

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

CATIE

**Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola*
(Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente Atlántica de Costa Rica**

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

Magister Scientiae

por: Jorge Araújo de Sousa Lima

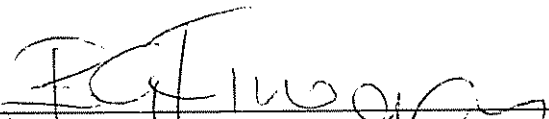
Turrialba, Costa Rica.

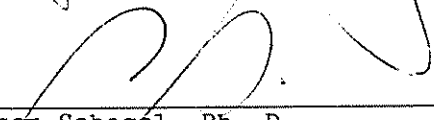
1994


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

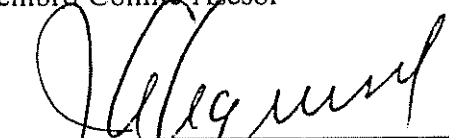
MAGISTER SCIENTIAE


FIRMANTES:

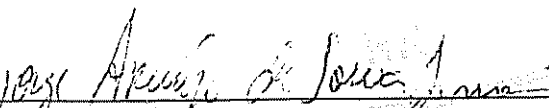

Bryan Finegan, Ph. D.
Profesor Consejero


César Sabogal, Ph. D.
Miembro Comité Asesor


José Joaquín Campos, Ph. D.
Miembro Comité Asesor


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


Assefaw Tewolde, Ph. D.
Director, Programa de Enseñanza


Jorge Araujo de Sousa
Candidato

DEDICATORIA

Dedico el presente trabajo de tesis a mi esposa Solange Maria Alves de Aquino y mis hijos Jorge y Lukas por su alegría, cariño, apoyo y entusiasmo que me inspiraron para seguir adelante en el árduo proceso de superación exigido por el entrenamiento científico.

A mi padre João de Sousa Lima y mi madre Áurea Dulce Araújo de Sousa Lima por todo que siempre han hecho por mi.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer el empeño y la orientación segura con que el Profesor Bryan Finegan, Ph. D., tornó factible la realización del presente trabajo de tesis. Sus amplios conocimientos sobre la ecología del bosque húmedo tropical fueron esenciales para el entendimiento de los resultados encontrados en este estudio.

Reconozco el mérito de los demás miembros del comité asesor, los profesores José Joaquin Campos, Ph.D. y Cesar Sabogal, Ph.D., por sus comentarios y aportes valiosos para la discusión sobre los diversos aspectos relacionados con la regeneración y con la actividad forestal como un todo.

Al técnico David Quirós por su apoyo y sugerencias en los diversos aspectos prácticos del trabajo de campo y al programador Alvaro Chaves por su constante disposición para las consultas sobre informática.

A los trabajadores de campo calificados del proyecto CATIE/COSUDE, Vicente Herra, Olger Morales y Jorge Arias por la valiosa ayuda de campo.

Al proyecto CATIE / COSUDE, por todo el apoyo técnico-científico y logístico para que este trabajo pudiera alcanzar los objetivos y metas establecidas.

Al Centro de Pesquisas Agroflorestais do Amapá - EMBRAPA, por haber proporcionado el financiamiento necesario para realizar el entrenamiento.

A la paysana y muy buena amiga Profesora Maria Kass quien con su esposo el Profesor Donald Kass y sus hijos nos brindaron la hospitalidad que nos hizo sentir un poco más cerca de la casa en Costa Rica.

Al gran amigo y compadre Ing. Agr. Aderaldo Batista Gazel Filho y su esposa D. Laila por su amistad, apoyo espiritual y por la ayuda con mis asuntos en Brasil.

A los compañeros de la promoción 91-93 y a todos que directa o indirectamente contribuyeron para el feliz término de esta nuestra pasaje por Costa Rica.

BIOGRAFIA

Jorge Araújo de Sousa Lima, hijo del periodista João de Sousa Lima e de la enfermera Áurea Dulce Araújo de Sousa Lima, nació en la ciudad de São Sebastião do Rio de Janeiro, Estado do Rio de Janeiro - Brasil, el día 13 de octubre de 1956.

Realizó sus estudios primarios y secundarios en diversos educandarios de la ciudad de São Sebastião do Rio de Janeiro. Ingresó en la Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro donde se graduó con título de Engenheiro Agrônomo el año 1982.

De abril de 1982 hasta octubre de 1983 laboró en el Centro de Pesquisas Agropecuárias dos Cerrados (CPAC) como becario del programa de desarrollo profesional de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria - EMBRAPA.

De noviembre de 1982 hasta marzo de 1987 laboró en la Unidade de Execução de Pesquisa de Âmbito Estadual de Porto Velho - EMBRAPA, como Pesquisador I por medio de convenio con la Secretaria de Agricultura del Estado de Rondônia.

En abril de 1987 ingresó en el actual Centro de Pesquisas Agroflorestais do Amapá / CPAF-AP - EMBRAPA, donde trabaja en la actualidad.

En el año de 1991 ingresó en el Programa de Maestría del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) donde se graduó como *Magister Scientiae* en Sistemas de Producción en el área de Silvicultura y Agroforestería con énfasis en Manejo de Bosques Naturales en 1994.

Tabla de Contenido

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
BIOGRAFIA	v
TABLA DE CONTENIDO	vi
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xv
RESUMEN	xvii
SUMMARY	xix
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 El género <i>Virola</i>	3
2.1.1 Botánica y distribución.	3
2.1.2 Usos	4
2.1.3 Características de la madera	7
2.1.4 Importancia económica	7
2.2 Los bosques tropicales	8
2.2.1 La agrupación de las especies	9
2.2.2 La colonización de los claros	10
2.2.3 Las semillas en los bosques	11
2.2.4 La diseminación de semillas	11
2.3 La importancia del conocimiento fenológico	14
2.3.1 Las fases fenológicas y el clima	15
2.3.2 El problema de la muestra adecuada	16
2.3.3 El efecto del estrato en las fenofases	17
2.4 El crecimiento en los bosques	18
2.4.1 Competencia	18
2.4.2 Luz	20
2.4.3 La medición de la luz	20

2.4.4 Forma de copa	21
2.4.5 Otros factores	22
3. MATERIALES Y METODOS	23
3.1 Descripción de los sitios	23
3.1.1 El bosque muy húmedo premontano primario	23
3.1.2 El bosque muy húmedo premontano secundario	25
3.2 Identificación de las especies	26
3.3 Estudio fenológico	27
3.3.1 La selección de los árboles	27
3.3.2 Las fases fenológicas	28
3.3.3 La determinación del sexo de los árboles	28
3.4 El estudio de las semillas	29
3.4.1 Bajo condiciones naturales	29
3.4.2 En condiciones controladas	30
3.4.2.1 Peso fresco	30
3.4.2.2 Humedad	30
3.4.2.3 Germinación	31
3.4.3 La siembra de semillas	31
3.4.3.1 La estratificación de los sitios	31
3.4.3.2 La viabilidad de las semillas	32
3.5 El estudio de crecimiento	33
3.5.1 La regeneración natural	33
3.5.1.1 Clases de iluminación	34
3.5.1.2 Forma de copa	34
3.5.1.3 Grado de infestación de lianas	35
3.5.1.4 Las mediciones iniciales de cada clase de tamaño	35
3.5.2 Los árboles sembrados	37
3.6 Análisis de los resultados	39
3.6.1 Fenología	40
3.6.2 Las semillas	42

3.6.2.1 Las semillas de la cuñas	42
3.6.2.2 Las semillas sembradas	42
3.6.3 El crecimiento	43
3.6.3.1 Los árboles sembrados	43
3.6.3.2 La regeneración natural	43
4. RESULTADOS	45
4.1 El bosque muy húmedo premontano primario	45
4.1.1 Fenología	45
4.1.1.1 La sucesión de las fenofases	45
4.1.1.2 La correlación entre las fenofases	51
4.1.2 Las semillas	52
4.1.2.1 Características y rendimiento por árbol	52
4.1.2.2 Caída de cápsulas en las cuñas	53
4.1.3 El ambiente del bosque primario	54
4.1.4 Las semillas sembradas en el laboratorio y en el bosque	55
4.1.5 Crecimiento de los árboles sembrados	61
4.1.5.1 La comparación entre las especies	63
4.1.5.2 La correlación entre microambiente y crecimiento	65
4.1.5.3 La muerte de plantas	65
4.1.6 La regeneración natural	65
4.1.6.1 El crecimiento en las clases de tamaño	66
4.1.6.2 La comparación entre las dos especies	71
4.1.6.3 La correlación del crecimiento con factores biológicos e ambientales	71
4.2 El bosque muy húmedo premontano secundario	73
4.2.1 Fenología	73
4.2.1.1 La sucesión de las fenofases	73
4.2.1.2 La correlación entre las fases fenológicas	79
4.2.2 Las semillas	81
4.2.2.1 Características y rendimiento por árbol	81

4.2.2.2 La caída de cápsulas bajo las copas	82
4.2.2.3 Las semillas en el laboratorio y en el bosque secundario	83
4.2.3 Crecimiento de la regeneración natural	89
4.2.3.1 El crecimiento de las clases de tamaño	89
4.2.3.2 La correlación del crecimiento con los factores biológicos y microambientales	93
5. DISCUSION	95
5.1 Fenología	95
5.2 El estudio de las semillas	98
5.2.1 Características y la zafra de semillas	99
5.2.2 La germinación	100
5.2.3 La viabilidad.	103
5.2.4 La remoción	103
5.2.5 General	104
5.3 El estudio de crecimiento	106
5.3.1 Los árboles sembrados	106
5.3.1.1 Crecimiento	106
5.3.1.2 Supervivencia	107
5.3.2 El crecimiento de la regeneración natural	108
5.4 Las síndromes de regeneración	110
6. CONCLUSIONES	112
7. BIBLIOGRAFIA	115
8. ANEXOS	122

Lista de Cuadros

en el texto:

Cuadro 1. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias de árboles de <i>Virola koschnyi</i> con flores, frutos y semillas y las frecuencias de árboles con hojas nuevas o viejas en el bosque primario	51
Cuadro 2. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias de árboles de <i>Virola sebifera</i> con flores, frutos y semillas, y las frecuencias de árboles con hojas nuevas o viejas en el bosque primario.	52
Cuadro 3. Medidas de peso seco, fresco y contenido de humedad de las semillas de virolas en el bosque primario.	53
Cuadro 4. Estimaciones de la producción de semillas de virolas en número y peso promedio por árbol en el bosque primario	53
Cuadro 5. Porcentajes promedios del total de cápsulas encontradas en los segmentos de las cuñas bajo las copas de las virolas en el bosque primario	54
Cuadro 6. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de densidad aparente de los estratos camino y sotobosque del bosque primario	54
Cuadro 7. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de factor de sitio total de los estratos camino y sotobosque del bosque primario	55
Cuadro 8. Valores de Z de la prueba Mann-Whitney para la comparación de la germinación de semillas sembradas entre la protección o no con jaula en los estratos del bosque primario	58
Cuadro 9. Valores de Z para la comparación entre especies de la germinación y remoción mediana semanal acumulada de semillas de virolas en el laboratorio y en el bosque primario	60
Cuadro 10. Medianas y valores de Z para la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación por especie entre los estratos camino y sotobosque de los incrementos diamétricos, altura de plantas, mortalidad y iluminación de los árboles sembrados en el bosque primario	62
Cuadro 11. Valores de Z y grado de significancia para la prueba Mann-Whitney en la comparación a pares entre trimestres para <i>Virola koschnyi</i> de los incrementos diamétricos y altura bosque primario	62

Cuadro 12. Valores de Z y grado de significancia para la prueba Mann-Whitney en la comparación a pares entre trimestres para <i>Virola sebifera</i> de los incrementos diamétricos, de altura en el bosque primario	63
Cuadro 13. Valores de Z para la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación entre especies por los estratos 'camino' y 'sotobosque' de los incrementos medianos diamétricos, altura de plantas, mortalidad y iluminación de los árboles sembrados de <i>Virola kochnyi</i> y <i>Virola sebifera</i> (por repetición) en el bosque primario	64
Cuadro 14. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables de crecimiento y el diámetro inicial (D1), altura inicial (H1), factor de sitio total (TFS), directo (DFS) y indirecto (IFS) de las virolas en el bosque primario	65
Cuadro 15. Valores de Z de la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación por especie de los estratos de las causas de mortalidad de árboles de virolas en el bosque primario	66
Cuadro 16. Valores de Z y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de <i>Virola kochnyi</i> en el bosque primario	68
Cuadro 17. Valores de Z y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de <i>Virola sebifera</i> en el bosque primario	70
Cuadro 18. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias mensuales de árboles de <i>Virola kochnyi</i> con flores (estaminadas o pistiladas), frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas nuevas o viejas en el bosque secundario	80
Cuadro 19. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias mensuales de árboles <i>Virola sebifera</i> con flores (estaminados o pistilados), frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas nuevas o viejas en el bosque secundario	81
Cuadro 20. Promedios de peso seco, peso fresco y contenido de humedad y respectivos intervalos de confianza por semillas de virolas en el bosque secundario	82

Cuadro 21. Estimaciones de la producción de semillas de virolas en número y peso promedio por árbol en el bosque secundario	82
Cuadro 22. Porcentajes promedios del total de semillas encontradas en los segmentos de las cuñas bajo las copas de las virolas del bosque secundario	82
Cuadro 23. Valores de Z de la prueba Mann-Whittney para la comparación de la germinación de semillas sembradas entre la protección o no con jaula en los estratos de los bosques primario y secundario	85
Cuadro 24. Valores de Z para la comparación entre especies de la germinación y remoción semanal acumulada de semillas en el laboratorio y en el bosque secundario	88
Cuadro 25. Valores de Z y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de <i>Virola kochnyi</i> en el bosque secundario	90
Cuadro 26. Valores de $ Z $ y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de <i>Virola sebifera</i> en el bosque secundario	92

en el anexo:

Cuadro 1A. Valores de media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de plantas muertas por parcela, causa y estrato de <i>Virola koschnyi</i> sembrada en el bosque primario.
Cuadro 2A. Valores de media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de plantas muertas por parcela, causa y estrato de <i>Virola sebifera</i> sembrada en el bosque primario.
Cuadro 3A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque primario.
Cuadro 4A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de <i>Virola sebifera</i> en el bosque primario.

