y en La Selva fue de 50%, lo que permite afirmar que la fructificación en estos bosques estuvo influenciada principalmente por la desaparición de las infrutescencias. Esto puede justificar el bajo éxito reproductivo de esta especie en los dos bosques (ver Cuadro 7). Para las especies *C. epiphytica*, *P. decurrens* y *P. suerrensis* fueron observadas diferencias estadísticas significativas ($P < 0.05$) entre los dos bosques con relación al número de infrutescencias desaparecidas. Para las mismas 3 especies, en La Selva no se registró desaparición de infrutescencias (medianas de 0 para las 3 especies) mientras que en Tirimbina sí (mediana cero pero con variación entre 0 y 0.5 para *C. epiphytica*, de 0.5 y rango de 0 a 0.5 para *P. decurrens* y finalmente 0 y variación entre 0 y 0.75 para *P. suerrensis*). Eso no sería de esperar ya que La Selva por su condición de menor grado de aislamiento, debería tener mayor ocurrencia de fauna y por ende mayor depredación de inflorescencias. Con todo, como no fue evaluada la depredación no se puede concluir cual es el motivo de la desaparición de las inflorescencias.

En cuanto a la proporción de infrutescencias secas se puede percibir que solo *C. epiphytica* presentó en los dos bosques, habiendo plantas de esta especie en las cuales todas las inflorescencias secaron. El hecho que secaron las inflorescencias tiene efecto en el éxito reproductivo de la especie ya que puede indicar problemas de origen genético (fertilización), además de ser un indicador de que la polinización (grado de visitación) de esta especie puede ser afectada debido a la intervención al bosque a través de

la limitación de alguno de los recursos indispensables para la reproducción (principalmente hidratos de carbono). Otra especie que fue afectada es *P. decurrens*, pero solamente en La Selva. Lo que pasó en este bosque fue que las inflorescencias fructificaron, pero los frutos se secaron. Esto puede indicar una falta de fertilización de los mismos, o sea, problemas genéticos de la especie. Hay que referir que en la Tirimbina hubo una cantidad considerable de frutos que iban secando antes de madurar, pero de forma esporádica y las inflorescencias seguían enteras con algunos pocos frutos desarrollando (vea Cuadro 7 para el éxito reproductivo).

CUADRO 7. Medianas (rangos entre paréntesis) y prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) para comparación entre bosques, de la proporción de flores por planta que produjo frutos de estudio

Especie	Mediana		Signifi ($p < 0.05$)
	Tirimbina	La Selva	
<i>G. congesta</i>	0 (0-0.07)	0 (0-0.05)	ns
<i>P. decurrens</i>	0.02 (0-0.10)	0 (0)	-
<i>C. epiphytica</i>	0.46 (0-0.70)	0.36 (0-0.97)	ns
<i>C. montana</i>	0.67 (0-0.91)	0.64 (0-0.96)	ns
<i>M. simplex</i>	0.50 (0-0.95)	0.77 (0-1)	ns
<i>P. elata</i>	0.13 (0-0.26)	0 (0-0.17)	*
<i>P. suerrensis</i>	0.16 (0.51)	0.22 (0.47)	ns
<i>P. glomerulata</i>	0.27 (0.58)	0.13 (0.58)	ns

Se puede observar (Cuadro 7) que las especies de la familia Melastomataceae presentan valores considerables de éxito reproductivo. Por ejemplo, *M. simplex* presentan valores altos de éxito, con un máximo de 0.77 en La Selva (pero nótese que el valor máximo del rango alcanza el 1, o sea, algunas plantas tuvieron el 100% de flores que llegaron a frutos). De acuerdo a Renner (1989) esta familia se caracteriza por poseer apomixis (un tipo de reproducción asexual, remítase a la sección 2.2.2 para ver definición) la cual permite la reproducción de las especies aunque falten los polinizadores. Esto puede ser una ventaja en las condiciones del bosque intervenido en el cual muchas de las condiciones creadas pueden afectar el comportamiento y abundancia de los polinizadores. *C. epiphytica* presentó un éxito razonable considerando que gran parte de las

infrutescencias, principalmente en La Selva, secaron. Con todo, debido a la gran cantidad de flores producidas por esta especie, el efecto del secado no es notable a este nivel.

A pesar que *G. congesta* presentó medianas de cero para los dos bosques, cuando terminó la investigación algunas pocas plantas habían empezado la fructificación, lo que puede ser verificado por los rangos presentados en cada uno de los bosques (0 a 0.07 en Tirimbina y 0 a 0.05 en La Selva). Esto influyó los valores de éxito encontrados para esta especie.

Cunnighan (1996) afirma que el éxito reproductivo depende de varios factores, entre ellos la actividad de los depredadores los cuales reducen la posibilidad de reproducción (en el caso de depredación al nivel de flores) o favorecen la misma (cuando se da al nivel de frutos debido a que pueden participar en la dispersión de semillas); los recursos (principalmente carbohidratos) y, lo que es muy importante, la ocurrencia de agentes polinizadores los cuales pueden ser afectados por las condiciones del sitio. Con relación a este último aspecto, Ghazoul (*s.d.*) afirma que las actividades de manejo del bosque causan cambios ambientales que disminuyen la frecuencia de las visitas de polinizadores, además de cambiar las distribuciones florales y consecuentemente la transferencia de polen. Por otro lado, hay que considerar que las especies estudiadas no poseen polinizadores específicos, por lo que el hecho que los bosques poseen diferentes grados de intervención y aislamiento – pudiendo esto ocasionar que las condiciones microclimáticas sean diferentes entre bosques-, no afecta el éxito reproductivo de las especies estudiadas. Además, según Rincón (1997) las especies de abejas (los principales polinizadores de las especies estudiadas) encontradas en el bosque de Tirimbina no son diferentes de las reportadas en el sotobosque de un bosque primario no intervenido. En el caso de los bosques de estudio, se puede especular que el factor de mayor influencia sobre los resultados del éxito reproductivo fue el hecho que muchas inflorescencias no terminaron el ciclo fenológico. De acuerdo a observaciones personales en el campo, *P. elata* y *P. glomerulata*, tuvieron el éxito afectado principalmente por la desaparición de las inflorescencias.

De acuerdo a los resultados estadísticos se puede percibir que, en general, no existen diferencias significativas entre bosques en cuanto a la proporción de flores alcanzaron la fructificación (Cuadro 7 y Figuras 21 a 28 en el Anexo 2). La excepción va para *P. elata* ($p < 0.05$), en la cual si

hubo diferencias estadísticas significativas. Esto se puede deber al hecho que en La Selva esta especie no fructificó, por las razones presentadas anteriormente.

Se puede especular que no hay diferencia entre bosques debido al hecho que ya pasaron varios años después de la intervención por lo que los bosques tuvieron el tiempo de recuperar las condiciones de sotobosque y/o de permitir que nuevos polinizadores se adapten a las nuevas condiciones. Si el estudio se llevara a cabo unos pocos años después de la intervención posiblemente se encontrarían diferencias.

Aizen y Feinsinger (1994) afirman que si bien es seguro que la alteración de las condiciones del bosque afectan la polinización y el éxito reproductivo, la forma como se da el cambio varía de acuerdo a la especie (animal o vegetal). Esto puede llevar a pensar que la falta de diferencias entre los bosques se debe a respuestas diferentes de los organismos involucrados en la relación.

Excepto para *P. elata*, no se puede aceptar la hipótesis inicial que los grados de intervención y aislamiento de los dos bosques influyen diferente en el éxito reproductivo de las especies de estudio. En este sentido, para las especies estudiadas y bajo las condiciones de estos bosques existen evidencias que la interacción planta-polinizador no fue afectada, o si lo fue, debido al tiempo que tienen de haber sido intervenidos, ya la relación fue restablecida.

4.4. Correlación entre el grado de iluminación y la producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes y maduras y el éxito reproductivo

En la presente sección se presenta la distribución del número de plantas por clase de iluminación, tomando los datos de los dos bosques como un grupo único (Cuadro 8 en el Anexo 3). Así mismo, se analiza los coeficientes de Pearson para evaluar la correlación entre la luz y producción total de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor, infrutescencias verdes y maduras, como también la relación del éxito reproductivo con el grado de iluminación (Cuadro 9 en el Anexo 3).

A pesar que hay una cierta concentración de las plantas en ciertas clases lumínicas (entre 1 y 2,5, que representan niveles bajos de iluminación, ver Cuadro 8 en Anexo 3), por lo general hay una adecuada representación en las otras clases, por lo cual es posible correlacionar variables fenológicas y de éxito reproductivo con el grado de iluminación en que se encuentran las especies.

Con relación a los coeficientes de correlación de Pearson para comparar las variables grado de iluminación y la producción de inflorescencias en botón, inflorescencias en flor y infrutescencias verdes y maduras son en general, muy bajos y no significativos (ver Cuadro 9 en el Anexo 3). Eso dice que al nivel de significancia utilizado (0.05) hay una probabilidad muy baja de que las variables estén correlacionadas. Se puede entonces afirmar que, aparte de algunas excepciones, hay otro factor influenciando el éxito reproductivo que no sea la iluminación. Con todo, de acuerdo a Cunningham (1996) y Wright (1995) el grado de iluminación, principalmente para especies del sotobosque, es un factor que tiene mucha importancia y que afecta mucho la reproducción de las especies, o sea que en lugares con mucha iluminación se espera una mayor producción de flores y frutos.

En general, se puede destacar el caso de *A. martiana*, con relación a la producción de inflorescencias con botones florales la cual presenta un coeficiente altamente significativo. También, *P. elata* en la producción de inflorescencias en flor, *M. simplex* en la producción de infrutescencias verdes, *C. montana* en la producción de infrutescencias maduras.

En general se puede decir que las especies en estudio no se relacionan con la iluminación en cuanto al éxito reproductivo (Cuadro 9 en el Anexo 3). O sea, que la proporción de flores que llega a frutos es influenciada por otro factor (climático, genético u otro) pero no de la iluminación. La excepción va para *P. suerrensis* la cual presenta un coeficiente de correlación alto ($R=0.63$) y altamente significativo ($p < 0.05$). De acuerdo a Stone (1995) el éxito reproductivo de las especies de la familia Rubiaceae, a la cual pertenece *P. suerrensis*, depende entre otros factores del ambiente lumínico. En general, se esperaría que para las otras especies, las correlaciones entre el grado de iluminación y el éxito reproductivo fueran altas.

4.5. Entomofauna diurna visitante

Debido a que la visitación diurna de insectos a las especies estudiadas fue baja y algunos casos, nula, en esta sección apenas se hará una descripción muy general. De hecho, todas las especies de la familia Melastomataceae y *P. suerrensis* y *P. glomerulata* ya habían pasado el período de floración intensa cuando se inició la investigación. Con relación a las palmas, *P. decurrens* presentaba floración intensa, mientras que las otras dos no llegaron a florecer intensamente durante los 6 meses. Por otro lado, el esfuerzo de muestreo (un día en cada quincena) puede ser considerado bajo y, además la elección del día de colecta no siempre fue la mejor en el sentido que algunas veces la colecta se hizo en día no soleados (que es lo más recomendable para este tipo de colectas y observaciones). Esos aspectos parecen ser los motivos de la falta de visitación.

P. decurrens, en La Tirimbina, fue visitada por el mismo tipo de insectos en los dos bosques y la distribución de la visitación a lo largo del tiempo fue también muy similar. Los grupos de insectos que visitaron con más frecuencia las flores de esta especie fueron principalmente abejas Apidae (Meliponini) y se concentraron en los meses de abril y junio. La abeja africanizada *Apis mellifera* concentrada principalmente en abril y junio y la familia Halictidae (Hymenóptera) entre los meses de mayo y junio. Todos ellos presentaron 6 individuos. Otros grupos que también visitaron *P. decurrens* fueron, Calliphoridae (Díptera), Curculionidae (Coleóptera), Syrphidae - Díptera (*S. Ocyptamus* y *S. salpigongas*), Nitidulidae (Coleóptera) y las hormigas bala (*Paraponera calavata*). Los resultados obtenidos concuerdan con los de Rincón (1997) el cual estudió especies de abejas que visitan el sotobosque en La Tirimbina y encontró que esta especie fue visitada por más de 20 especies de abejas principalmente halictidos y trigonas. A su vez, Ervik y Bernal (1996) que estudiaron la misma palma en la costa pacífica de Colombia y encontraron que los principales polinizadores en términos de número de individuos son las abejas. Con relación a las abejas demostraron que los halictidos y trigonas son polinizadores eficientes de esta palma. Bullock (1981) estudió la visitación de *P. decurrens* en Costa Rica entre diciembre y septiembre y encontró que los principales visitantes fueron las abejas *Trigona*, *Neocarynura* y *Lasioglossum* y una especie no identificada de Halictidae (Hymenóptera). En cuanto al comportamiento de las especies de abejas se observó que casi todas colectaban polen, además el pico de visitación durante el día es entre las 9 y las 11 de la mañana.

Las otras palmas (*A. martiana* y *G. congesta*) presentaron grados de visitación muy bajos. Por ejemplo, en *A. martiana* se encontró pocos individuos de Apidae (Hymenóptera) y algunas moscas Syrphidae (Díptera). Rincón (1997) afirma que el principal grupo de abejas visitantes de estas especies es al igual que *P. decurrens*, los pertenecientes a los halictidos y trigonas. El autor encontró también menor visitación en *G. congesta* y *A. martiana* comparando con *P. decurrens*.

Como fue explicado al inicio, la visitación de las melastomataceas fue muy baja y se concentró solamente en La Selva, mientras que en la Tirimbina no se registró visitación. *C. epiphytica* fue visitado por apenas 1 individuo de Formicidae (*Pachycondyla*), uno de Chrysomelidae (Coleóptera) en marzo y uno de Mordellidae (Coleóptera), en abril. A su vez, *M. simplex* fue visitada por un individuo de Elateridae (Coleóptera) y un de Formicidae (*Camponotus*) y por dos no identificados. Rincón (1997) afirma que son importantes para estas especies las abejas sin aguijón. A su vez, Renner (1989) afirma que las abejas son los principales polinizadores de cerca de 120 especies de 31 géneros de esta familia y que hasta la fecha más de 100 especies de abejas fueron reportadas como polinizadores de las melastomataceas (excluyendo las especies de trigonas que visitan pero sacan el polen por vibración, destruyendo las anteras).

Finalmente, las especies de la familia Rubiaceae que tuvieron alguna visitación fueron *P. suerrensis* y *P. glomerulata*, a pesar que solamente *P. elata* presentaba floración intensa. Hay que referir que esta última especie fue visitada principalmente por colibríes. *P. suerrensis* fue visitada por abejas de la familia Apidae (dos individuos) y coleópteros de la familia Lycidae (un individuo) ambos en marzo. Por otro lado *P. glomerulata* fue visitada por un individuo de Chrysomelidae y otro de Ichneumonidae (Hymenóptera) en marzo y un de abejas Apidae en Abril. Rincón (1997) colectó especies de abejas pertenecientes al género *Habralictus* en *P. suerrensis* entre abril y julio. A pesar que el autor reporta floración para *P. glomerulata* y *P. elata* en el período de estudio, no hace referencia a visitación por abejas en estas dos especies.

4.6. Discusión de la metodología

La decisión sobre el número de individuos por especie a utilizar en el estudio estuvo basada en la metodología propuesta por Fournier y Charpentier (1975), para estudios fenológicos de bosques tropicales. Así, se decidió trabajar con un máximo de 10 individuos por especie por bosque. Los autores afirman que en el caso que no sea posible encontrar 10 individuos, se puede reducir la muestra a no menos de 5. En ese sentido, solo se usaron 7 individuos de *P. decurrens* y *C. montana*. La reducción del número de individuos en este tipo de estudios puede tener implicaciones al nivel de la confiabilidad de la información que se pueda obtener principalmente en lo que se refiere a definición de comportamientos fenológicos a nivel poblacional y de especie.

El cambio en la periodicidad de observaciones de 15 días, en la parte inicial del estudio, a una semana, se debió a la necesidad de acompañar el desarrollo de los frutos desde la emergencia hasta la maduración y así poder diferenciar entre frutos abortados y frutos comidos o simplemente desaparecidos. Hay que referir que la diferenciación entre frutos comidos o simplemente caídos resultó difícil por lo que se decidió considerarlos como desaparecidos, para indicar las dos situaciones (comidos y caídos).

La idea inicial de estimar el éxito reproductivo a través de un seguimiento individual de las flores al nivel de las inflorescencias seleccionadas no fue posible. Eso se debió a que cada inflorescencia presenta un gran número de flores y estas son demasiado pequeñas por lo que una marcación individual se volvió poco práctica. En el caso de las palmas se decidió trabajar con una espiga en cada inflorescencia producida, debido a la gran cantidad de espigas por inflorescencia y de flores en cada espiga.

En los casos en que las inflorescencias habían pasado la fase de floración se contó el número de pedúnculos asumiendo que cada uno poseyó en algún momento una flor. En el caso de las palmas, se asumió que en cada fosa hay una flor femenina y dos masculinas, por lo que en los casos que estas no existían se contó como una flor por fosa.

Con relación a la visitación de la entomofauna diurna se encontraron problemas relacionados con la baja visitación y la dificultad de observar el comportamiento de los insectos en las flores debido al tamaño de las mismas. Además, la gran mayoría de las especies vegetales ya había

pasado la floración intensa y el esfuerzo de un día de colecta es bajo lo que puede haber contribuido a que se realizaran pocas observaciones en cuanto a visita de insectos.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- Los datos obtenidos durante los 6 meses de observación no permiten sacar conclusiones acerca del patrón fenológico de las especies. Con todo, se puede concluir que hay una semejanza en el comportamiento fenológico de las especies del sotobosque estudiadas en los dos bosques.
- La producción total de inflorescencias con botones, inflorescencias en flor e infrutescencias verdes y maduras, fue baja y similar en los dos bosques. Se puede especular que las condiciones microclimáticas que se suponía fueran diferentes entre los dos bosques no están afectando la producción total.
- El éxito reproductivo en términos de la proporción de flores que llegan a frutos, fue más bajo para las familias *Arecaceae* y *Rubiaceae* que para la familia *Melastomataceae* que presentó valores considerablemente altos. Estos resultados se deben probablemente al hecho que las melastomatáceas tienen capacidad de reproducirse asexualmente.
- En las condiciones del sotobosque de las áreas de estudio, las diferencias debido a la intervención no afectan significativamente el comportamiento reproductivo de *G. congesta*, *P. decurrens*, *C. epiphytica*, *C. montana*, *M. simplex*, *P. elata*, *P. glomerulata* y *P. suerrensis*.
- Con relación a la especie *A. martiana* no se puede sacar conclusiones en cuanto al éxito reproductivo ya que la especie no cumplió el ciclo fenológico durante los 6 meses.
- *G. congesta* y *P. elata*, presentaron una gran proporción de inflorescencias que no fructificaron por no haber cumplido el ciclo fenológico durante los 6 meses en los dos bosques.
- *P. decurrens* y *P. glomerulata* en la Tirimbina y *P. elata* en los dos bosques presentaron una gran proporción de infrutescencias que desaparecieron (fueron comidas o se cayeron).
- Solamente *P. decurrens* en la Selva y *C. epiphytica* en La Tirimbina mostraron problemas de infrutescencias secas.