- Cuadro 5A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola koschnyi* en el bosque primario.
- Cuadro 6A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola sebifera* en el bosque primario.
- Cuadro 7A. Valores de media, mediana, desviación estándar, mínimo, máximo de sobrevivencia (tetrazodio) de las semillas de las virolas en los estratos del bosque primario.
- Cuadro 8A. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables independientes biológicas y microambientales y el crecimiento de los brinzales, latizales bajos, latizales altos de *Virola koschnyi* en el bosque primario.
- Cuadro 9A. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables independientes biológicas y microambientales y el crecimiento de los brinzales, latizales bajos, latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque primario.
- Anexo 10A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los brinzales de *Virola kochnyi* en el bosque primario.
- Anexo 11A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales bajos de *Virola kochnyi* en el bosque primario.
- Anexo 12A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales altos de *Virola kochnyi* en el bosque primario.
- Anexo 13A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y de crecimiento de los brinzales de *Virola sebifera* en el bosque primario.
- Cuadro 14A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y de crecimiento de los latizales bajos de *Virola sebifera* en el bosque primario.
- Cuadro 15A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque primario.

- Cuadro 16A. Valores de media, mediana, desviación estándar, mínimo, máximo de sobrevivencia (tetrázodio) de las semillas de las virolas en los estratos del bosque secundario.
- Cuadro 17A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola koschnyi* en el bosque secundario
- Cuadro 18A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola sebifera* en el bosque secundario.
- Cuadro 19A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola koschnyi* en el bosque secundario
- Cuadro 20A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola sebifera* en el bosque secundario.
- Cuadro 21A. Coeficientes de correlación r (Spearman) entre incrementos diamétricos y de altura anuales con diámetro y altura iniciales, clase de iluminación, forma del árbol, factores de sitio directo, indirecto y total de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.
- Cuadro 22A. Coeficientes de correlación r (Spearman) entre incrementos diamétricos y de altura anuales con diámetro inicial, altura inicial, clase de iluminación, forma del árbol, radiación directa, indirecta y factor de sitio total de *Virola sebifera* en el bosque secundario.
- Cuadro 23A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los brinzales de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.
- Cuadro 24A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales bajos de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.
- Cuadro 25A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales altos de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

- Cuadro 26A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los brinzales de *Virola sebifera* en el bosque secundario.
- Cuadro 27A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales bajos de *Virola sebifera* en el bosque secundario.
- Cuadro 28A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Detalles morfológicos de <i>Virola koschnyi</i>	5
Figura 2. Detalles morfológicos de <i>Virola sebifera</i>	6
Figura 3. Localización geográfica de los sitios del estudio	24
Figura 4. Datos climáticos de Sarapiquí	25
Figura 5. Datos climáticos de Turrialba	26
Figura 6. Representación esquemática de las cuñas de conteo	29
Figura 7. Fases fenológicas de los árboles pistilados de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque primario	46
Figura 8. Totales y percentuales medianos semanales de cápsulas de virolas en el suelo en las cuñas de conteo del bosque primario	47
Figura 9. Fases fenológicas de los árboles estaminados de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque primario	48
Figura 10. Fases fenológicas de los árboles pistilados de <i>Virola sebifera</i> en el bosque primario	49
Figura 11. Fases fenológicas de los árboles estaminados de <i>Virola sebifera</i> en el bosque primario	50
Figura 12. Porcentajes medianas de germinación de semillas de virolas del bosque primario en el laboratorio por diez semanas	56

Figura 13. Porcentajes medianas de germinación de semillas protegidas en los estratos camino y sotobosque en el bosque primario	56
Figura 14. Rangos y porcentajes medianas de germinación de virolas en los estratos del bosque primario con y sin protección de jaulas	57
Figura 15. Porcentajes medianos de remoción y germinación de semillas de virolas sin protección en los estratos del bosque primario	58
Figura 16. Incrementos medianos anuales absolutos y relativos de diámetro y altura de la regeneración de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque primario	67
Figura 17. Incrementos anuales medianos absolutos y relativos de diámetro y altura de <i>Virola sebifera</i> en el bosque primario	69
Figura 18. Fases fenológicas de los árboles pistilados de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque secundario	73
Figura 19. Fases fenológicas de los árboles estaminados de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque secundario	74
Figura 20. Fases fenológicas de los árboles pistilados de <i>Virola sebifera</i> en el bosque secundario	76
Figura 21. Fases fenológicas de los árboles estaminados de <i>Virola sebifera</i> en el bosque secundario	77
Figura 22. Totales porcentuales de cápsulas de virolas encontradas en las cuñas de conteo del bosque secundario	79
Figura 23. Porcentajes medianas semanales de germinación de las virolas del bosque secundario en el laboratorio	83
Figura 24. Porcentajes medianas semanales de germinación de semillas protegidas de virolas del bosque secundario	84
Figura 25. Rangos y porcentajes medianas de germinación de virolas en los estratos del bosque secundario con y sin la protección de jaulas	85
Figura 26. Porcentajes medianos de germinación y remoción de las semillas no protegidas de virolas en el bosque secundario	86
Figura 27. Incrementos medianos anuales absolutos y relativos de diámetro y de altura de la regeneración de <i>Virola koschnyi</i> en el bosque secundario	89
Figura 28. Incrementos medianos anuales absolutos y relativos de diámetro y de altura de la regeneración de <i>Virola sebifera</i> en el bosque secundario	91

RESUMEN

Lima, J.A.S. 1992. Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente Atlántica de Costa Rica.

Palabras claves: bosque húmedo tropical, bosque primario, bosque secundario, regeneración, virolas, myristicaceae, fenología, semillas, crecimiento, esciófitas, fotografía hemisférica, radiación bajo dosel, factores de sitio.

El presente trabajo tuvo por objetivo estudiar la regeneración de dos especies de un género de importancia económica en dos tipos distintos de bosques, un primario en zona de vida clasificada como muy húmeda premontano, transición a basal y el otro un secundario muy húmedo premontano.

El clásico concepto de regeneración como el proceso por el que el bosque ocupa el espacio vacío abierto por alguna perturbación fué aquí ampliado y aplicado a *Virola koschnyi* y *Virola sebifera*, de modo a cubrir el proceso desde la fructificación como una de las fases fenológicas observadas hasta el crecimiento de la regeneración no establecida ($dap \leq 10$ cm), pasando por la ecología post-dispersión de las semillas.

En el bosque primario además se implantó experimento con la siembra de arbolitos producidos en vivero que, en el bosque, fueron plantados en dos estratos: el sotobosque y un camino principal utilizado dos años antes para la extracción de trozas. Cada uno de estos estratos fué muestrado para dar a conocer una medida de la compactación por medio de la densidad aparente.

En los dos bosques plantas y semillas fueron evaluadas por el nivel de radiación que las alcanzaba por medio de fotografías hemisféricas para determinar los niveles de factores de sitio directo, indirecto y total. Las plantas fueron también evaluadas por escalas clasificatorias de exposición de copas, forma del árbol y fueron considerados diámetro y altura iniciales cuya relación con el crecimiento fué determinada por medio de pruebas estadísticas de correlación.

La fructificación de las dos especies indicó el empezo de la estación lluviosa como la época preferencial de diseminación de semillas de las virolas. Hubo diferencia de picos

de floración inetrsexual en el calendario que fueron más próximos en el bosque primario pero, en el secundario los árboles estaminados de las dos especies no presentaron picos de floración claramente determinados.

Las virolas presentaron picos de fructificación no coincidentes en el calendario sin embargo hubo traslape por la fructificación más extendida de los árboles de *Virola sebifera* que también confiere a esta especie un periodo de disseminación más larga.

Las cantidades de semillas producidas por árbol de *Virola sebifera* fué mayor que en *Virola koschnyi*, aunque la biomasa total de semillas fué mayor en *Virola koschnyi* indicando una mayor inversión absoluta en menos semillas por esta especie.

Las semillas de *Virola sebifera* presentaron una vida más larga, más lenta germinación y más fácil escape a los depredadores. Las semillas sembradas en los estratos más sombríos fueron menos encontradas por los depredadores posiblemente por la menor exposición proporcionada por la hojarasca germinando en mayor número.

Tanto en individuos sembrados como en los de regeneración natural, el crecimiento fué mayor en micrositios mejor iluminados. Este resultado se dió a pesar de que en el sitio mejor iluminado del bosque primario (el camino) hubo una compactación significativa del suelo indicando el papel determinante de la radiación en el crecimiento.

Los brinzales de *Virola koschnyi* fueron encontrados en micrositios mejor iluminados que los de *Virola sebifera* no obstante, durante el periodo del estudio no se detectó diferencia de crecimiento total entre la regeneración las dos especies.

Entre los factores de crecimiento controlados la clase de exposición de copas fué el factor que presentó la correlación más consistente para las dos especies en el bosque primario en cambio, en el bosque secundario además el diámetro y altura iniciales también presentaron importancia para el de los brinzales.

El análisis conjunta de las síndromes de regeneración de las dos especies indicaron que por las diferencias en comportamiento fenológico, diferencias intrínsecas y de ecología post-dispersión de las semillas y en la distribución espacial de los brinzales respecto a la luz permite concluir que las dos especies presentan síndromes de regeneración muy diferentes.

SUMMARY

Lima, J.A.S. 1994. Factors that affect the regeneration of two species of the genus *Virola* (Myristicaceae) in two natural forests of the Atlantic side of Costa Rica.

Key words: Tropical rain forest, primary forest, secondary forest regeneration, virola, myristicaceae, phenology, growth, esciofites, hemispherical photographs, radiation under canopy, site factors.

The objective of the present study was to evaluate the regeneration of two species of an economic important genus in two forests located in different life zones: a primary lowland one and another premontane secondary, both very humid.

The classical concept of regeneration as the process of occupation of gaps was amplified and applied for *Virola koschnyi* and *Virola sebifera*, as a way to cover the process following fruiting as one of the phenological events observed until the growth of the regeneration (dbh \leq 10 cm), with attention to the post-dispersal ecology of seeds.

At the primary forest a field trial was conducted with the planting of nursery saplings in the following two strata: understory and a logging road opened two years before. Each strata was evaluated to know their soil physical conditions by the apparent density parameter.

Plants and seeds were evaluated to know microsite radiation by hemispherical photographs to determine direct, diffuse and total site factors. Plants were also evaluated by class scales of crown exposure and crown form. Initial diameter and height were considered too. All these variables were tested by correlations statistical analysis with plant growth or seed germination and survival.

The main fruiting and seed dispersal season for the two species was the beginning of the rainy season. During the year it was possible to find different intersexual peaks of flowering in the primary forest but in the secondary forest staminate trees didn't show evidence of flowering peak.

The two species were not coincident for fruiting peaks but there was overlapping due to the more extended fruiting event of *Virola sebifera* that also indicate a more extended dispersal season.

Virola sebifera trees produced more seeds than *Virola koschnyi* but the latter produced more total seed biomass indicating its higher absolute investment in less seeds.

Virola sebifera seeds had longer viability, slower germination and greater escape from predators. Seeds planted in the shaded strata were less predated possibly due to the cover given by the litter fall what may have enhanced the number of the germinated seeds.

The natural or planted saplings grew more in the more illuminated microsites. This happened although the soil of the more illuminated strata (logging road), were more compacted indicating the major effect of light on growth.

The natural saplings of *Virola koschnyi* were found in more illuminated microsites but, along the period of study, it was not evidenced more comparative growth of any species.

Crown exposure scale was the factor more consistently correlated with growth for the two species in the primary forest but in the secondary initial diameter and height were also important.

The global analysis showed strong differences between the two species characterized by phenological performance, intrinsic and ecological post dispersal seeds differences and the different natural sapling light spatial distribution. This indicates that the two species have very different regeneration syndromes.

1. INTRODUCCION

La explotación de los recursos forestales se dá por la importancia económica de las materias primas y los servicios que ahí se encuentran. El aumento poblacional con el consecuente incremento de demanda sobre los bienes derivados de los bosques, ante la creciente desaparición de estos recursos, torna necesario que su manejo sea parte de una política forestal acordada a nivel nacional que regule la actividad. Para ello es básico conocer el funcionamiento de los bosques para dar el uso indicado cuando y donde sea determinado con uso de conocimiento científico.

La dinámica de estos ecosistemas puede ser entendido a partir de los factores y procesos involucrados en el ciclo de regeneración, que de acuerdo con Whitmore (1984) está compuesto básicamente de tres fases: claro, regeneración y la fase madura. El vacío abierto por la caída de un árbol, derrumbes o por la acción del hombre, libera recursos que serán aprovechados por la vegetación ahí existente. Siendo este ciclo continuo en tiempo y espacio, con claros de diversos tamaños, el bosque húmedo tropical forma un mosaico de parches de vegetación en diferentes fases del ciclo.

La composición florística de los claros dependerá básicamente de las especies que ahí ya se encuentran, pero también del banco de semillas presentes en el suelo y de las semillas diseminadas que ahí llegan constantemente, cuya germinación será determinada en gran medida por la cantidad de radiación solar que las alcance (Ridley, 1930, Budowski, 1965 y Guevara y Gómez-Pompa, 1976).