- El éxito reproductivo de *G. congesta*, *P. decurrens*, *C. epiphytica*, *C. montana*, *M. simplex*, *P. elata* y *P. glomerulata* en Tirimbina y La Selva no depende del grado de iluminación, y si de algún otro factor que deberá ser investigado.
- El éxito reproductivo de *P. suerrensis* depende del grado de iluminación. Esto indica que en las condiciones de los bosques estudiados la cantidad de luz que llega al sotobosque favorece esta especie en relación al éxito reproductivo.
- En general, las abejas de los grupos halictidos y trigonas son los principales visitantes de *P. decurrens* en los dos bosques. Con relación a las otras especies, no se puede concluir algo sobre los insectos visitantes debido a la falta de información suficiente

De acuerdo a los resultados y conclusiones de este estudio se puede recomendar:

- Estudios de más larga duración (entre 2 a 5 años) para poder sacar conclusiones más concretas sobre patrones fenológico y producción de flores y frutos en años consecutivos.
- Un estudio de viabilidad de semillas a nivel de laboratorio con el propósito de profundizar más aún en lo referente a éxito reproductivo
- Un estudio de herbivoría y dispersión de semillas a fin de averiguar el destino de las inflorescencias y frutos desaparecidos
- Un estudio exhaustivo de los polinizadores (diurnos y nocturnos) de las especies estudiadas y del sotobosque en general

6. BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M.A.; Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15 (4): 257-267.
- Bawa, K.S.; Beach, J.H. 1983. Self-compatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *American Journal of Botany* 70(9):1281-1288.
- _____; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E.; Grayum, M.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II Sexual systems and incompatibility systems. *Amer. J. Bot.* 72(3):331-345.
- _____; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E.; Grayum, M.H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72(3):346-356.
- _____. 1990. Plant-Pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422.
- _____; Krugman, S.L. (ed). Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. En: Gómez, A.P.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. (editor). "Rain forest regeneration and management". Man and biosphere series. Paris, Francia. Pp: 119-136.
- Beach, J.H. 1984. The reproductive biology of the peach or *pejibayé* palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the atlantic lowlands of Costa Rica. *Principes* 28(3): 107-119.
- Bernal, R y Ervik, F. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemanni* in Colombia: An adaptation to *Staphylinid* beetles. *Biotropica* 28(4b): 682-696.
- Bullock, S.H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25 (3): 101-105

- Camacho, M.; Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Colección manejo diversificado de bosques naturales. Serie técnica, informe técnico No 295. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 37p.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs* 62(3):315-344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86 (1): 101-112p.
- Cunningham, S.A. 1996. Pollen supply limits fruit initiation by a rain forest understorey palm. *Journal of Ecology* 84: 101-112p.
- De Steven, D.; Windsor, D.M.; Putz, F.E. y De León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19(4): 342-356.
- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Serie técnica. Informe técnico No 298. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 55p.
- Dransfield, J.; Uhl, N.W. 1986. An outline of a classification of palms. *Principes* 30 (1): 3-11.
- Ervik, F y Bernal, R. 1996. Floral biology and insect visitation of the monoecious palm *Prestoea decurrens* on the pacific coast of Colombia. *Principes* 40(2): 86-92.
- Faber-langendoen, D.; Gentry, A. 1991. The structure and diversity of rain forest at Bajo Calirna, Chocó region, Western Colombia. *Biotropica* 23 (1): 2-11.

Feinsinger, P.; Beach, J.H.; Linhart, Y.B.; Busby, W.H.; Murray, K.G. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among costa rican cloud forest plants. *Ecology* 68 (5): 1294-1305.

Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121: 177-189.

Fournier, L.A; 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* 25(1): 45-48.

Frankie, G.W.; Baker, H.G. ; Opler, P.A. *sine die*. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Organization of Tropical Studies (OTS), Backwell Scientific Publications. Oxford. 881-913p.

Ghazoul, J. (*sd*). Impacts of logging in a tropical dry forest in Thailand. II. Indirect effects on the reproductive ecology of a butterfly-pollinated tree. T.H. Huxley School of Environment, Earth Science and Engineering. UK. 21p.

Gentry, A.H.; Emmons, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19(3): 216-227.

Gross, C.L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae); a pioneer shrub in tropical Australia. *Biotropica* 25(4):468-474.

Harder, L.D. y Barrett, S.C.H. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. En: Lloyd, D.G. y Barrett, S.C.H. (editores). "Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants". pp. 140-190. Editorial Chapman & Hall, New York, USA.

Hartshorn, G.S.; Hammel, B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. En: Macdade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneid, H.A.; Hartshorn, G.S. (editores). , "La Selva: Ecology and Natyral history of a neotropical rain forest. University of Chicago press, Chicago. Pp: 73-89.

Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the palms. *Botanical review* 52 (3): 221-259

_____; Galeano, G., Bernal, R. 1995. *Field Guide to Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton.

Hilty. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a Premontane rain forest in pacific Colombia. *Biotropica* 12(4):292-306.

Holdridge, L. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica. IICA. 216p.

INSTITUTO METEOROLOGICO NACIONAL. 1992. *Apuntes climatológicos Estación La Selva, periodo 1959-1986*. San José, Costa Rica, s.p.

Keams, C.A.; Inouye, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47 (5): 297-307.

Kress, W.J.; Beach, J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In*: Mcdade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago. Chicago. Pp: 161-182.

Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica* 29(1): 29-37.

Levey, D.J. 1990. Habitat dependent fruiting behaviour of an understorey tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as a keystone habitats for frugivores in Costa Rica.

Lieberman, M; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. *En*: Maccade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneid, H.A.; Hartshorn, G.S. (editores). , "La Selva: Ecology and Natyral history of a neotropical rain forest. University of Chicago press, Chicago. Pp: 91-106.

Mabberley, D.J. 1992. *Tropical rain forest ecology*. Chapman & Hall . New York, USA. 300p.

- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos: Área de Demostración e Investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52p.
- Meffe, G.K. 1998. The potential consequences of pollinators declines o the conservation biodiversity and stability of food crops yields. *Conservation Biology*. 12(1): 8-17.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. y Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in Lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- O'Brein, M.J.P. y O'brein, C.M. 1995. Aspectos evolutivos da fenologia reproductiva das árvores tropicais. Faculdade de ciencias agrárias do Pará. Belém, Brasil.
- Olesen, J.M.; Balslev, H. 1990. Flower biology and pollinators of the amazonian monoecious palm, *Geonoma macrostachys*: a case of Bakerian mimicry. *Principes* 34(4): 181-190.
- Proctor, M; Yeo, P.; Lack, A. 1996. The natural history of pollination. Timber press. Portland, Oregon. 463 p.
- Quirós, D.; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE. Série técnica. Informe técnico no 225. 25p.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica* 21 (4): 319-330.
- Ramírez, C.S.; Armesto, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in temperate rainforest of Chiloé, Chile - Ecologies and climatic constarints. *Journal of ecology*. 32: 353-365.

- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology of neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 496-518.
- Rincón, M.R. 1997. Riqueza y composición de especies de abejas (Hymenoptera: Apoidea) de sotobosque y de los recursos florales que utilizan, de un bosque neotropical manejado para producción de madera. (thesis de maestría). CATIE. Turrialba, CR. 66 p.
- Rocas, A. N. 1980. Reproducción sexual en especies forestales. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo. 69p.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University press. Cambridge. 504p.
- Scariot, A.O.; Lleras, E. Y Hay, J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in central Brazil. *Biotropica* 23(1): 12-22.,
- Schmid, R. 1970. Notes on reproductive Biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). *Principes* 44: 3-9.
- Stone, J.L. 1995. Pollen donation patterns in tropical distylous shrub (*Psychotria suerrensii*; Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82(11): 1390-1398.
- Tortós, L.S. 1997. Estudio de poblaciones de semillas y sotobosque en tres bosques húmedos en la tercera fase de la sucesión secundaria, y su contribución a la biodiversidad y a la regeneración del bosque. Tesis de maestría.
- Thomson, J.D. y Thomson, B.A. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. En: Wyatt, R. (editor). "Ecology and evolution of plant reproduction". Pp. 1-24. Chapman & Hall. New York, USA.

Wright, S.J. 1995. Phenological responses to seasonality en tropical forest plants. En: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. y Smith, A.P. (editores). "Tropical forest plant ecophysiology". Pp. 400-440. Chapman & Hall New York, USA.

WWF. 1994. Bosques tropicales. World Wide Fund for Natura. Pp.2-9.

7. ANEXOS

Anexo 1

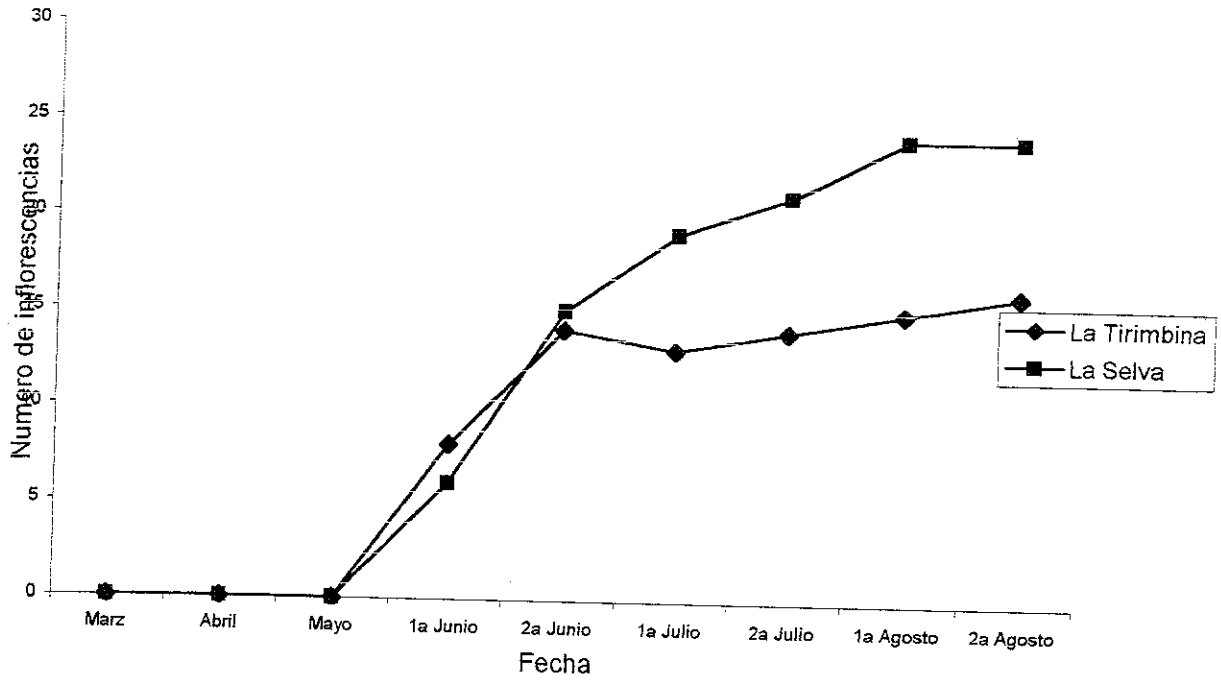
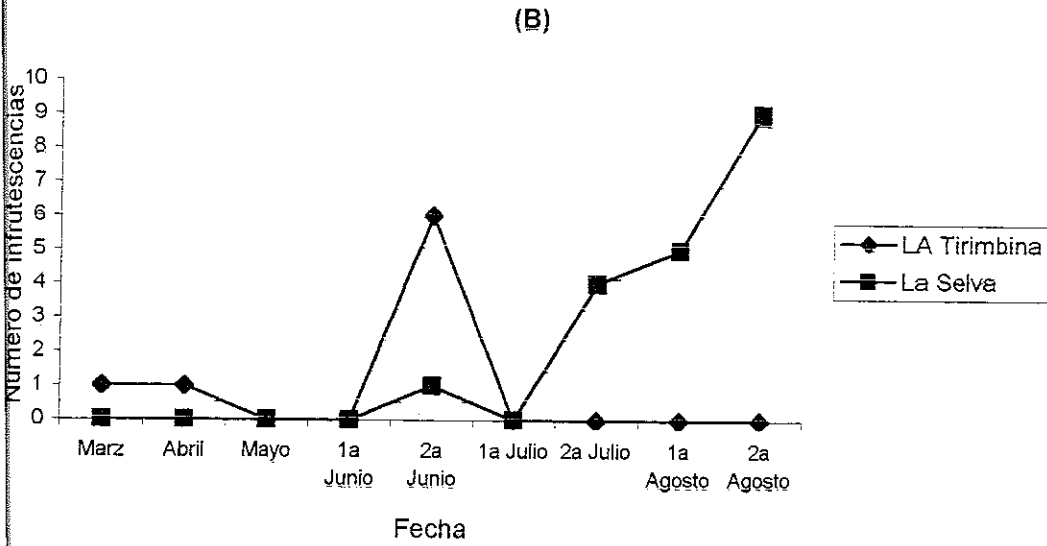
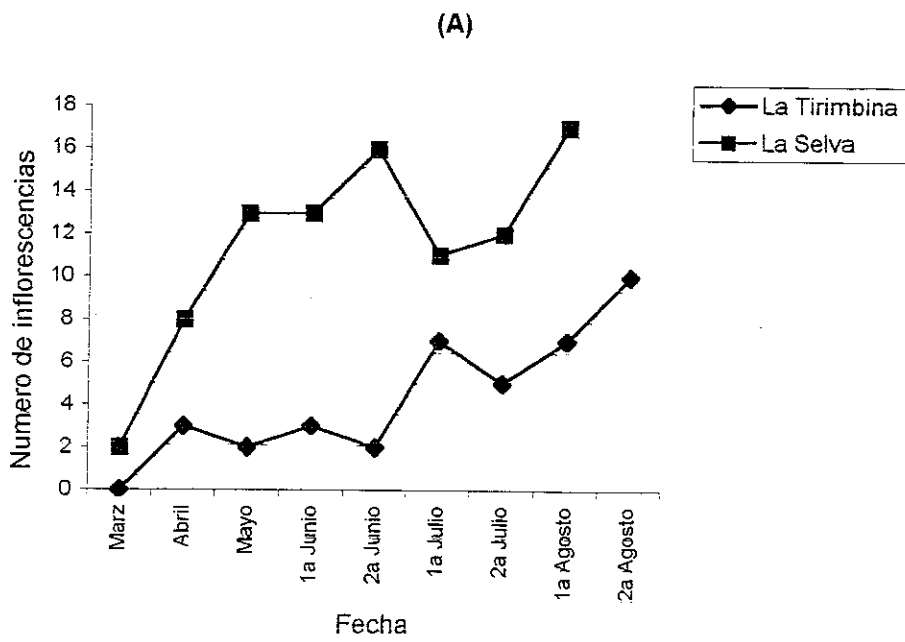
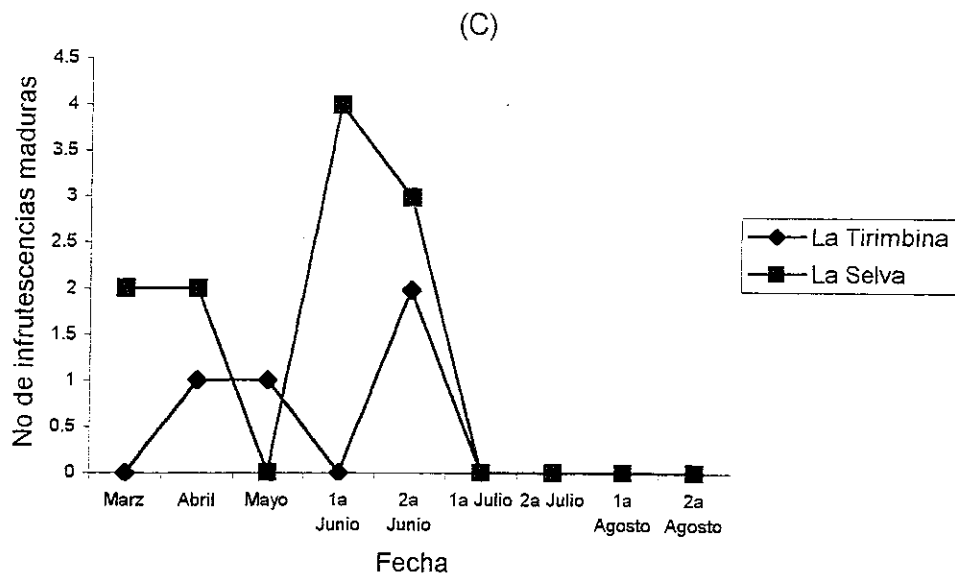
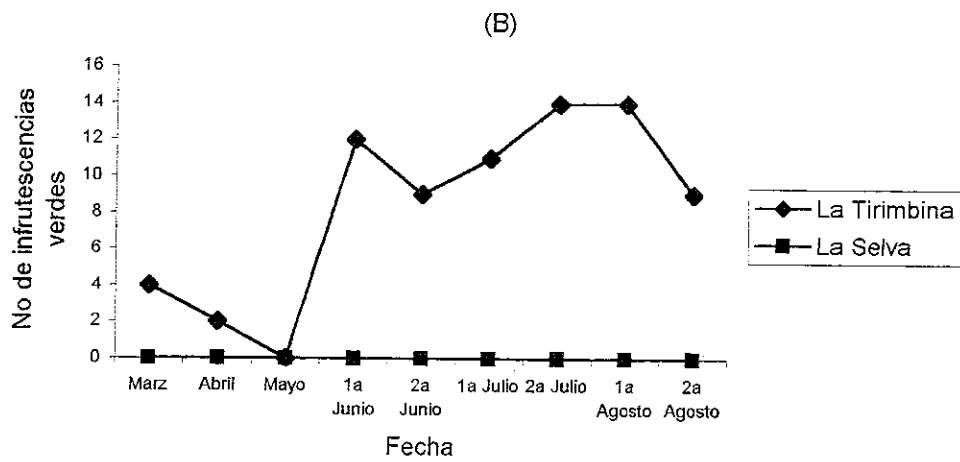
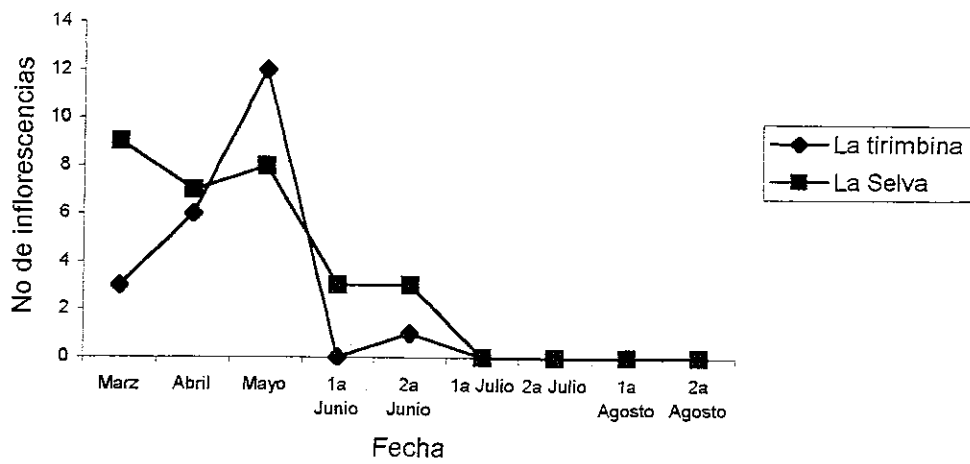


FIGURA 12. Producción de inflorescencias de *A. martiana* en La Tirimbina y La Selva

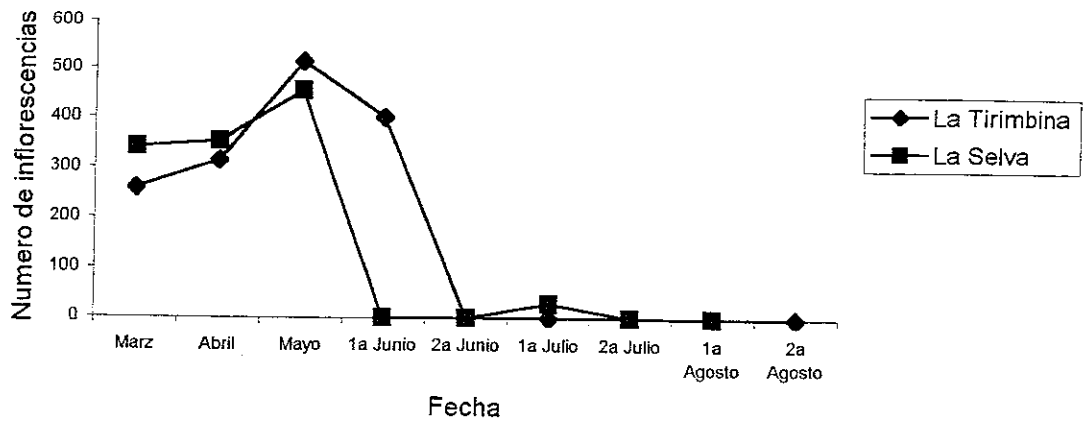


A 13. Producción total de inflorescencias (A) e infrutescencias verdes (B) de *G. Congesta* en La Tirimbina y La Selva