Algunas de estas especies, por el valor de su madera en el mercado, impulsan la extracción maderera que impacta profundamente las relaciones naturales de los bosques por las operaciones de aprovechamiento y por las intervenciones silviculturales con que se busca solucionar el problema de la regeneración valiosa y suficiente (Ashton, 1980; Quirós y Finegan, 1994).

Gran cantidad de las maderas neotropicales por la dureza, color y contenido de sílica, no atienden las exigencias actuales del mercado internacional, estimulando la extracción selectiva de las pocas especies que las atienden como la caoba (*Swietenia macrophylla*) y las virolas (*Virola sp*) entre las de mayor importancia (Whitmore 1990).

Un ejemplo dramático de las consecuencias recientes de la explotación selectiva de *Virola surinamensis* es ofrecido por Macedo y Anderson (1993) quienes estudiaron la regeneración de varios sitios del estuário del Rio Amazonas en la Amazonia Oriental de Brasil, en el que encontraron escasa frecuencia de brinzales de esta especie cinco años después del aprovechamiento en algunos de los sitios estudiados, a pesar de ser originalmente una de las dominantes.

Ante la importancia de las especies de este género, se consideró oportuno estudiar su regeneración que se reporta por medio del presente sobre los doce meses en los que se estudió fenología, semillas y el crecimiento de la regeneración no establecida ($dap \leq 10\text{cm}$) de *Virola koschnyi* y *Virola sebifera* en dos bosques naturales de la vertiente Atlántica de Costa Rica con los siguientes objetivos:

General

Identificar y cuantificar los factores que afectan la regeneración de *Virola koschnyi* y *Virola sebifera* bajo las condiciones de bosque muy húmedo premontano, transición a basal primario y un bosque muy húmedo tropical premontano secundario.

Específicos

- 1- Describir y cuantificar los eventos fenológicos.
- 2- Identificar y cuantificar los factores determinantes de la germinación de las semillas.
- 3- Identificar y cuantificar los factores determinantes del crecimiento de brinzales y latizales.

2. REVISION BIBLIOGRÁFICA

2.1 El género *Viola*.

2.1.1 Botánica y distribución.

El género *Viola* pertenece a la familia Myristicaceae, que a su vez presenta una distribución pantropical. De acuerdo con Hutchinson (1960), integra la orden de las Laurales junto con las siguientes familias americanas: Monimiaceae, Lauraceae, Gomortegaceae y Hernandiaceae. En el continente americano existen cinco géneros nativos: *Compsonera*, *Dialyanthera*, *Iryanthera*, *Osteophloem* y *Viola* (Rodrigues, 1972).

En Asia de acuerdo con Whitmore (1990) los árboles de esta familia son de tamaño pequeño pero en el Neotrópico hay varias especies arbóreas de dosel. En América el centro de dispersión de la familia es Amazonia que además de tener representados todos estos géneros, presenta endemismo de algunos de ellos. Hay un género introducido, *Myristica*, que es representado por la nuez moscada (*Myristica fragrans*), cultivada por su uso como condimento (Duke, 1962).

El género *Viola* está constituido por arbustos o árboles dioicos, con pártenes jóvenes pubescentes y savia a menudo roja u oscura; hojas alternas, pecioladas, presentando nervios terciarios oscuros, las hojas son glabras en la página superior pero pilosas en la inferior. Es el género americano más rico, dado que cuenta con 38 especies concentradas en su gran mayoría en la cuenca amazónica (Rodrigues 1980).

Para Costa Rica están reportadas las siguientes especies del género: *Viola koschnyi*, *Viola sebifera*, *Viola multiflora*, *Viola surinamensis* y *Viola guatemalensis* (Duke, 1962 y Allen, 1977). Por su importancia económica local el presente estudio se ocupó de las dos primeras.

Virola koschnyi

Arboles de hasta 40 m de altura y 100-150 cm de DAP característica del dosel de los bosques primarios y secundarios maduros. El fuste es recto y cilíndrico con gambas en la base. La corteza es suave y esponjosa con sávia rojiza. Las ramas son fuertemente verticiladas. Está distribuída por toda las zonas cálido-húmedas bajo 1200 msnm de América Central desde Guatemala y Belice, hasta Panamá. Se encuentra en las partes bajas de las colinas y puede formar rodales monoespecíficos en suelos aluviales o pobremente drenados. (Flores, 1992; Duke, 1962) (Figura 1 y acápite 3.2).

Virola sebífera

Arboles de hasta 40m de altura y 60 cm de DAP del dosel de los bosques primarios y secundarios. El fuste es recto y cilíndrico, la sávia es rojiza sin embargo no forma gambas en la base. Las ramas son verticiladas, las hojas glabras en la página superior y pilosas en la inferior (Figura 2, Acápite 3.2). Se encontra bajo los 1500 msnm desde Nicaragua hasta Brasil, Bolivia y Peru. (Duke, 1962; Loureiro et al. 1989).

2.1.2 Usos

La madera es desde luego el uso de mayor importancia económica de las virolas, pues es adecuada para cajas, cajones, muebles, palillos de fósforos, adornos variados, tableros y contrachapados, en cuyo proceso se producen residuos para la producción de papel de alta calidad (Loureiro, 1989; Flores, 1992).

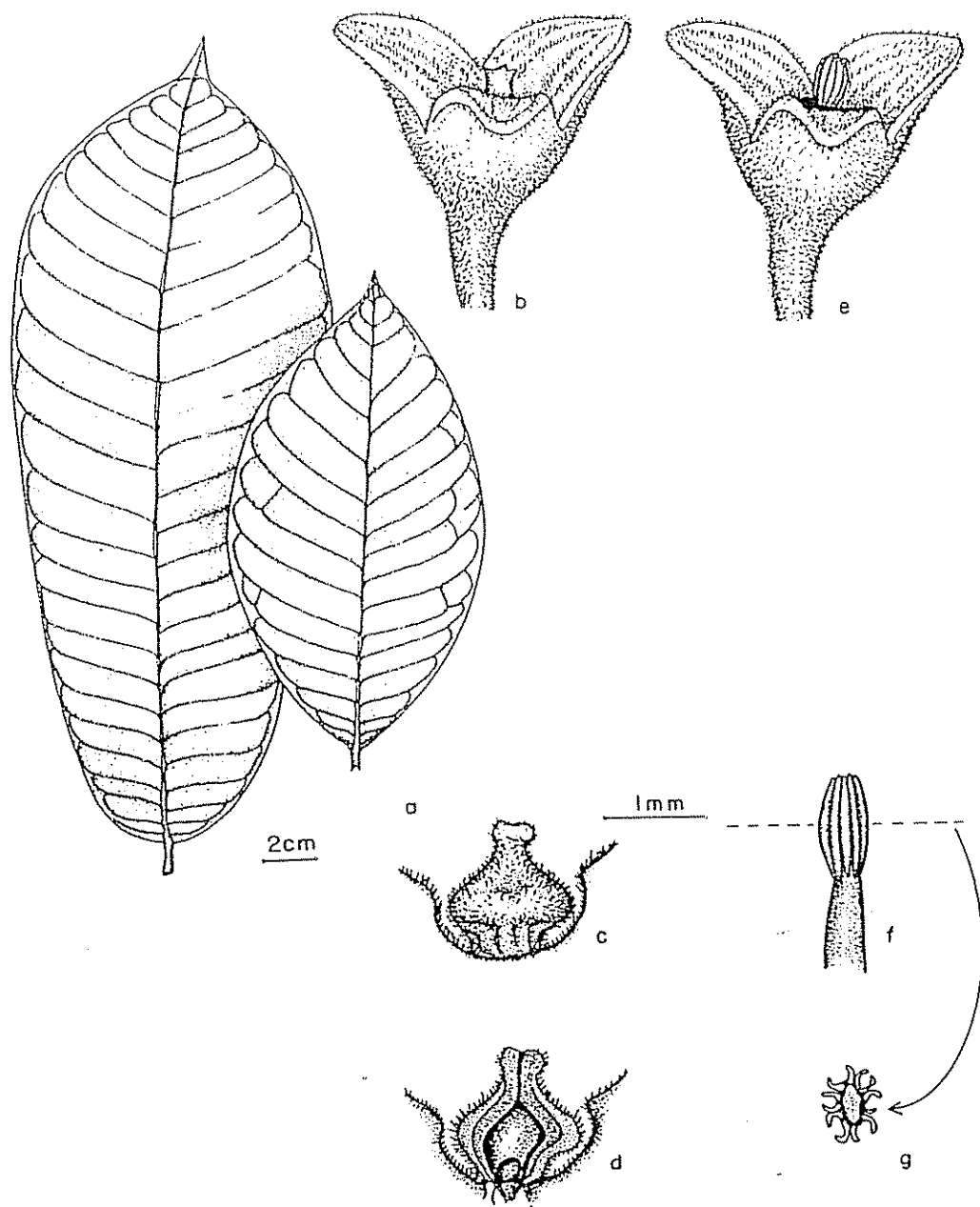


Figura 1. Detalles morfológicos de *Virola koschnyi*. a-Hojas; b-Flor pistilada; c,d-gineceo; e-Flor estaminada; f,g-androceo. (Tomado de: Flores E. M. 1992. *Virola koschnyi*. Arboles y Semillas del Neotrópico. (C.R.) 1(1): 45-64)

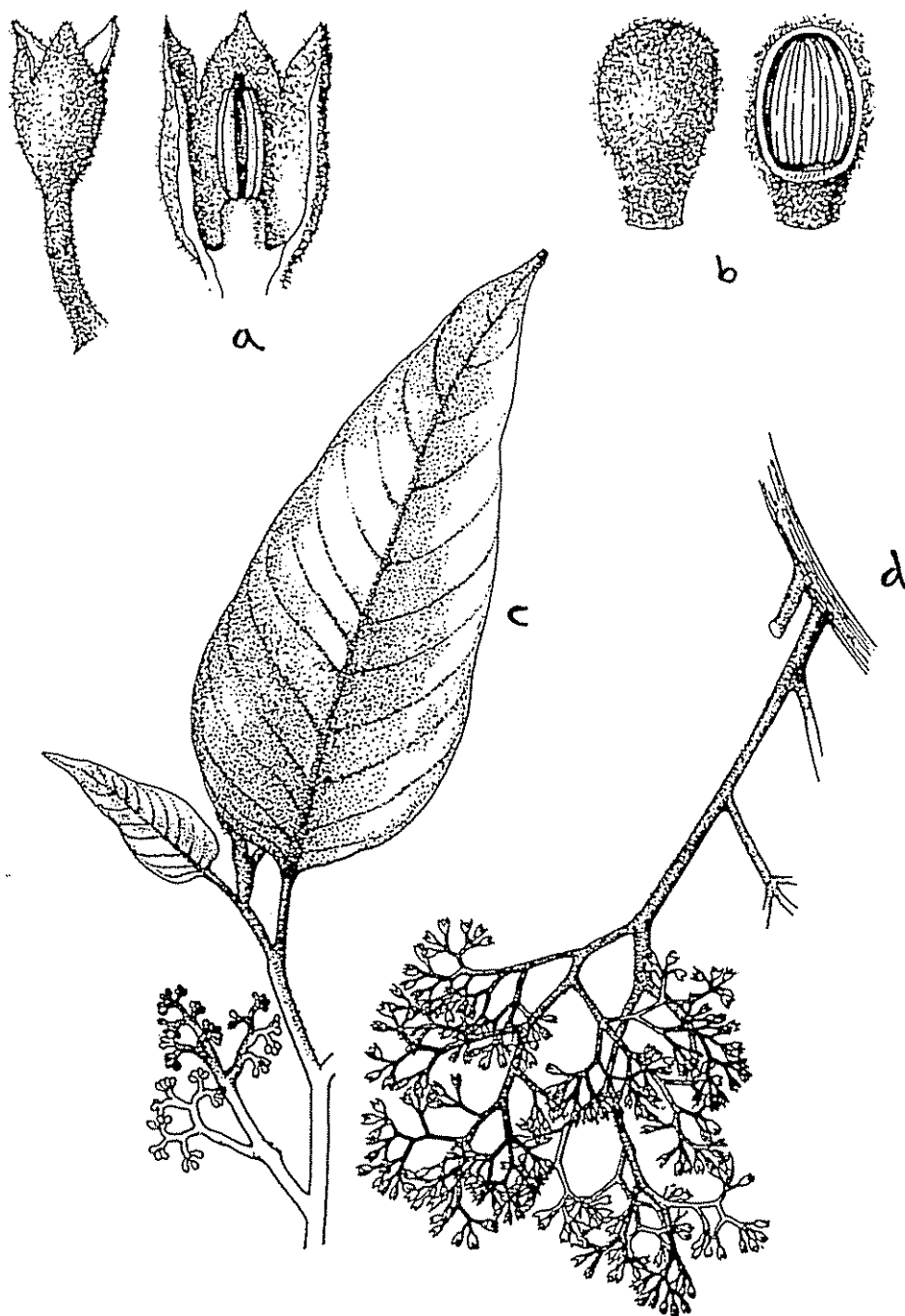


Figura 2. Detalles morfológicos de *Virola sebifera*. a-Flor estaminada; b-Fruto; c-Hojas; d-Rácimo floral. (Duke J. A. 1962. Myristicaceae. Flora of Panamá. Annals of the Missouri Botanical Garden 49 (3-4) 214-225)

Entre los usos tradicionales se destacan los que deriván de las propiedades medicinales de la resina extraída de la corteza para las fiebres, dolores estomacales y cicatrizante de heridas. Entre los indígenas se extrae veneno para flechas y alucinógenos capaces de provocar excitación. De los frutos se extrae aceite para fabricar candelas y jabón (Loureiro et al. 1989; Flores, 1992). Rodrigues (1972) indica la fama que tienen de curar enfermedades reumáticas, artríticas y hemorroides.

Los mencionados autores indican varios compuestos que posiblemente están relacionados con las citadas propiedades medicinales como las neoligninas, beta-sitosterol, triptaminas y otros alcaloides que de acuerdo con Flores (op cit.) pueden tener alguna curiosa relación con el término popular 'desvirolarse' o 'desvirolado' con que se refiere a los locos o descontrolados en Costa Rica.

2.1.3 Características de la madera

El gran número de especies del género en Amazonia ha permitido encontrar una amplia variación en el peso específico que permite clasificarlas entre las maderas livianas a pesadas (0.40 hasta 0.78 g/cm³). Por lo general son fáciles de trabajar, tienen buena estabilidad dimensional y secan rápido (Loureiro, 1989; Flores, 1992).

Las maderas de las dos especies son indicadas como poco resistentes al ataque de hongos y muy susceptibles a térmitas, coleópteros y otros insectos. Por eso se recomienda el pronto tratamiento con preservantes o que sea puesta inmersa en el agua hasta que sea aserrada.

2.1.4 Importancia económica

Entre las especies de valor comercial del trópico americano, las pertenecientes al género *Virola* están entre las principales fuentes de madera del continente por sus características altamente deseables para el fabrico de tableros y contraenchapados.

Dados de la WRI (1990) indican que del total de tableros y contraenchapados exportados en todo el mercado internacional en 1988/1989 alrededor de 60% del total corresponde a las exportaciones de madera tropical.

En la Amazonia brasileña hay gran cantidad de plantas procesadoras de tableros, los cuales obtienen de este género su principal materia-prima. Mousasticoshvily (1991) citado por Macedo y Anderson (1993) indica que la industria de productos forestales de esta región emplea miles de personas y genera ingresos anuales de \$ 50 millones.

En Costa Rica el desarrollo de plantaciones con especies nativas ha impulsado el interés por *Virola koschnyi* de modo que varias instituciones están promoviendo la siembra de la especie en viveros. Cabe señalar que siendo comumente encontrada en las orillas de cursos de agua, puede constituirse en alternativa a ser investigada para suelos con drenaje deficiente.

2.2 Los bosques tropicales

Los bosques tropicales constituyen masas arbóreas que, de acuerdo con Whitmore (1991) conforman los ecosistemas más complejos de la tierra, debido a la gran cantidad de especies vegetales y animales que ahí coexisten.

Los bosques tropicales pueden ser entendidos en su dinámica a partir de los factores y procesos involucrados en el ciclo de regeneración que de acuerdo con Whitmore (1984) está compuesto básicamente de tres fases: claro, regeneración y la fase madura. El vacío abierto por la caída de un árbol, derrumbes o por la acción del hombre, libera recursos que serán aprovechados por la vegetación ahí existente. Siendo este ciclo continuo en tiempo y espacio, con claros de diversos tamaños, el bosque húmedo tropical forma un mosaico de parches de vegetación en diferentes fases del ciclo.

La composición florística de los claros dependerá básicamente de las especies que ahí ya se encuentran pero también, del banco de semillas presentes en el suelo y de las semillas diseminadas que ahí llegan constantemente, cuya germinación será determinada

en gran medida por la cantidad de radiación solar que las alcance (Ridley, 1930, Budowski, 1965 y Guevara y Gómez-Pompa, 1976).

La regeneración portanto depende de una infinidad de factores que empiezan a actuar a partir de la diseminación de semillas a los sitios adecuados para la germinación y establecimiento de la plántula. El sitio adecuado para la semilla lo constituye una cantidad de factores como la acción de los depredadores, cantidad de radiación, temperatura y humedad suficientes. El establecimiento de las plántulas a su vez va a depender de la acción de herbívoros, disponibilidad de nutrimentos, humedad y radiación suficientes (Bazzaz, 1991).

2.2.1 La agrupación de las especies

Las semillas de las varias especies tropicales varían en sus necesidades específicas de condiciones para la germinación. Lo mismo sucede con las plántulas lo que permite agrupar las especies por el conjunto de características que conforman sus habilidades de regenerarse. Sin embargo, la diversidad de factores que actúan en las diversas etapas de la regeneración son de tal magnitud que se torna difícil agrupar por ejemplo bajo la extrema simplificación que representan las estrategias de reproducción 'r' y 'k' que diferenciarían, respectivamente las especies que producen 'más hijos de menor estatura' y 'menos hijos de mayor estatura'.

Finegan (1991), de acuerdo a lo planteado por varios autores (Budowski, 1963; Whitmore, 1975; Hartshorn, 1980) propone simplificar esta alta diversidad por medio de grupos ecológicos o gremios, que es definido por el mencionado autor como un grupo de especies que utilizan los mismos recursos del ambiente de la misma manera, los cuales determinan su comportamiento y sus requerimientos que permite una mayor comprensión de los bosques naturales y su dinámica.

La clasificación se fundamenta en la demanda diferenciada por luz para el crecimiento de las diferentes especies de los bosques. Por tanto, se reconoce el gremio de las escliófitas que agrupa las especies capaces de crecer, o de esperar largos periodos por una mayor entrada de luz, en el ambiente del sotobosque y las heliófitas que requieren un claro para regenerarse (Finegan y Sabogal, 1988).

2.2.2 La colonización de los claros

La formación de claros con el consecuente crecimiento de la vegetación ahí existente constituye portanto el proceso de cambio más importante de la dinámica de los bosques tropicales sin embargo, para conocer mejor el proceso es necesario considerar la variación ambiental que se presentan en ellos y su importancia para la regeneración.

Los claros se forman en respuesta a disturbios como el fuego, derrumbes, erupciones volcánicas, huracanes, la acción del hombre, la caída de árboles y etc... Son portanto causas distintas que provocan perturbaciones de distintas magnitudes. Una importante consecuencia de los distintos grados de perturbación lo constituyen el tamaño de los claros. Tal aspecto se revierte de importancia por que las condiciones dentro de un claro son variables desde la orilla hasta el centro (Whitmore, 1982)

Lang y Knight (1981) en un bosque tropical de bajura en Panamá encontraron mayor reclutamiento pero también mayor mortalidad en los claros que en las áreas de sotobosque. En Asia se ha observado que las especies dominantes del bosque primario sobrevivían y crecían normalmente sin embargo en aperturas de 2000-3000 m² las especies de bosque secundario presentaron dominancia. (Whitmore, 1982).

Brokaw (1985) quien observó que en claros pequeños de 150 m² las heliófitas inicialmente presentaron alta densidad pero luego alta mortalidad. En cambio en los claros grandes la tasa media de crecimiento en altura y la amplitud de la distribución por clase de tamaño, fue mayor para especies heliófitas que para las escliófitas, sin embargo, en ambos tipos de especies el crecimiento fue mayor al inicio que al final.

2.2.3 Las semillas en los bosques

Se ha visto la forma como se dá el proceso de regeneración en los bosques considerandose la dinámica de la colonización y del crecimiento en el tiempo en el ambiente de los claros. No obstante las semillas juegan un papel de importancia evidente en el proceso de regeneración pues se puede decir que son los agentes que dan inicio a la regeneración.

Janzen y Vásquez-Yanes (1991) indican la gran complejidad de eventos a que estarán sometidas la semillas desde la fructificación que incluye la dispersión, condiciones de germinación, depredadores, latencia, microdemografía y microgeografía de deposición y supervivencia, etc...

La germinación de las semillas en los bosques dependerá fundamentalmente de las condiciones prevalecientes luego de la diseminación. La época de diseminación es desde luego fundamental para la regeneración pues, de acuerdo con Garwood (1990) determina la época de germinación en función del clima.

Foster (1990) observó en un bosque húmedo tropical de Panamá que hay una sola temporada de máxima germinación de semillas a comienzos de la estación lluviosa y que las semillas de las plantas que fructifican al final de las lluvias no germinan antes del comienzo de la estación lluviosa siguiente. El autor concluye que la época de fructificación parece representar un arreglo entre las ventajas de la germinación temprana de semillas en la estación lluviosa, y la floración a la época de máxima abundancia de insectos cuando los polinizadores presumiblemente son más numerosos.

2.2.4 La diseminación de semillas

Ridley (1930) en su clásica obra sobre la diseminación de semillas define la diseminación como el proceso de transporte de las semillas y concluye que su ventaja más básica es la de difundir tan ampliamente las semillas que un número suficiente de ellas

puedan encontrar los sitios adecuados para la germinación y de este modo asegurar la existencia de la especie. Indica aún que entre varias de otras funciones, el alejar las semillas de los árboles madres para evitar las plagas ('pests') que ahí se acumulan.

A la luz de los conocimientos más recientes Howe y Smallwood, (1982) indican las siguientes hipótesis relacionadas con las ventajas asociadas a la diseminación:

- 1- Evitar la exagerada mortalidad de semillas y plántulas que normalmente se dá cerca del árbol madre.
- 2- Colonizar sitio perturbados.
- 3- Alcanzar determinados microhabitats adecuados para el establecimiento y crecimiento de la plántula.

Los principales medios de diseminación de semillas en los bosques tropicales son el viento y los animales. Entre estos dos medios, la diseminación por el viento es reportada por Whitmore (1974) como siendo menos eficiente ya que de acuerdo con observaciones en Asia, de una lista de doce especies de un sitio determinado la única diseminada por el viento fue también la menos efectivamente diseminada. El autor reporta aún resultados de Jones (1953) en un bosque lluvioso de Nigeria que la dispersión por el viento fue menos efectiva.

En el neotrópico Howe (1990) pudo comparar la eficiencia de diseminación de semillas de dos especies arbóreas con diferentes síndromes como lo son *Virola surinamensis* y *Tetragastris panamensis*. La última presenta semillas pequeñas, dulces y jugosas atrayendo dispersores generalistas y despilfarradores que promovieron la diseminación ineficiente en agregados acumulados en sus heces. En cambio, *Virola surinamensis* atrae especialistas que las dispersan más esparcidamente en el bosque, y que son atraídos por el alto valor nutritivo del arilo.

Los medios de diseminación juegan un papel importante en el proceso de regeneración pues la proximidad del árbol madre es un sitio extremadamente hostil. Las hipótesis mencionadas previamente en este acápite no son excluyentes pues una semilla puede ser alejada del árbol madre y alcanzar un sitio perturbado, o adecuado para el establecimiento de la plántula.

La fauna dispersora constituye un factor a ser tomado en cuenta en el manejo de los bosques con fines productivos. Las virolas, por ejemplo, a pesar de presentaren frutos altamente nutritivos, tienen considerable grado de especialización como lo demostró Howe y Smallwood (op. cit.), quienes observaron en Panamá que en un sitio con alrededor de 78 diferentes especies de vertebrados frugívoros tan solo 7 o 8 diseminan las semillas de las virolas.

De acuerdo con Howe y Smallwood (op. cit.) los medios de diseminación pueden ser agrupados por los siguientes síndromes:

Diseminadas por animales

Las semillas diseminadas por animales los atraen por ofrecer alimento, por ejercer atracción química, por adherirse al cuerpo de los dispersores o por mimetismo.

Como oferta de alimentos están diversos órganos como el arilo, pericarpo y la pulpa. En este caso los vertebrados son los principales dispersores. Como atractivos químicos los elaiosomas atraen las hormigas. Entre las que se adhieren al cuerpo del dispersor por medio de ganchos o por adhesión química la dispersión se dá por vertebrados. Por mimetismo actúan las colores que atraen los pájaros.

Diseminadas por el viento

Las semillas diseminadas por el viento presentan tamaño reducido, se asemejan al polvo y son producidas en millones. Otra característica marcante que pueden presentar

son la forma semejante a alas o plumas de modo que presentan una alta relación de superficie y volúmen que les facilite el arrastre por el viento.

Diseminadas por el agua

Las semillas diseminadas por el agua son basicamente de tres tipos:

Resistente al hundimiento: tienen formas especiales semejantes a pelos o babaza de animales. Su transporte se dá sumergidas por arrastre del flujo del agua.

Utilizan la tensión superficial: por general de tamaño pequeño, impermeables y flotan mientras están secas.

Bajo peso específico: presentan espacios llenos de aire o aceite siendo capaces de flotar por largas distancias.

Autodispersión

Semillas explosivas constituyen un ejemplo de este tipo de diseminación, por general son diseminadas secundariamente. Otras son las que por su forma pueden deslizar cuya eficacia depende de la humedad.

2.3 La importancia del conocimiento fenológico

El entendimiento de la dinámica de los bosques incluye el conocimiento de los ciclos vitales de las especies que los conforman. La fructificación y también las demás fases fenológicas de las especies arbóreas son eventos fundamentales que permiten prever las épocas de reproducción de las especies, sus ciclos de crecimiento vegetativo y otras informaciones de interés para el manejo.

Fournier (1974) considera que en el aprovechamiento de la fauna nativa es también de importancia el conocimiento fenológico pues permite una mejor comprensión de las cadenas de alimentos que forman parte estos animales. Agrega también cierta importancia en la planificación de actividades turísticas por la belleza impartida durante la floración en ciertas épocas del año.

Otro aspecto de interés forestal lo constituye el conocimiento de la época de fructificación de las semillas de especies de interés económico para el manejo forestal, para subsidiar actividades de recolección de germoplasma o para las poblaciones nativas, la época de cosecha de semillas de especies que permitan usos diversos como los reportados en 2.1.3 o simplemente los sitios para la ubicación de trampas para la captura de animales que atraídos por la fructificación puedan suplir proteína animal.