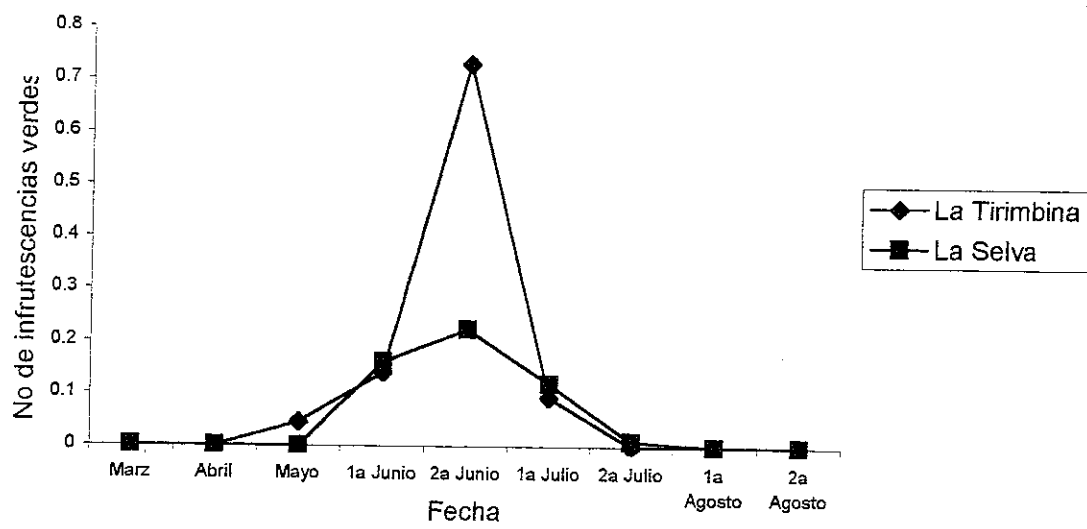


14. Producción total de inflorescencias (A), infructescencias verdes (B) y maduras (C) de *P. decurrens* en La Tirimbina y La Selva

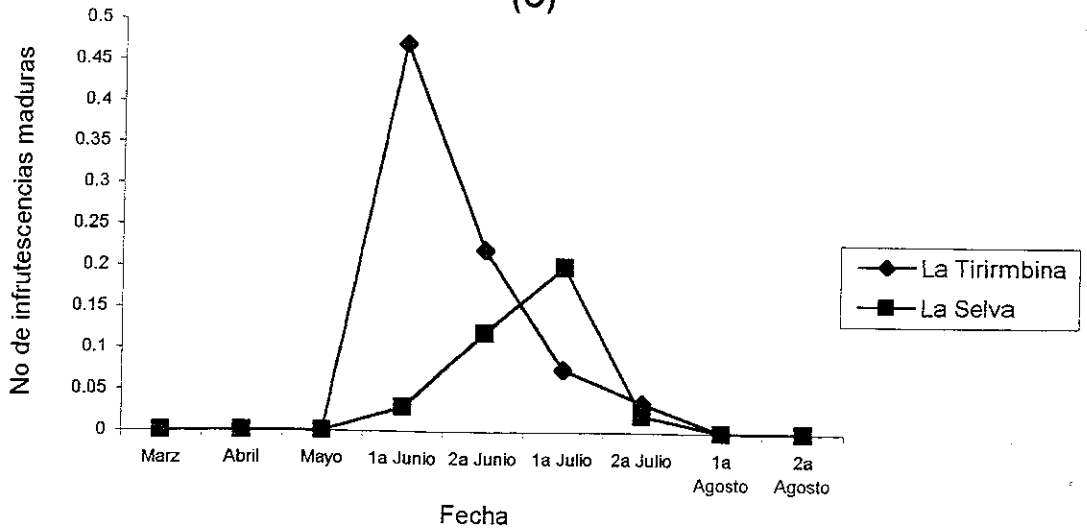
(A)



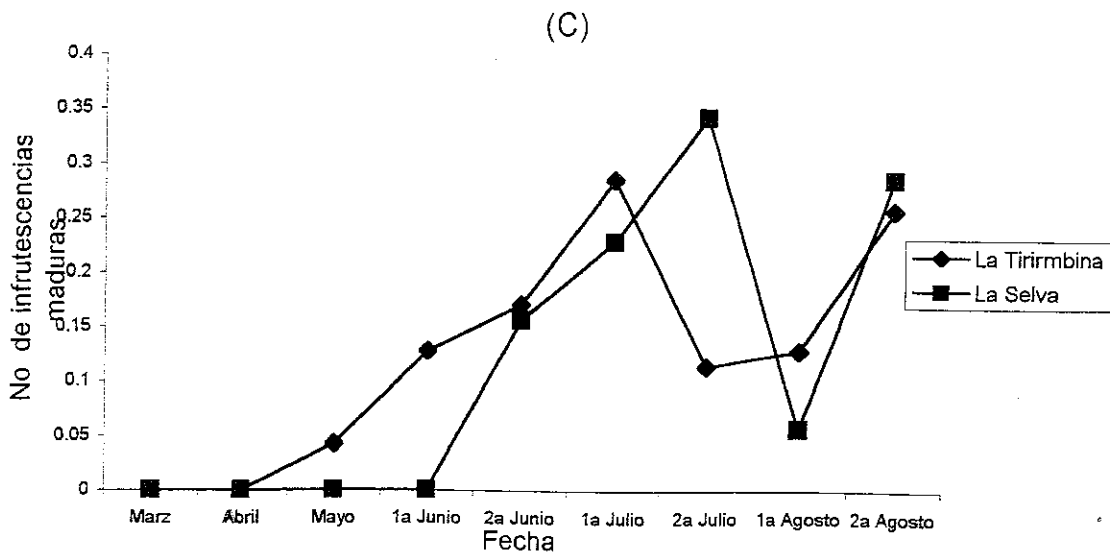
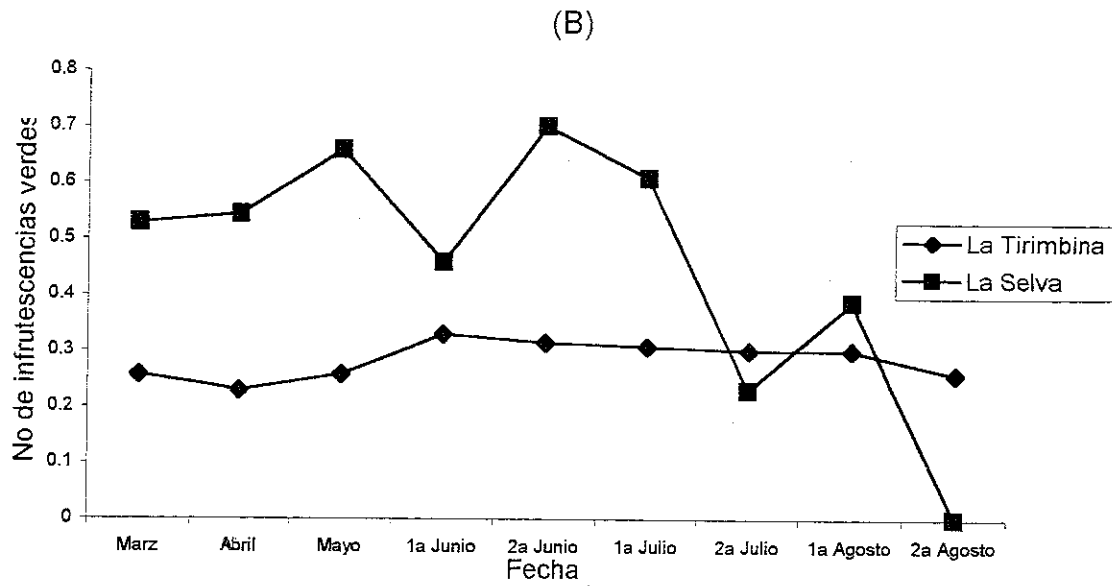
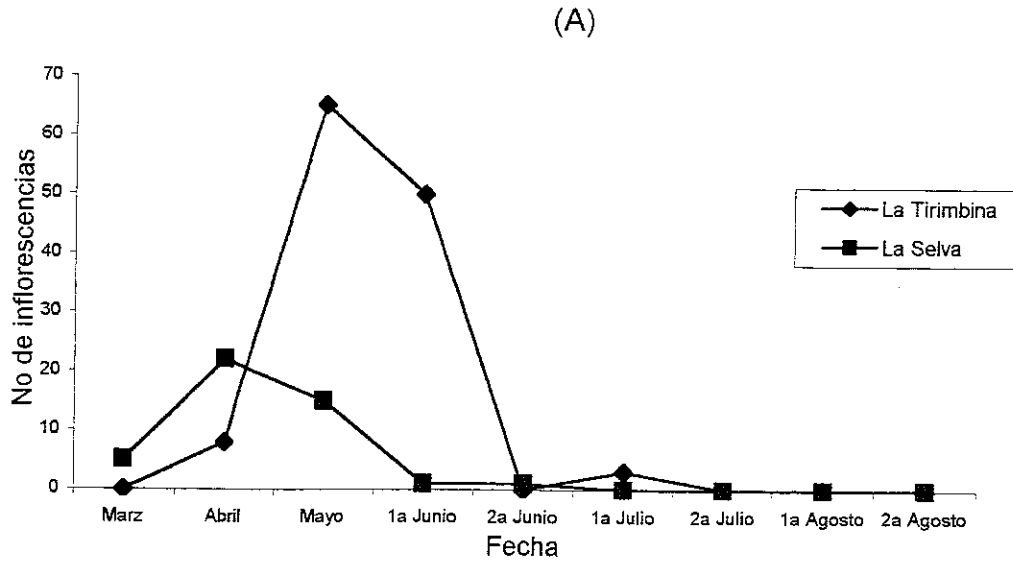
(B)



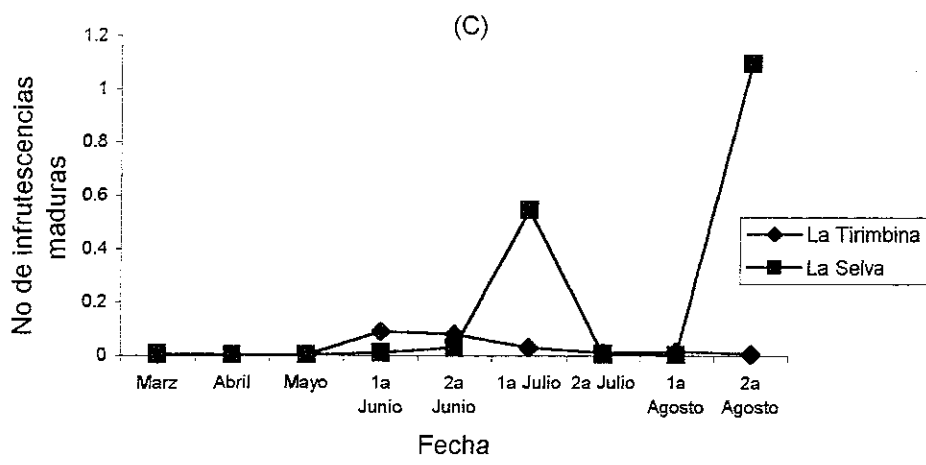
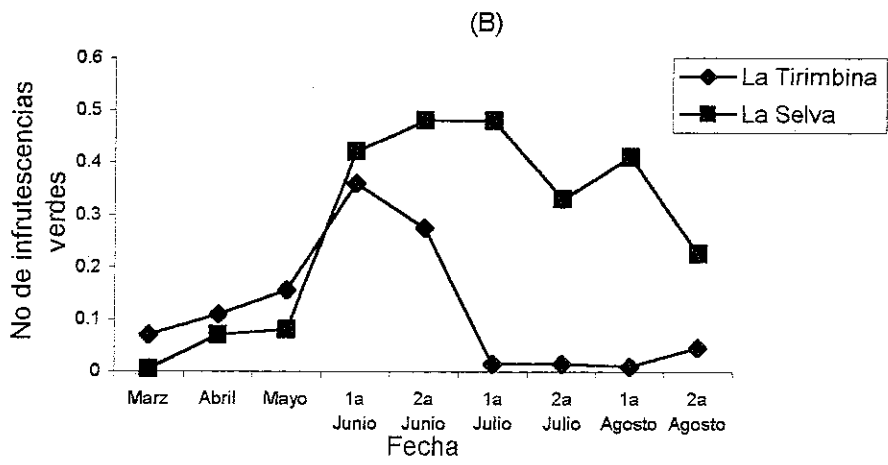
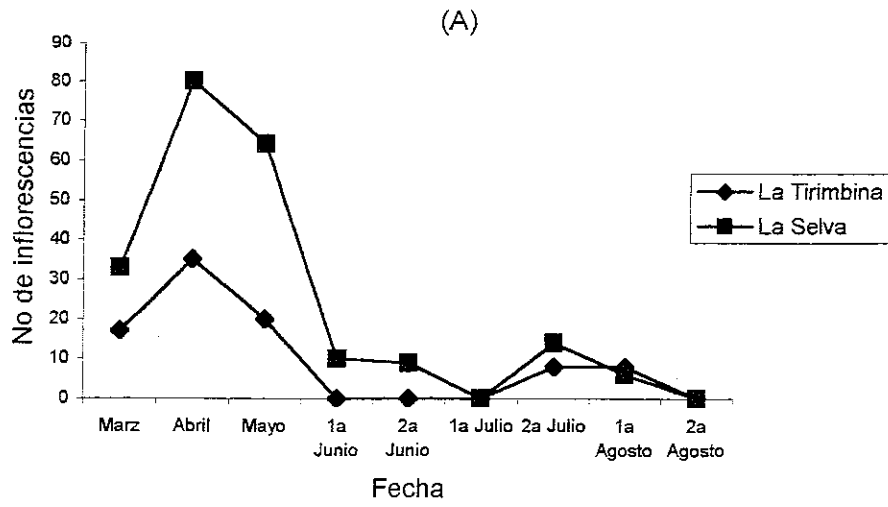
(C)



15: Producción de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de *C. epiphytica* en La Tirimbina y La Selva

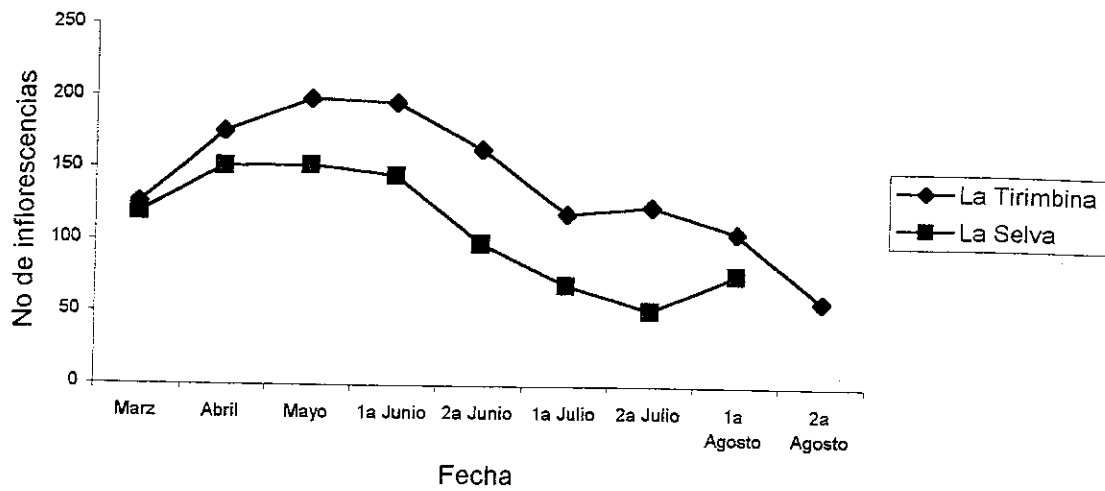


16. Producción de inflorescencias (A) infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de *C. montana* en La Tirimbina y La Selva

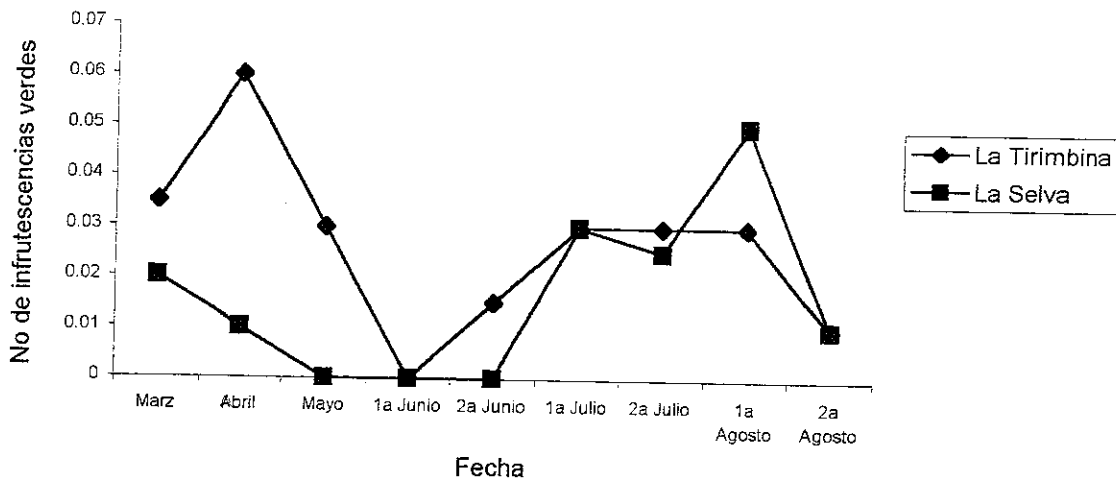


A 17. Producción de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de *M. simplex* en La Tirimbina y La Selva

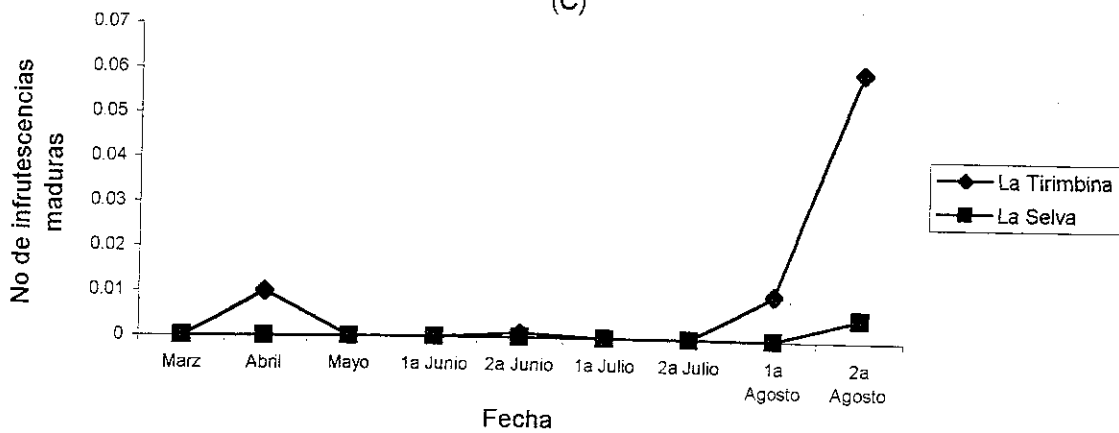
(A)



(B)

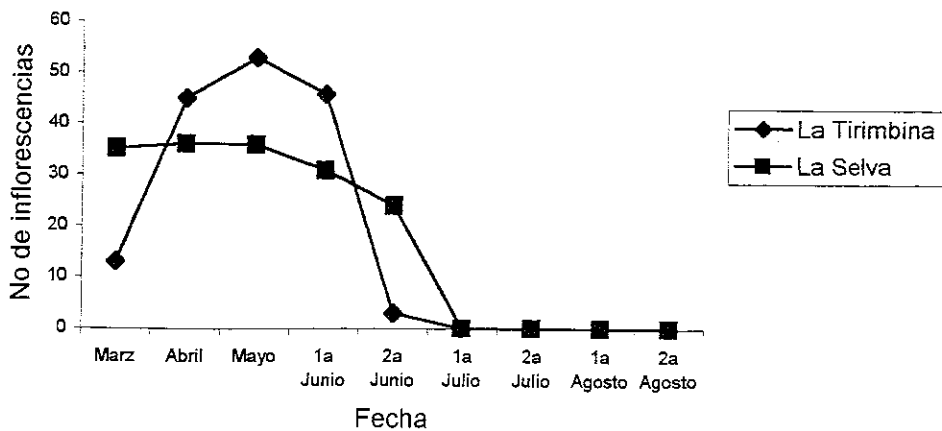


(C)

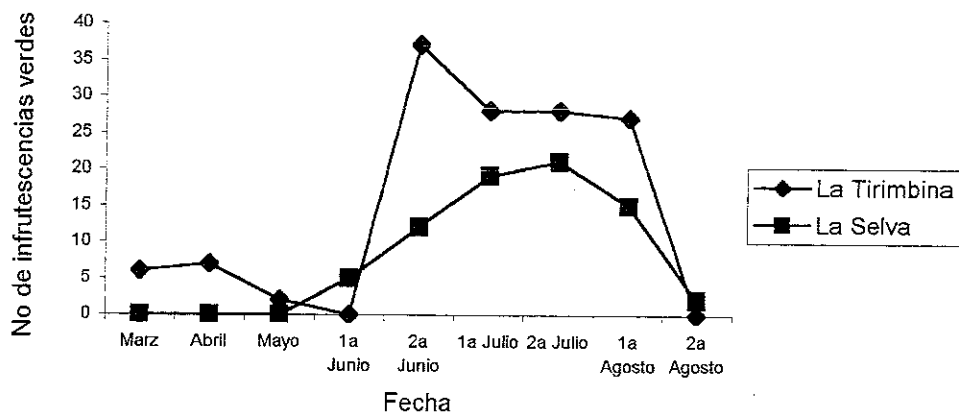


18. Producción de inflorescencias (A), infructescencias verdes (b) y maduras (C) de *P. elata* en la Tirimbina y La Selva