2.3.1 Las fases fenológicas y el clima

Las actividades fenológicas son casi siempre asociadas a las estaciones climáticas. Whitmore (1984) señala que la disponibilidad de agua presenta correlación con las fases fenológicas. En este sentido Garwood (1990) demostró que la época de diseminación de la mayoría de las semillas de las especies arbóreas de un bosque húmedo tropical encuentran la época más favorable para la germinación al inicio de la estación lluviosa.

La regeneración portanto se ve fuertemente influenciada por las épocas de ocurrencia de las fases fenológicas relacionadas a la fructificación. El clima es de suma importancia para varias especies como lo demostró Alvim (1960) con el café que necesita de una época de sequía para desatar el florecimiento. Otro tipo de relación con el clima lo observó Augsburg (1982) con *Hybanthus prunifolius* en Panamá en el que las yemas florales de este arbusto de sotobosque parecieron formarse en la estación lluviosa previa pero luego de una sequía estacional, la primera lluvia abundante indujo la floración.

El conocimiento más estricto de las condiciones climáticas que inducen determinado evento fenológico se ve dificultada por la interdependencia entre las variables climáticas (Finegan, 1992). Un ejemplo de Asia es que la creencia de que la floración en estos bosques sea estimulada por periodos de baja precipitación se ve contrastada por la indicación de Ng (1977) de que son los totales diarios lumínicos de los días claros de esta estación y no la baja precipitación en sí que induce la floración.

Alencar *et al.* (1979) en estudio que observó que las fenofases de 27 especies arbóreas por 12 años en Amazonia Central por medio de la regresión, que la mayoría de las especies florecieron durante el periodo más seco del año. Estos autores indicaron que, la luz tiene importancia en la floración por la diferencia entre el número de árboles florecidos en el estrato intermedio y el dosel.

Whitmore (1975) observó que existen evidencias de que en muchas especies tropicales la floración es provocada por el choque de frío o tensión del agua, sin embargo, la interdependencia de los factores climáticos complican la relación

2.3.2 El problema de la muestra adecuada

El comportamiento fenológico de las especies en los bosques tropicales no pueden ser extrapolados de un sitio a otro por la gran variación dentro y entre las especies. La diferencia de comportamiento entre sitios se encuentra bien documentada en la literatura como por ejemplo las épocas de fructificación de *Virola sebifera* entre mayo y octubre en Turrialba, Costa Rica observada por Artavia y Finegan (en prep.) en cambio, Howe (1981) encontró en la Isla de Barro Colorado en Panamá la fructificación entre setiembre y febrero.

La variación intraespecífica local es notable entre las especies dióicas como lo observó Augsburger (1982) con cinco especies arbustivas en Panamá, Bullock *et al.* (1981) con *Guarea rhopalocarpa* y por Bullock *et al.* (1983) con *Jacaratia dolicaula*, los dos últimos en La Selva, Costa Rica.

La asincronía entre especies dióicas suscita una cuestión. ¿Será realmente perjudicial a la regeneración el asincronismo intersexual? La cuestión debe de ser considerada con base en conocimiento de los sistemas de polinización pues estas especies dependen del pólen de los árboles estaminados para la fecundación. Si el agente polinizador es grande y puede efectuar vuelos largos no habrá problemas para que traiga pólen desde lejos sin embargo si son pequeños y no son capaces de vuelos largos entonces la polinización entre árboles vecinas podrá favorecer la consanguinidad y en este caso la asincronía podría ser una característica adaptativa pues disminuiría este efecto (Bawa et al. 1985; Bawa y Krugman, 1991).

En parte la cuestión depende de la calidad de la información fenológica. Hay muchos estudios de observaciones fenológicas pero desafortunadamente la mayoría toma en cuenta muestras pequeñas por especie como Frankie et al. (1974) y Alencar et al. (1979), o entonces corto periodo de observación o ambas a la vez. Fournier (1974) sugiere un tamaño mínimo de muestra de diez individuos por sitio por especie, sin embargo, entre especies dióicas sería recomendable el doble con igual número de individuos de cada sexo.

2.3.3 El efecto del estrato en las fenofases

El trabajo de Alencar et al. (1979) pese el tamaño de la muestra demostró la diferencia de comportamiento en relación al estrato ocupado pues concluyeron que los árboles del dosel florecieron y frutificaron en mayor número. Se señala que el trabajo incluyó árboles de cada especie en cada estrato por doce años.

Opler *et al.* (1980), en La Selva, Costa Rica, verificaron que las fenofases de las especies del sotobosque por lo general no evidenciaron picos claros, sin embargo en el dosel de este mismo sitio Frankie et al. (1974) demostraron la existencia de picos evidentes y bien marcados para varias especies.

Las diferencias de comportamiento fenológico inter o intraespecífico en los distintos estratos del bosque revelan otro aspecto a ser tomado en la definición de la muestra representativa de las especies arbóreas ya que una proporción significativa es encontrada en el estrato intermedio. El comportamiento diferenciado en los estratos sugieren la variación ambiental local como factor de importancia para la sucesión de las fenofases y a la vez sugiere que las fases fenológicas no deben de ser extrapoladas excepto por algunos rasgos generales como la mayor caída de hojas o la floración en una estación determinada pero, para el uso más corriente de la información fenológica que es la recolecta de semillas la información local es insustituible.

2.4 El crecimiento en los bosques

El proceso de regeneración se da por la ocupación del claro por la vegetación ahí existente y por lo tanto su crecimiento y los factores que lo afectan son de suma importancia para el entendimiento del proceso. Los factores que actúan son varios, desde factores intrínsecos como la composición florística hasta la intensidad de la perturbación.

Se puede definir el crecimiento por Kozlowski, (1962) como siendo la variación del tamaño de un individuo por unidad de tiempo. Su cuantificación por unidad de tiempo que se denomina incremento.

De acuerdo con Rollet, (1980) el diámetro es el parámetro más importante como indicador del volumen maderable, sin embargo, otros indicadores del crecimiento como la altura de la planta, peso seco, área foliar pueden ser utilizados de acuerdo a la información que se busca.

2.4.1 Competencia

La competencia puede ser definida como la interacción entre individuos que comparten el uso de un recurso de disponibilidad limitada, conduciendo a una reducción

del crecimiento y/o la reproducción, y la supervivencia de los individuos que compiten (Begon et al., 1986).

Un individuo compete con miembros de su propia especie o con las demás especies por agua, luz, espacio, nutrimentos, dispersores, polinizadores y muchos otros recursos para atender sus necesidades pero la naturaleza de la competencia entre especies difiere debido a la variación en las necesidades y adaptaciones de diferentes especies .

El crecimiento es por tanto sumamente influenciado por la competencia. Al nivel de los árboles del bosque tal como se ilustra con el traslape de copas y sistemas radiculares sin embargo, Husch *et al.* (1982) indican que la competencia, en general, es el elemento menos importante en el manejo del bosque porque puede ser controlado por tratamientos silviculturales.

La composición florística es sumamente influenciada por la competencia ya que la variación ambiental en tiempo y espacio determina condiciones en las que la presencia o ausencia de una especie dependerá de su capacidad competitiva. Lo demuestra los parches de diferentes grados de regeneración en los que determinadas especies logran establecerse por su habilidad de crecer en el nivel de radiación local y otras que necesitan de la perturbación para crecer, sin embargo hay espacio para la coexistencia debido a la presencia de diferentes nichos de regeneración (Begon *et al.* (1986; Finegan, 1991).

La competencia en un bosque primario se dá por tanto a nivel de la regeneración pues la dinámica del bosque está basada por el ritmo de formación de los claros que, por su vez son de tamaños variables lo que determina de que gremios serán las especies que se van a regenerar. La cantidad de luz que las alcance determinará si serán esciófitas o heliófitas (Whitmore, 1991).

2.4.2 Luz

La luz varía en el espacio y tiempo dentro del bosque. La variación se da en el nivel horizontal y vertical y en el tiempo varía durante el día y las estaciones. Constituye un recurso por el que la competencia determinará las especies que lograrán regenerarse sean esciófitas o heliófitas.

En el proceso de regeneración el crecimiento de las especies varía conforme la condiciones y la disponibilidad de los recursos pero también durante la vida de un árbol las necesidades lumínicas son variables. Clark y Clark, (1987) señalan las limitaciones que resultan de la clasificación estática de las especies como exigentes en luz o tolerantes a la sombra por la variación en las necesidades de luz de acuerdo con la edad. Estos autores indican aún que las especies presentan diferentes capacidades de esperar por mejores condiciones de luz de modo que en algunas hay un límite de tiempo luego del cual el crecimiento se estanca aunque aumente la radiación local.

La clasificación con base en la capacidad de crecimiento por las condiciones de luz no parece de todo inadecuada para la regeneración no establecida ($dap \leq 10$ cm). Las demandas de árboles de mayores dimensiones no ha sido considerada en la clasificación, de modo que las diferencias en las necesidades lumínicas en realidad cobran mayor importancia en los estagio iniciales de la vida de los árboles. Hay que considerar además la respuesta de las especies cambios lumínicos como lo demostraron Fetcher *et al.* (1987) al variar el régimen de luz con arbolitos de varias especies encontrando plántulas que no fueron totalmente capaces de ajustarse al nuevo ambiente.

2.4.3 La medición de la luz

En los estudios de los bosques tropicales la medición del efecto de la luz en el crecimiento se ha dado básicamente con dos métodos de evaluación: la observación subjetiva como las de Synnott, (1979) o la de Clark y Clark (1987) y las mediciones con

recursos fotográficos y otros tipos de sensores automáticos (Rich, 1989).

Las mediciones basadas en observaciones subjetivas presentan la ventaja de ser más simples y económicas, sin embargo, la medición directa con instrumentos tienen la posibilidad de que la situación encontrada queda registrada para análisis posteriores.

A pesar de las ventajas de la fotografía hemisférica la variación espacial de las condiciones microambientales impide la extrapolación entre puntos cercanos. Sin embargo permite la obtención de medidas absolutas y relativas de radiación ya que cuantifica la radiación medida mientras en los métodos subjetivos simplemente se califica una condición determinada del dosel y además conlleva una gran influencia del observador.

Clark y Clark, (1992) demostraron que la escala subjetiva puede tener un significado biológico como lo demostraron con la obtención de una correlación estadísticamente significativa con el crecimiento y con los indicadores del nivel de radiación medidos por las fotografías hemisféricas.

Los métodos de medición de la luz mencionados constituyen recursos metodológicos para controlar la distribución del recurso luz en el ambiente del bosque. La definición del mejor método va variar de acuerdo al tipo de información que se necesita, no obstante cabe señalar que los métodos subjetivos son evidentemente más económicos y su uso entre forestales puede constituirse en importante instrumento para la toma de decisiones sobre operaciones silviculturales.

2.4.4 Forma de copa

El área fotosintética de los árboles constituye información valiosa para conocer con más claridad la respuesta de las plantas a los cambios ambientales en términos de su crecimiento no obstante, la medición directa conlleva problemas de orden práctica con árboles de grandes dimensiones.

Dawkins citado por Synnott (1979) desarrolló una escala de evaluación de forma de copa cuya estimación se hace tomando en cuenta la especie y el tamaño del árbol para asignar notas subjetivas bajo el principio de que cuanto más frondosa mayor será su crecimiento.

El problema que se presenta está en conocer para cada especie la forma ideal, o más perfecta que muchas veces no necesariamente es circular como pretende que sea la escala en algunos casos. En muchos casos la forma óptima de una especie no es circular de modo que el evaluador debe de tomar en cuenta las características de la especie de modo a no despreciar o subestimar árboles que presentan buena forma a pesar de no se encontraren exactamente dentro de la escala de valores mencionada.

2.4.5 Otros factores

Hay una serie de otros factores importantes en los que se refiere al crecimiento de los árboles en los bosques como la infestación de lianas en las copas, el tamaño de los árboles, suelos y el clima entre los más sobresalientes (Clark y Clark, 1990; Sitoe, 1992).

El crecimiento de los árboles responde a estímulos del ambiente pero hay aspectos intrínsecos de las especies que deben ser considerados como lo señala Koriba (1960) que clasifica las especies en intermitentes y siempre crecientes de acuerdo a su variación anual. Brelstprechter y Bethel (1990) encontraron en el bosque húmedo tropical de La Selva en Costa Rica que los factores del clima variaron de forma sincrónica con el crecimiento de las especies intermitentes pero no sincronizada con las de crecimiento continuo.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Descripción de los sitios

3.1.1 El bosque muy húmedo premontano primario

El bosque primario se encuentra localizado en La Virgen de Sarapiquí, Distrito Segundo, Canton Décimo de la Provincia de Heredia. De acuerdo con Holdridge (1987), se presenta como una formación vegetal bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P). La longitud es 84° 07'W y la latitud, 10° 25'N (Figura 3)

El bosque presenta una superficie total de 80 ha parte de los cuales están destinados a estudios del Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales. Parte de esta área fue aprovechada para madera con fines científicos entre los años de 1989 y 1990. Corresponde a nueve parcelas permanentes de 100 x 100 m cada una rodeadas por fajas de amortiguamiento de 40m de ancho, totalizando una superficie de 29,16 ha.

La composición florística original presentó *Pentaclethra macroloba* ocupando la cuarta parte del peso ecológico, según el IVI (Índice de valor de importancia). *Vochysia ferruginea* fue la segunda especie en importancia con un 5%. Las especies del presente estudio son proporcionalmente escasas presentando en conjunto apenas un 0.15% y en términos de área basal, 0.8% para *V. sebifera* y 1.0% para *V. koschnyi* (Manta, 1988).

3.1.2 El bosque muy húmedo premontano secundario

El bosque secundario se encuentra en terrenos del CATIE, Turrialba, Cantón Quinto de la Provincia de Cartago. Esta se encuentra aproximadamente en las coordenadas 9° 53' de latitud Norte y 83° 38' longitud Oeste, a una altitud de aproximadamente 630 msnm (Figura 3).

Según la clasificación de Holdridge (1987), pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo premontano (bmh-p), temperatura media anual de 22,10°C, precipitación

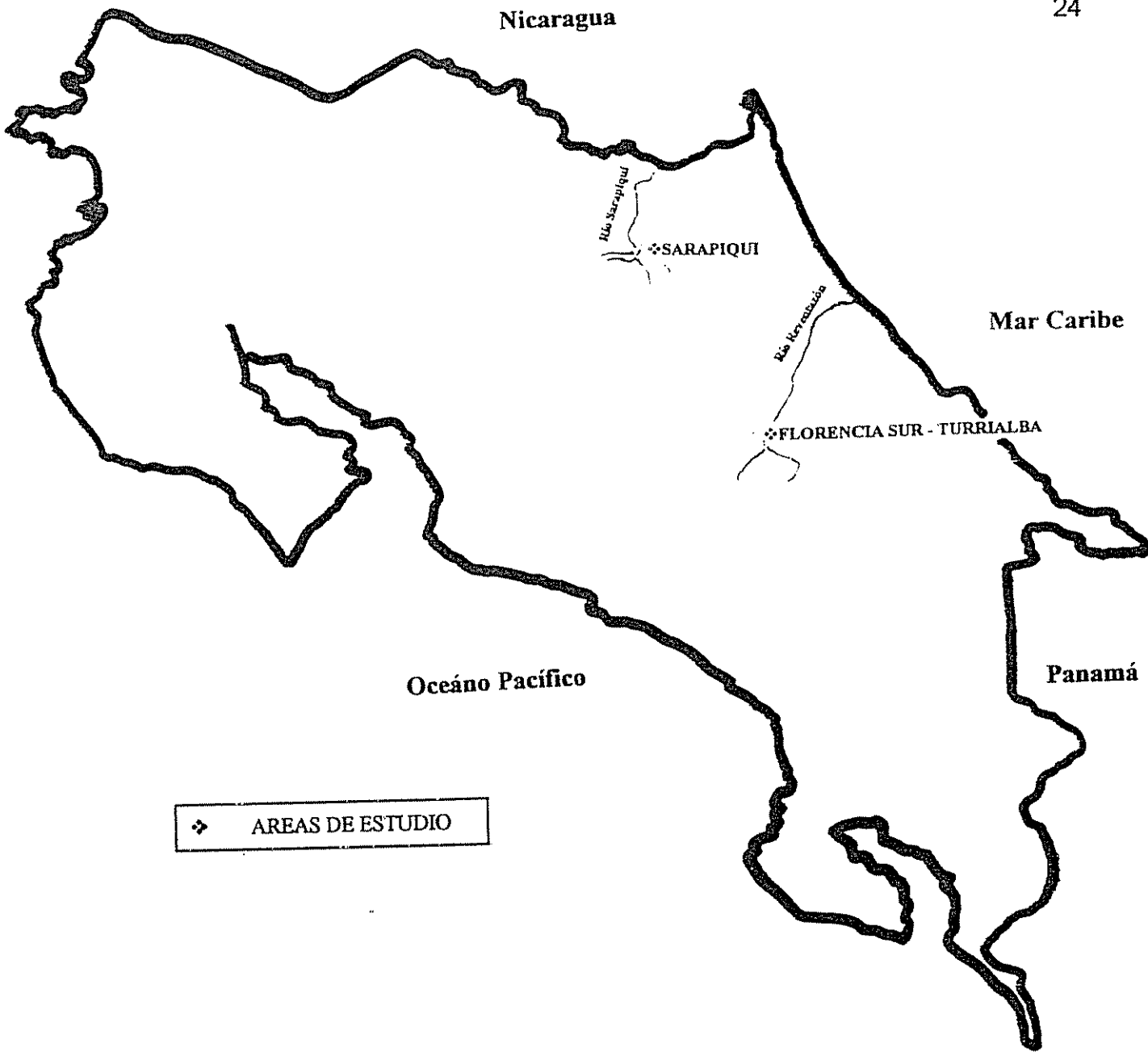


Figura 3. Ubicación geográfica de los dos sitios del estudio.

mé debate anual de 2600mm y altitud entre 520 y 602 msnm (Figura 5).

El bosque ocupa un área de 9,67 ha. Fue aprovechado en 1966 para fines de estudio y se encuentra en una etapa de sucesión avanzada, habiéndose desarrollado de un cafetal abandonado y sobre un suelo arcilloso, ácido y de baja fertilidad (Martinez, 1979). El presente estudio se concentró en los 3,14 ha actualmente demarcados con líneas de inventario del proyecto RENARM-CATIE.

Los datos de clima fueron proporcionados por la estación Biológica La Selva que esta situada en una zona de vida distinta, clasificada también por el sistema de Holdridge de bosque muy húmedo tropical con 4000 mm de precipitación pluviométrica al año y temperatura anual promedio de 25°C. Sin embargo se encuentra a apenas 7 Km del bosque del presente estudio (Figura 4).

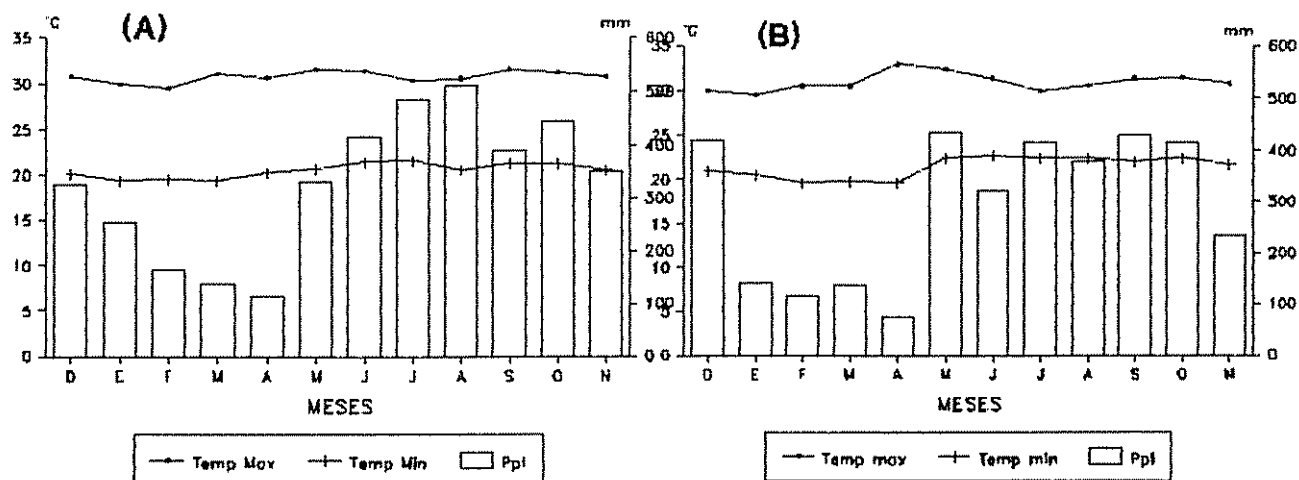


Figura 4. Promedios mensuales de temperatura máxima, mínima y totales mensuales de precipitación en La Estación Biológica La Selva. (A)1984-1993; (B) Diciembre de 1992- Noviembre de 1993 (OTS).

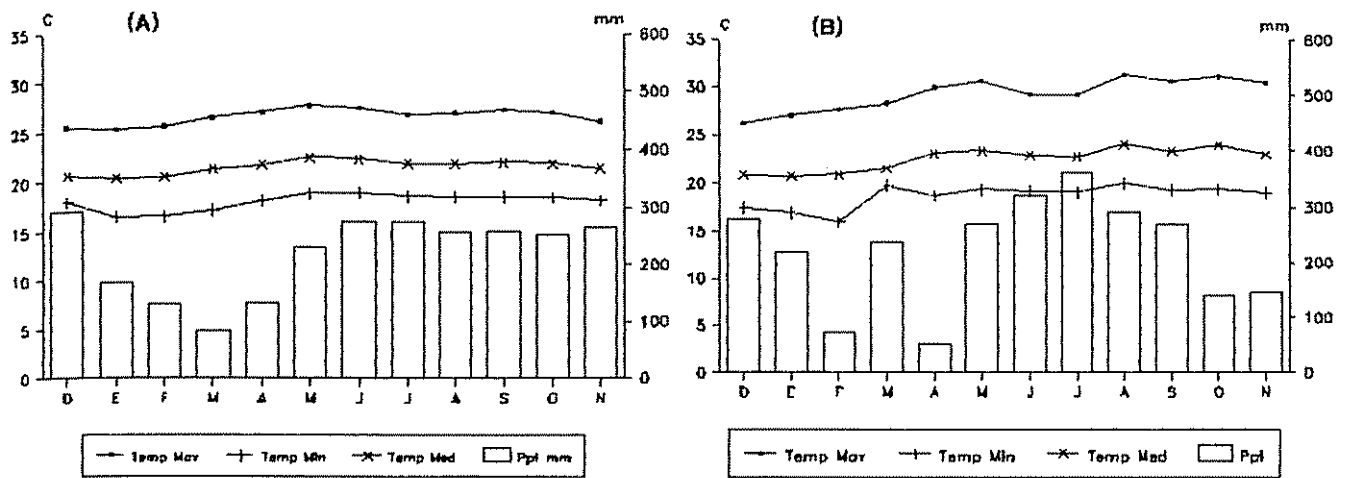


Figura 5. Promedios mensuales de temperatura máxima, media, mínima y totales mensuales de precipitación en la Estación Meteorológica CATIE. (A) 1949-1992; (B) 1993

Datos del Proyecto RENARM-CATIE de un inventario que consideró los árboles con $DAP \geq 30$ cm indicó que *Viola koschnyi* es una especie relativamente escasa con 1.2% del área basal pero, *Viola sebifera* es una de las más comunes pues contribuye con 7.7% del área basal. Otras especies comunes son, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara* y *Ocotea sp.* El presente estudio se concentró en el sector de 3.14 ha al que corresponde el área inventariada.

3.2 Identificación de las especies

La identificación de las dos especies se hizo de acuerdo con Standley (1936) y Duke (1962), considerandose las siguientes características que permitieron diferenciarlas con el uso de la siguiente clave.

a. *Viola*

aa. Hojas pecioladas de 14-30cm de largo, 10-15 pares de nervios, nervios secundarios de 10-28mm en ambos lados (promedio < 1 cm), *V. sebifera*.

ab. Hojas pequeño-pecioladas, oblongo-lanceolados, 10-22cm de largo, ápice acuminado o atenuado, algo cordadas en la base, 20-35 pares de nervios, los secundarios de 18-35mm (promedio > 1cm). *V. koschnyi*.

Señalase que la densidad de nervaduras por hoja constituyó el principal aspecto para la diferenciación de las especies en los árboles más jóvenes.

3.3 Estudio fenológico

3.3.1 La selección de los árboles

Fueron marcados árboles adultos y sanos de cada especie en cada uno de los dos sitios mencionados. Fueron seleccionados de modo a asegurar buena visibilidad de las copas desde varios puntos lo que se hizo con un binocular marca Tasco Zip con lentes de 7 mm por 35 mm.

En el bosque primario los árboles fueron preferencialmente escogidos dentro de las parcelas permanentes establecidas por el Grupo de Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE pero, para alcanzar el número necesario se hizo necesario elegir árboles en las fajas de amortiguamiento. Para *Virola sebifera* se alcanzó más que el número necesario con 12 estaminados y 10 pistilados pero con *Virola koschnyi* de los veinte que se encontraron, solo siete árboles eran pistilados, once estaminados y dos que no florecieron.

En el bosque secundario la gran abundancia de árboles de *Virola sebifera* permitió el uso de apenas los 3,14 ha. En el que se encontraron más que la cantidad necesaria de modo que cuando se pudo determinar el sexo de los individuos se hizo la selección aleatoria de los veinte árboles, siendo diez de cada sexo. Para *Virola koschnyi* se hizo indispensable observar árboles del área restante aún así no se pudo encontrar más que diecisiete, siendo diez estaminados, seis pistilados y uno que no presentó flores.

3.3.2 Las fases fenológicas

Los fenómenos fenológicos fueron observados con base en la metodología de Alencar et al (1979), incorporando algunos cambios con respecto a las fenofases basadas en estadios de las hojas y por el conteo de cáscaras y semillas caídas que se hizo como parte del estudio. Tratóse de determinar las siguientes fases de los árboles:

- 1 - Inicio de floración.
- 2 - Gran cantidad de flores.
- 3 - Floración terminada.
- 4 - Primeros frutos verdes.
- 5 - Presencia de frutos maduros.
- 6- Presencia de frutos abiertos vacíos
- 7 - Caída de frutos empezando.
- 8 - Caída de frutos terminado.
- 9 - Mayoría de las hojas son nuevas.
- 10 - Mayoría de las hojas son viejas.

Las observaciones fueron mensuales hasta que aparecieron las primeras flores, quincenales durante la floración y semanales durante la fructificación.

3.3.3 La determinación del sexo de los árboles.

Fueron cosechadas muestras de inflorescencias y posteriormente, en el laboratorio, se certificó del sexo del árbol, basándose en la presencia de estambres presentes en la flor masculina y ausentes en la pistilada (Joly,1976).

3.4 El estudio de las semillas

3.4.1 Bajo condiciones naturales

Los procedimientos de esta fase del trabajo de campo fueron similares para los dos sitios del estudio.