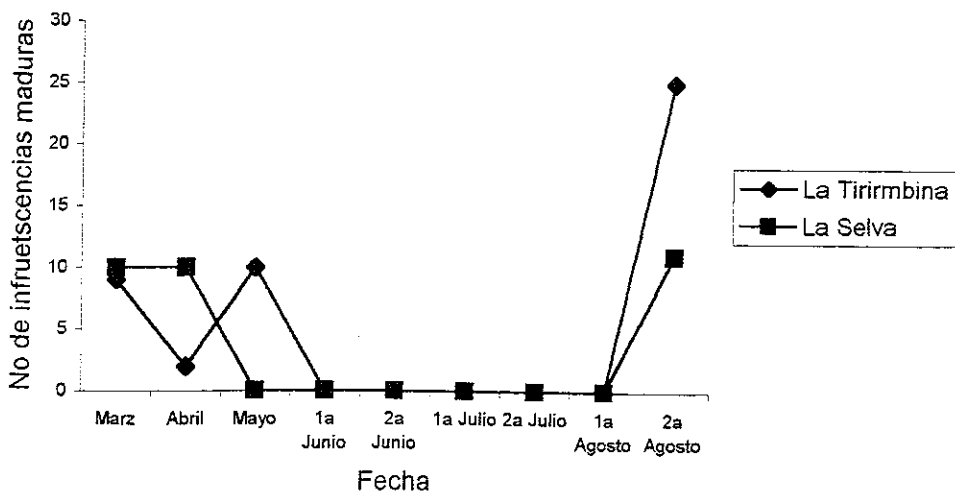
(A)



(B)

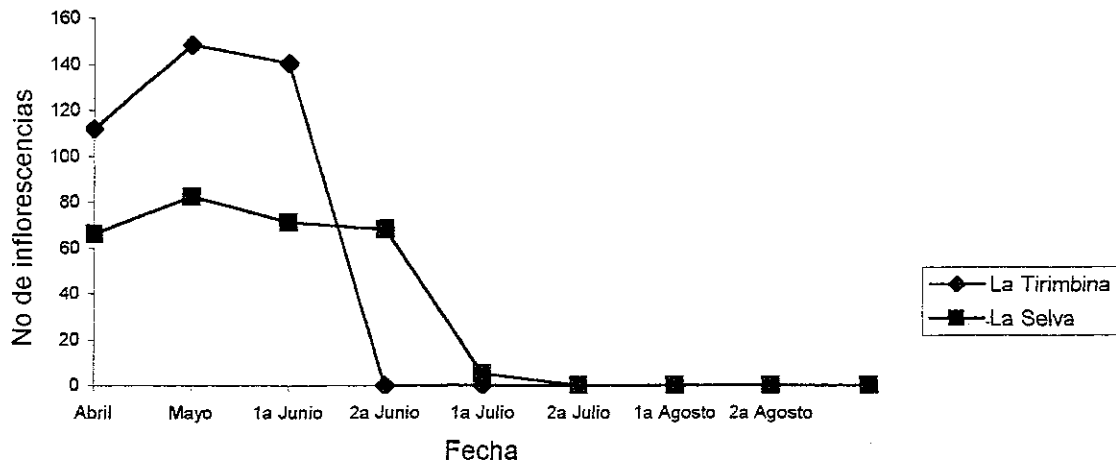


(C)

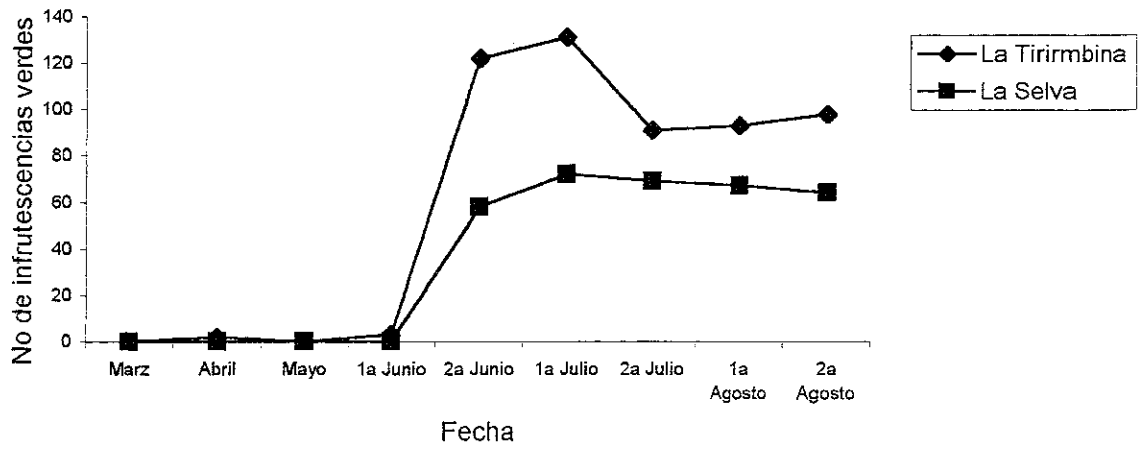


9. Producción de inflorescencias (A), inflorescencias verdes (B) y maduras (C) de *P. glomerulata* en la Tirimbina y La Selva

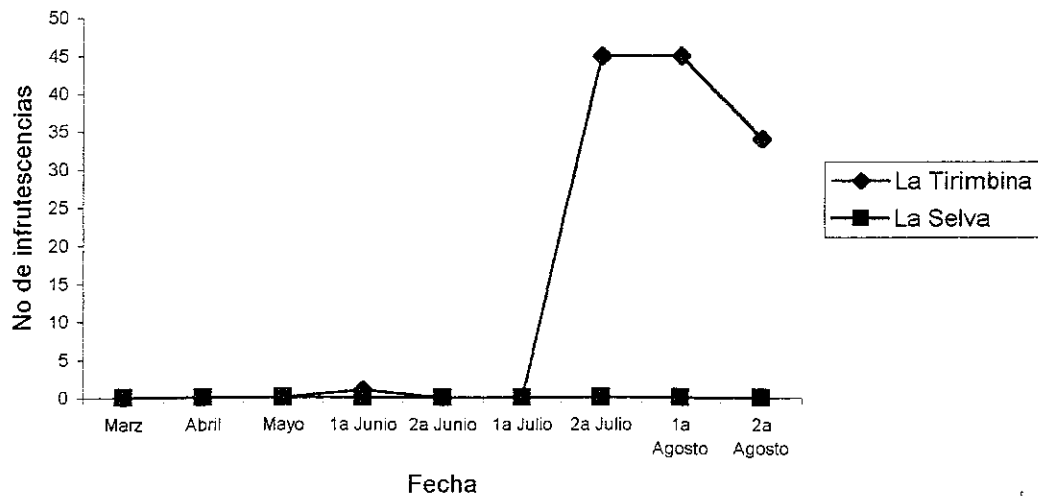
(A)



(B)



(C)



A 20: Producción de inflorescencias (A), infrutescencias verdes (B) y maduras (C) de *P. suerrensii* en La Tirimbina y La Selva