Los árboles pistilados seleccionados para el estudio fenológico fueron utilizados como centros de superficies circulares de 80m de diámetro, en distancia horizontal, Howe (1985). Dentro de cada círculo, fue ubicado al azar un eje de 40m desde el foco hasta el perímetro, que orientó el establecimiento de una cuña de 10° de apertura. La cuña fue dividida en cuatro segmentos de 10m de largo, basados en su eje central (Figura 6).

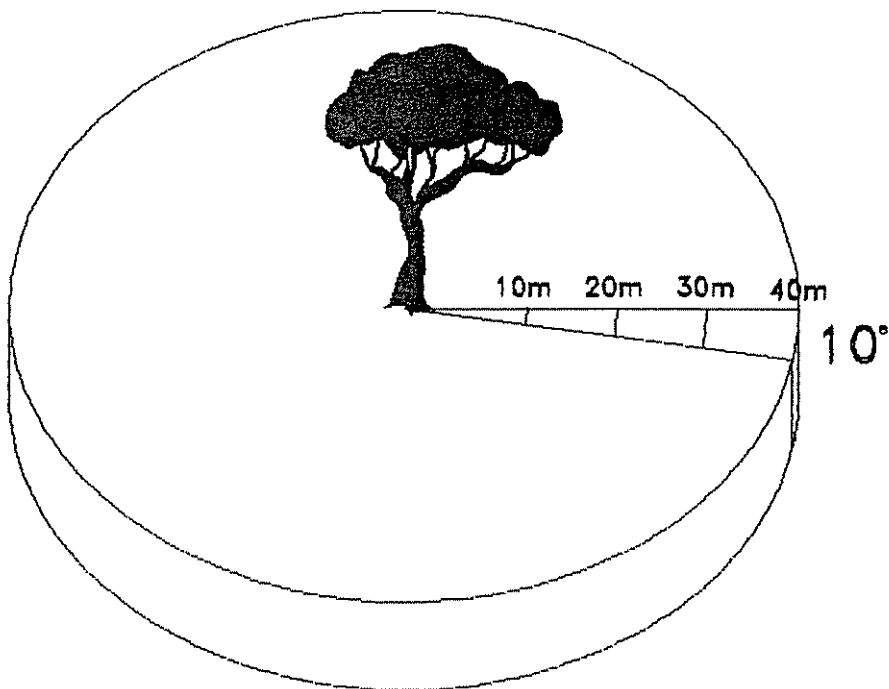


Figura 6. Representación esquemática de las cuñas de conteo de las semillas.

En las cuñas se contaron los frutos caídos dos veces por semana en cada segmento de modo a establecer la época de pico de dispersión de semillas y estimar la cantidad promedio de semillas producidas por árbol.

Los valores encontrados fueron corregidos para toda el área abarcada por la copa de cada árbol. Con estos se estimó el promedio de semillas producidas por árbol de cada especie en cada sitio.

3.4.2 En condiciones controladas

Los sitios presentaron condiciones distintas para la conducción de este estudio de modo que se presentarán los procedimientos efectuados por sitio.

La cosecha de semillas para esta fase del trabajo se hizo en agosto de 1993 en el bosque primario y en setiembre de 1993 en el bosque secundario, con la ayuda de un escalador del proyecto de Recursos Genéticos del CATIE.

Fueron limpiadas de sus arilos y mezcladas. Parte fue destinada a la siembra de los experimentos del bosque (acápite 3.4.3), para los estudios en el laboratorio y cuarto de germinación.

3.4.2.1 Peso fresco

La determinación del peso fresco se hizo luego de limpiadas de sus arillos en balanza analítica de 0.01g de precisión.

3.4.2.2 Humedad

La determinación de humedad se hizo por el proceso de remoción del agua con calor (105°C por 24 horas), en horno seco para luego determinar el peso seco en balanza analítica de 0.01g de precisión.

3.4.2.3 Germinación

Se utilizaron seis muestras de veinte semillas de cada especie de cada sitio. Cada muestra fue sembrada en una caja plástica con tierra esterelizada en autoclave a 120° C y a 1 atm de presión por treinta minutos.

Luego de sembradas los recipientes fueron colocados en el cuarto de germinación donde se mantuvo una temperatura que varió de 25-26° C, humedad relativa del aire de 100% y 85% de lux.

Siete días después se hizo el primer conteo de plántulas y semanalmente se hicieron dos conteos hasta el cierre de las germinaciones.

3.4.3 La siembra de semillas

Esta parte del estudio de semillas se hizo con la implantación de un experimento tratando de que se diera en el período de máxima caída de cápsulas de los árboles del estudio fenológico.

3.4.3.1 La estratificación de los sitios

Bosque Primario

La unidad experimental fueron cuadrados de 0,5m x 0,5m, conteniendo un total de 20 semillas, 5 cm espaciadas entre si y ubicadas en dos estratos, 'camino' y 'sotobosque' de una parcela de 3.24 ha que sufrió intervención silvicultural.

El diseño experimental constó de una estratificación aleatoria con seis repeticiones en el estrato camino y en el estrato sotobosque con y sin jaulas totalizando 24 parcelas por especie. Las parcelas fueron ubicadas aleatoriamente en los estratos bajo la restricción de no estar a menos de cinco metros de los cuadrados del ensayo con los árboles sembrados que se describirá adelante.

Las jaulas utilizadas, de aluminio galvanizado, tenían malla cuadrada de medio centímetro de lado. Fueron hundidas hasta 20 cm de profundidad y tenían 1,40 m de altura. Se determinó el factor de sitio total de cada parcela mediante el uso de fotografías hemisféricas en la forma descrita en el acápite 3.5.1.

Las evaluaciones consistieron en dos observaciones semanales de la germinación de las semillas, conteos de semillas en los cuadrados sin jaulas para determinar el número de semillas removidas y recolecta de muestras al final del estudio para la prueba del tetrazolium.

Bosque secundario

Se implantó el experimento en el bosque secundario considerando dos estratos, 'limpio' y 'no modificado'. En el primero toda la vegetación en un radio de 5 m del punto de la siembra con menos de 5 cm de diámetro fue eliminada con machete. En el segundo no se modificó la vegetación existente.

Fueron aplicados en este sitio los principales rasgos del experimento del bosque primario en cuanto a las unidades experimentales, época de implantación y determinación del factor de sitio total de cada parcela mediante el uso de fotografías hemisféricas. Se distribuyeron aleatoriamente doce jaulas por especie por estrato y doce cuadrados sin jaulas por parcela por estrato, totalizando para cada especie 24 parcelas. Se observaron las restricciones de no establecerse parcelas con menos de diez metros de distancia entre si y de la orilla del bosque.

3.4.3.2 La viabilidad de las semillas.

Al final de periodo del estudio, en diciembre de 1993, se recolectaron las semillas no germinadas por jaula para la prueba del tetrazolium que, en contacto con los tejidos vivos forma pigmentos rojos insolubles (Schopmeyer, 1974).

Para tanto se tomaron las muestras de las semillas agrupadas por las parcelas a las que pertenecían y se cortó la extremidad opuesta al primordio radicular para facilitar la embibición con agua destilada por 20 horas.

Luego de la embibición se removió la testa y el embrión para ser introducido en solución de 1% de tetrazolium en agua por tres horas. Se consideraron como semillas viables las que presentaron los embriones de color rojo.

3.5 El estudio de crecimiento

El estudio del crecimiento se dividió en dos partes. En una se observaron el crecimiento de brinzales y latizales de la regeneración natural. En otra, fue implantado un experimento con arbolitos de las dos especies producidos en vivero que fueron sembrados en los dos bosques.

3.5.1 La regeneración natural

La regeneración de las dos especies fue obtenida por medio de un censo dentro de las parcelas permanentes de todos los árboles que se pudo encontrar con $DAP \leq 10$ cm y por lo menos 30 cm de altura.

Cada uno de los árboles encontrados en el bosque primario fue ubicado aprovechándose los árboles de la regeneración con $DAP \geq 10$ cm ya señalados por el Grupo de Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE. Así que cada virola tenía como *dirección* la identificación del árbol más cerca.

En el bosque secundario para la ubicación de las virolas encontradas se utilizaron las líneas de inventario ya establecidas por el proyecto RENARM-CATIE.

La regeneración, que puede ser entendida como todas las especies arbóreas de $DAP < 40$ cm, fue agrupada por una modificación de las clases de tamaño de Barnard (1950). En este estudio se estudió la regeneración no establecida, considerándose como tal los árboles de $DAP < 10$ cm categorizando como sigue:

Brinzales: árboles de 0.30 cm - 1.49cm de altura.

Latizales bajos: árboles de 1.5 cm de altura -4.9cm de diámetro.

Latizales altos: árboles de 5 cm - 9.9 cm de diámetro.

Se determinaron al inicio del trabajo las clases de iluminación por el criterio de Clark y Clark (1987), la forma de copa por Synnot (1979) y grado de infestación de lianas por Clark y Clark (1990).

3.5.1.1 Clases de iluminación

Esta variable fue determinada al inicio del estudio de acuerdo a la escala de Clark y Clark (1987). Con dicha escala se pretendió caracterizar la iluminación de cada árbol. La escala que se empleó fue la que sigue.

1. Copa completamente expuesta - Sin copas vecinas dentro del rango del cono invertido de 90° que incluye la copa del árbol.
2. Plena luz vertical superior - Se estima que 90% de la copa recibe luz vertical directa.
3. Alguna luz vertical superior - Se estima que 10-90% de la copa recibe luz vertical directa.
4. Luz lateral alta
5. Luz lateral moderada.
6. Luz lateral baja

3.5.1.2 Forma de copa.

Esta variable fue determinada al inicio del estudio y con ella se buscó determinar en base a la escala de Synott (1979), el estado de cada árbol del estudio tal como sigue:

- | | |
|--------------|-------------|
| 1. Muy pobre | 4. Buena |
| 2. Pobre | 5. Perfecta |
| 3. Tolerable | |

3.5.1.3 Grado de infestación de lianas

Se adoptó la escala de Clark y Clark (1990) para la determinación de esta variable al inicio del estudio. Los niveles de infestación fueron los que siguen:

1. 0% de la copa infestada
2. 1-25% de la copa infestada
3. 26-50% de la copa infestada
4. 51-75% de la copa infestada
5. 76-100% de la copa infestada

3.5.1.4 Las mediciones iniciales de cada clase de tamaño

Las medidas iniciales de los brinzales y latizales bajos fueron para las variables altura total, diámetro del tallo a 5 cm de altura, forma de copa e iluminación, mediante el uso de fotografías hemisféricas y por la escala Clark de iluminación. A cada tres meses se tomaron las medidas de altura y de diámetro.

Las medidas iniciales de los latizales altos fueron diámetro a la altura del pecho, altura total, forma de copa, infestación de lianas e iluminación por la escala Clark. Dichas mediciones fueron repetidas cada tres meses sobre el mismo punto señalados con uso de pintura para señalarlos.

Las medidas de diámetro de las clases menores de tamaño se hizo siempre en el mismo punto señalado con tinta en la época de la primera medición. La medida de altura o longitud del tallo se hizo con cinta metrica de 0.1 cm de precisión. Los latizales bajos más altos ($H \geq 3,5$ m) se midieron con una vara telescópica también con precisión de 1 cm.

En los casos que se encontraba una planta con ápice muerto se consideró la altura máxima el último punto del tallo en el que había una ramificación.

Los latizales altos fueron medidos en el diámetro a 1,30m de altura con cinta métrica de 0.1 cm de precisión. El punto de medición fue señalado con tinta. La altura con la vara telecópica hasta los 7.0 m, los árboles más altos también se utilizó la vara telescópica pero se estimó el valor total con una precisión de 10 cm.

Las mediciones cubrieron cuatro trimestres. Empezaron en diciembre de 1992 y luego se realizaron en marzo, junio, setiembre y diciembre de 1993, totalizando cinco mediciones.

Las fotografías hemisféricas fueron tomadas en el extremo superior de cada brinzal y latizal bajo. Para la toma se utilizó una cámara NIKON FM2 que tenía acoplada un dispositivo 'data-back' de marca NIKON MF-16 que identificaba cada fotografía con un número particular.

La cobertura del horizonte hemisférico de las fotografías fue conferido por una lente 'FISHEYE' NIKKOR 8 mm F/2.8. La película utilizada tenía sensibilidad de 400 ASA. Los ajustes de las exposiciones se hicieron con foco hacia el infinito y velocidad mínima del obturador de 1/60 segundo. Las tomas se dieron con el cielo cubierto de nubes sin exposición directa del sol, sin vientos o lluvias.

La cámara estaba conectada a una estructura metálica de doble balancín regulable para que el conjunto lente-cámara se encontrara perfectamente en la posición horizontal. Dicha estructura estaba soportada por barras metálicas en arreglo telescópico para permitir la toma de fotografías hasta cerca de 5,0 m de altura.

A cada toma se obedeció a la orientación Norte-Sur de modo a que el software utilizado en los análisis, "CANOPY" (Rich, 1989), pudiera indicar correctamente los valores correspondientes para la estimación de los totales de radiaciones directa (DSF), indirecta bajo dosel (ISF) y el factor de sitio total (TSF).

Para el cálculo del factor de sitio total (TSF), de acuerdo con Cabrelli (1992), se integraron los factores ISF y DSF, corregidos por la proporción de la radiación directa y indirecta sobre dosel a través de la siguiente ecuación:

$$TSF = a.ISF + b.DSF$$

$a = 0.55$ (Proporción de radiación indirecta que llega sobre dosel respecto al total)

$b = 0.45$ (Proporción de radiación directa que llega sobre dosel respecto al total)

3.5.2 Los árboles sembrados

Se sembraron arbolitos producidos en vivero con semillas cosechadas en por lo menos diez árboles de los sitios del estudio o cerca de ellos. En Turrialba, las semillas fueron cosechadas en julio de 1991 especialmente del Bosque Los Espaveles y en los alrededores de la sede del CATIE a 2 km del bosque secundario por las facilidades de acceso. Esto se dió porque al momento de sembrar semillas se buscaron los árboles que dieron las mejores cosechas de frutos abiertos caídos.