Anexo 2

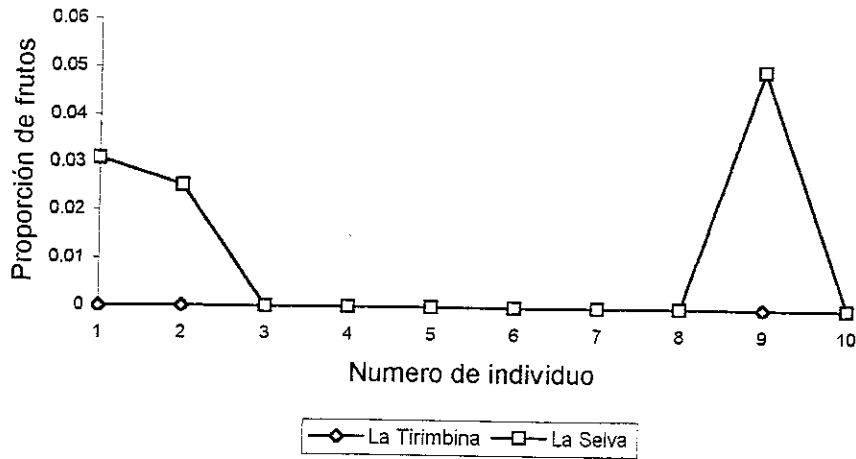


FIGURA 21. Éxito reproductivo de *G. congesta* en La Tirimbina y La Selva

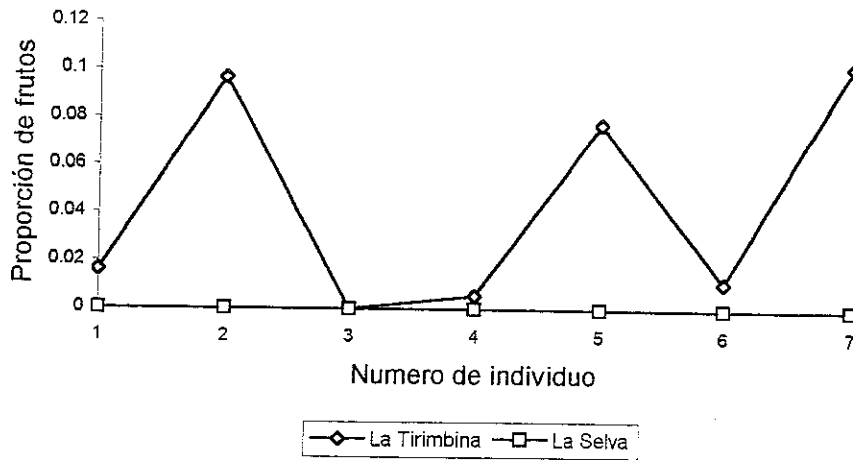


FIGURA 22. Éxito reproductivo de *P. decurrens* en La Tirimbina y La Selva

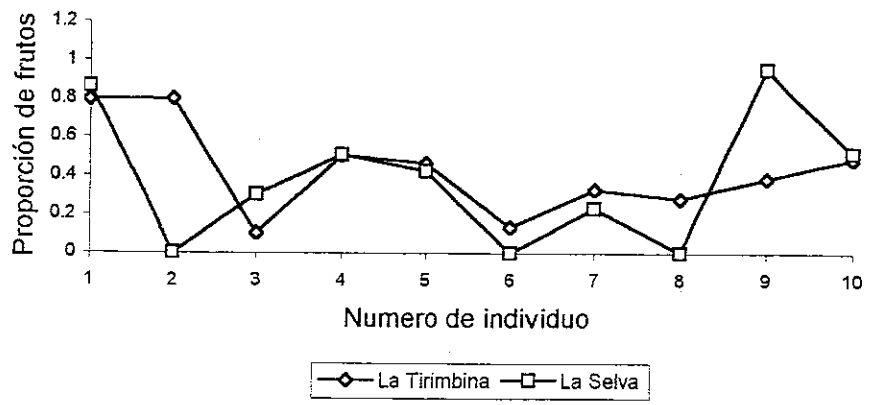


FIGURA 23. Éxito reproductivo de *C. epiphytica* en La Tirimbina y La Selva

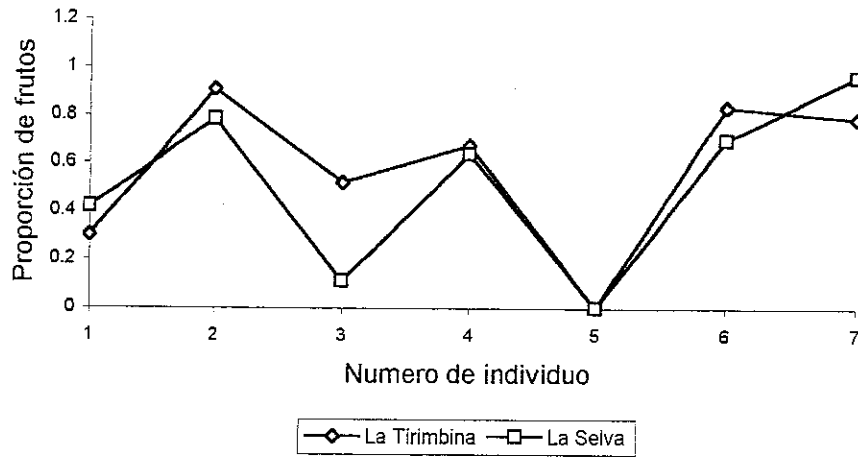


FIGURA 24. Éxito reproductivo de *C. montana* en La Tirimbina y La Selva

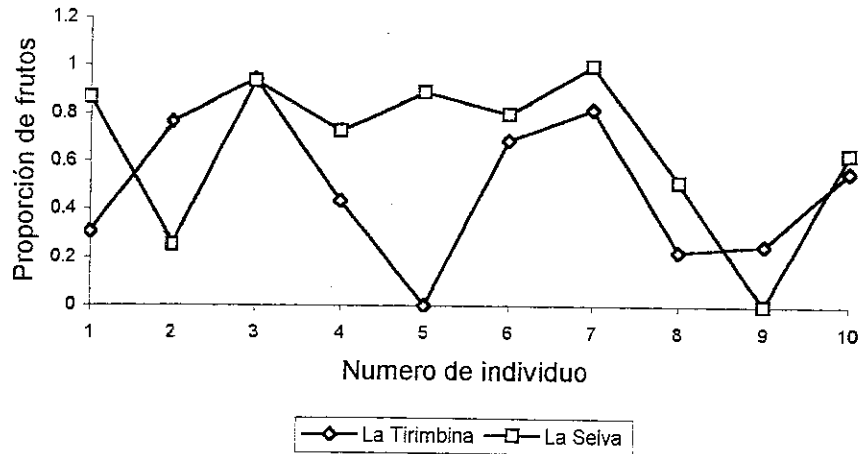


FIGURA 25. Éxito reproductivo de *M. simplex* en La Tirimbina y La Selva

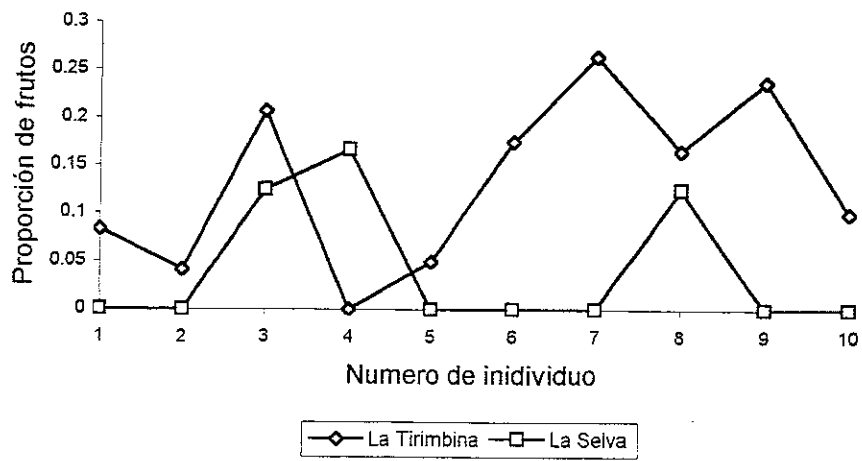


FIGURA 26. Éxito reproductivo de *P. elata* en La Tirimbina y La Selva

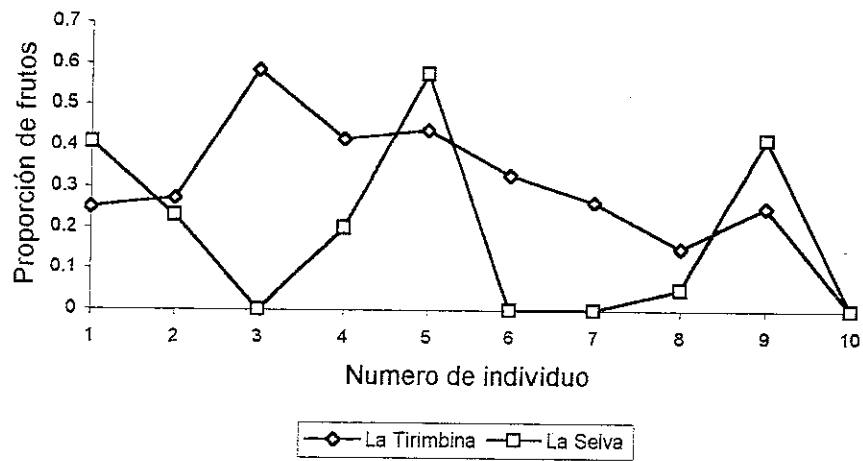


FIGURA 27. Éxito reproductivo de *P. eglomerulata* en La Tirimbina y La Selva

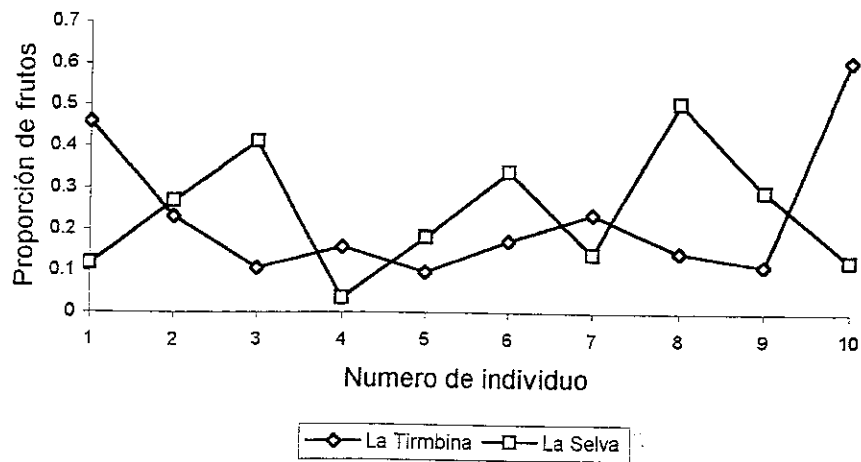


FIGURA 28. Éxito reproductivo de *P. suerrensis* en La Tirimbina y La Selva

Anexo 3

CUADRO 8. Número de plantas por especie por clase de iluminación

Especie	Clase de Iluminación						
	1	1,5	2	2,5	3	4	5
<i>A. martiana</i>	9	4	4	2	0	1	0
<i>G. congesta</i>	4	5	4	5	2	0	0
<i>P. decurrens</i>	1	3	3	4	2	1	0
<i>C. epiphytica</i>	2	4	2	7	3	2	0
<i>C. montana</i>	2	4	2	2	3	1	0
<i>M. simplex</i>	5	3	4	6	2	0	0
<i>P. elata</i>	2	6	2	7	1	2	0
<i>P. glomerulata</i>	5	3	3	8	1	0	0
<i>P. suerrensis</i>	2	6	2	7	1	2	0

Nota: para referencia de las clases de iluminación refiérase a la Sección 3.2.5.

CUADRO 9. Coeficiente de Correlación de Pearson y Probabilidad ($p < 0.05$) para comparar el grado de iluminación y el número total de inflorescencias con botones (IB), inflorescencias con flores (IF) y infrutescencias (verdes y maduras) y éxito reproductivo

Especie	Coeficiente de correlación ($p < 0.05$)					N
	IB	IF	Infrut. Verdes	Infrut. maduras	E. Polinización	
<i>A. Martiana</i>	0.37 ***	0.14 ns	- -	- -	- -	20
<i>G. congesta</i>	0.07 ns	0.10 ns	0.11 ns	-0.10 ns	0.07 ns	20
<i>P. decurrens</i>	-0.04 ns	-0.06 ns	-0.04 ns	0.05 ns	0.32 ns	14
<i>C. epiphytica</i>	0.15 ns	-0.0041 ns	0.08 ns	0.004 ns	0.02 ns	20
<i>C. montana</i>	-0.10 ns	0.14 ns	0.08 ns	0.24 **	0.06 ns	14
<i>M. simplex</i>	0.009 ns	0.14 ns	0.20 **	0.02 ns	0.32 ns	20
<i>P. suerrensis</i>	- -	-0.04 ns	-0.10 ns	0.05 ns	0.63 *	20
<i>P. glomerulata</i>	0.013 ns	0.04 ns	0.07 ns	0.07 ns	0.35 ns	20
<i>P. elata</i>	-0.013 ns	-0.22 **	-0.07 ns	0.13 ns	0.14 ns	20