En el bosque primario, las semillas por las mismas razones expuestas fueron cosechadas en el bosque pero también bajo los árboles de los potreros cercanos.

Las semillas fueron sembradas en julio de 1992 en bolsas de polietileno negro perforadas llenas de tierra mezclada con arena en la proporción de 1:1. A los cinco meses de vivero se los transportaron hasta los bosques del estudio para la siembra que se dió en diciembre de 1992 en los dos sitios en cuadrados de $1m^2$ en el que se sembraron con la tierra de la bolsa nueve arbolitos con un espaciamiento de aproximadamente 40cm entre sí.

Las variables medidas fueron, diámetro al ras del suelo y largo del tallo. Se registraron las plantas que murieron o desaparecieron y se apuntaron las causas que se pudo identificar. Las mediciones al igual que en la regeneración natural, cubrieron cuatro trimestres a lo que correspondieron mediciones por cinco oportunidades.

A cada parcela correspondió una fotografía hemisférica tomada desde su centro para la determinación del factor de sitio total por los métodos ya descritos. Las tomas se realizaron en junio de 1993.

En cada uno de los sitios las parcelas fueron ubicadas por estratos de acuerdo con restricciones específicas de los bosques que se detallan a seguir.

Bosque primario

La Implantación se dió en la parcela cinco del bosque primario que integra las investigaciones del Grupo de Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE.

En esta parcela se realizó un tratamiento de refinamiento-liberación post cosecha que consistió en la eliminación de todos los árboles de especies no comerciales con dap ≥ 40 cm. También se eliminaron todos los árboles de dap ≥ 10 cm que traslapaban o oprimían a las de los individuos seleccionables para futura cosecha.

El aprovechamiento se hizo en junio-setiembre de 1990 y el tratamiento silvicultural en abril-mayo de 1991. Quiroz y Finegan (1994) dan una descripción detallada de la intervención realizada.

Con base en este histórico fueron elegidos como estratos para la siembra de los árboles de las dos especies, una vía principal de arrastre de trozas y el estrato bosque que, naturalmente, fue representado por el área que recibió la intervención ya mencionada.

Para cada una de la especies, en el estrato camino se sembraron cinco repeticiones y, en el sotobosque, diez. La cantidad de parcelas se vió limitada por la cantidad de semillas cosechadas. La razón por la que se decidió sembrar un mayor número de parcelas en el sotobosque fue la mayor desuniformidad de condiciones ambientales resultantes de las intervenciones efectuadas.

En los dos estratos las parcelas fueron ubicadas aleatoriamente con restricciones específicas. En el camino se consideró la distancia mínima de dos metros entre una parcela y otra mientras en el sotobosque se evitaron los puntos que representaban dificultades óbvias para la siembra tales como la presencia de árboles, tocones, extensiones de gambas y árboles caídos que coincidieron con los puntos sorteados. En estos casos se procedió a realizar un nuevo sorteo.

Con el objetivo de caracterizar diferencias entre los estratos se tomaron quince muestras de suelo aleatoriamente en cada uno para la determinación de la densidad aparente por el 'método del cilindro de volúmen conocido'. Para tal fin las muestras fueron tomadas en un cilindro especial, pesándose cada muestra antes y después de 24 horas, secada al horno a una temperatura de 110°C. Los resultados fueron obtenidos a partir de la fórmula $DA(g/cm^3) = \text{peso seco al horno} / \text{volúmen del suelo}$.

Bosque secundario

Los estratos considerados se formaron a partir de la división por el largo del sector estudiado del bosque. Así se obtuvieron los estratos orilla y el estrato interior. En cada uno de ellos las parcelas fueron sembradas en el medio del sotobosque bajo dos tratamientos que se describen a continuación:

Sotobosque- La parcela fue instalada en el medio del sotobosque

Sotobosque limpio- En este tratamiento se hizo una corta con machete de todos los árboles y arbustos con menos de 5 cm de diámetro de tallo en los cinco metros alrededor de la parcela.

En este ensayo, como se verá en la sección de los resultados, la acción de la fauna local impidió la obtención de los datos de crecimiento deste sitio. Por esta razón no se pudo analizar los pocos datos cosechados.

3.6 Análisis de los resultados

La información cuantitativa registrada fue analizada con base en la distribución de los datos. Para los casos en los que la asimetría así lo exigía se utilizaron las pruebas no paramétricas de acuerdo con Conover (1980).

La mayoría de los cálculos fueron realizados con el sistema computacional SAS. versión 6.03 (SAS Institute Inc.,1982), y el procedimiento utilizado para determinar la asimetría de los datos además de medidas de tendencia central, de dispersión, valores extremos y medianas fue el 'PROC UNIVARIATE NORMAL'.

Los demás procedimientos utilizados están descritos en las secciones siguientes correspondientes a cada segmento del estudio.

3.6.1 Fenología

Los eventos fenológicos fueron categorizados como de dos tipos. Los relacionados con el tipo de hoja predominante y los eventos que expresaban la fase reproductiva de los árboles, ya sea floración, fructificación y dispersión de semillas. De este modo a cada observación un árbol presentó un determinado tipo de hoja predominante y una determinada condición respecto a la reproducción.

Para la definición del estado fenológico de la especie en un mes determinado se consideró la proporción porcentual de árboles de la especie que presentaban el evento considerado. Se hicieron las observaciones separadamente por sexo.

El error que pudo haberse cometido en esta fase se debe a la exactitud de las observaciones visuales desde abajo de árboles con más de veinte metros de altura. Por ello, por ejemplo, es difícil asegurarse de que las primeras flores a las que se atribuye el comienzo de la fase reproductiva sean, *de hecho*, las primeras porque sería razonable aceptar que pudo haber flores que anteriormente por su ubicación no fueron vistas. Lo mismo es válido para la aparición de los primeros frutos maduros o vacíos en las copas. El final de cada uno de estos eventos también pudo estar influenciado por este tipo de error.

El tipo de hoja predominante presentó la dificultad dada por los cambios en las proporciones que en algunas oportunidades no se pudo atribuir cual era el predominante.

Los picos de las varias fenofases se determinaron con base a la mayor proporción de árboles presentando el evento. El error de esta determinación está relacionado con la inclusión en una misma fase de árboles en estádios distintos, así que, un árbol al comienzo de la fructificación está igualmente considerada a los que están a medias o al final.

Las correlaciones estadísticas se hicieron por medio de la prueba no paramétrica de Spearman. Los valores considerados fueron las frecuencias mensuales como proporción de la máxima frecuencia de árboles de la especie considerada en el sitio determinado.

Las fases reproductivas fueron examinadas con respecto a los cambios de hojas correlacionandose las frecuencias correspondientes. Así que las frecuencias mensuales de los árboles con determinado tipo de hoja predominante en la copa fueron correlacionadas con las frecuencias de árboles presentando flores y frutos con el procedimiento PROC CORR SPEARMAN del SAS. .

No se buscó la correlación de las frecuencias relacionadas de la reproducción con los datos climáticos por no estar claro la relación de causa y efecto (Finegan, 1993). Así que la precipitación de un mes determinado probablemente no tiene reacción causa-efecto con la frecuencia de la fase reproductiva de esta especie en este mismo mes.

El conteo de las cápsulas bajo las copas se utilizó para la determinación del pico de cantidad de semillas dispersadas. El error relacionado con estas estimaciones reside en que las cápsulas ahí encontradas no corresponden a todos los frutos producidos por el árbol. Otro error importante se basa en la posibilidad de que parte de los frutos vacíos encontrados hayan sido simplemente consumidos por los muchos roedores y pájaros que frecuentan estos sitios.

Para estas estimaciones se sumaron los totales encontrados en cada semana los cuales fueron convertidos en proporciones del total de cápsulas encontrada en todo el estudio para la especie y sitio considerado. Dichas cantidades fueron correlacionadas con los totales semanales de precipitación por medio de la prueba no paramétrica de Spearman (PROC CORR SPEARMAN).

3.6.2 Las semillas

3.6.2.1 Las semillas de la cuñas

Se estimó el promedio de la cantidades total de semillas producidas por árbol con base en los valores obtenidos en los conteos efectuados bajo las copas de los árboles de la siguiente manera. Luego de obtenerse la suma total de todas las cápsulas encontradas en la cuña de cada árbol se corrigió el valor final por toda la proyección de la copa multiplicandose por 36. Se procedió la suma de los valores de los árboles que se dividió por el número de árboles de la muestra de cada especie por sitio.

Se estableció intervalo de confianza de acuerdo con Steel y Torrie (1988) con un 95% de precisión con base en la relación entre el promedio muestral, desviación estándar y tamaño de la muestra ajustados por el factor t (student) correspondiente en grados de libertad a un 95% de probabilidad, como sigue:

$$I.C. = \bar{X} \pm t_{(0,025;n-1)} \times S/\sqrt{n}$$

Las demás determinaciones con las semillas efectuadas, peso fresco, peso seco, contenido de humedad siguieron este modelo, basandose siempre en la completa aleatorización que se hizo y que también fue válido para las determinaciones de germinación en cuarto de germinación y viabilidad.

3.6.2.2 Las semillas sembradas

Los experimentos con las semillas presentaron distribución asimétrica de las variables de germinación y viabilidad. Por eso los estratos fueron comparados a pares por medio de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. El procedimiento utilizado fue el 'PROC NPAR1WAY WILCOXON', del sistema estadístico SAS ya mencionado.

En el bosque primario los datos del estrato camino fueron comparados con los del estrato bosque aprovechado. En el bosque secundario el estrato limpio fue comparado con el estrato no modificado.

3.6.3 El crecimiento

3.6.3.1 Los árboles sembrados

En el bosque sembrado el crecimiento de los árboles sembrados se midió por el diámetro al rás del suelo y por el largo del tallo. La muerte de plantas también constituyó variable respuesta que se categorizó por la causa que se pudo identificar. Todas estas variables fueron utilizadas para la comparación de los estratos y de las especies por estrato.

Las comparaciones, por la asimetría de los datos, se hizo por medio de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Las variables dependientes para una prueba de correlación fueron probadas con las variables diámetro inicial, altura inicial y factor de sitio total por medio de la prueba de Spearman.

En el bosque secundario la acción de la fauna impidió que se obtuvieran datos en cantidades minimamente relevantes. Por ello fueron lamentablemente excluidos del estudio.

3.6.3.2 La regeneración natural

La regeneración natural de los dos sitios fue analizada con procedimientos comunes. La asimetría de los datos de crecimiento exigió el uso de pruebas no paramétricas para las comparaciones realizadas.

En cada sitio cada especie fue evaluada por medio de comparaciones de crecimiento entre las clases de tamaño.

Las clases de tamaño fueron comparadas con los datos absolutos de crecimiento pero también por medio de la transformación de datos a la variación porcentual.

Las especies fueron comparadas entre sí por clase diamétrica. Para las comparaciones, que se hicieron siempre a pares se utilizó la prueba no paramétrica Mann-Whitney (PROC NPAR1WAY WILCOXON).

Las variables de crecimiento fueron sometidas a pruebas de correlación con las variables biológicas diámetro y altura iniciales y forma del árbol y con las variables microambientales factor de sitio total y clase de iluminación por medio de la prueba de Spearman. Por medio de este análisis se dió a conocer el grado de asociación lineal entre estos factores y las variables del crecimiento.

Para conocer el efecto conjunto se utilizó la regresión múltiple por medio del procedimiento PROC REG de SAS con la opción STEPWISE, que permitió conocer entre las varias posibilidades de inclusión-exclusión de variables cuáles son las que en conjunto generan el modelo de mejor ajuste. Se aclara que las variables clase de exposición y factor de sitio total por expresaren la iluminación de los árboles fueron tomados en separado de modo no estaren en el mismo modelo. Así que en un modelo determinado en el que el factor de sitio total fue incluido la clase de exposición no fue considerado y vice-versa.

4. RESULTADOS

4.1 El bosque muy húmedo premontano primario

4.1.1 Fenología

4.1.1.1 La sucesión de las fenofases

Virola koschnyi

Los árboles pistilados de esta especie presentaron las fases fenológicas como se ilustra en la Figura 7. En el comienzo de las observaciones en diciembre de 1992, la mayor parte de los árboles presentaban mayoría de hojas nuevas. Esta situación se mantuvo estable durante los meses siguientes, los menos lluviosos del año, hasta que en junio de 1993 empezaron a presentarse con las características típicas de las hojas viejas de los árboles de este género, o sea la copa presentando una tonalidad amarillenta, hojas de apariencia más rígida y pérdida de tejido. En esta época, que coincide con los incrementos de las precipitaciones mensuales, las copas con este aspecto empezaron a aumentar su frecuencia hasta que, a partir de setiembre pasaron a superar las con mayoría de hojas nuevas. Señalase que el proceso de cambio del estado de las hojas siempre se dió sin que se observara algún árbol con pocas hojas.

La floración se extendió de diciembre de 1992 hasta agosto de 1993 concentrándose en la época menos lluviosa del año. El pico de esta fase fue alrededor del mes de abril cuando se observó la mayor frecuencia de árboles presentando flores (50%). Señalase que hubo los que apenas en mayo presentaron las primeras flores (20%) cuando algunos ya empezaban a dispersar semillas.

La frutificación empezó en abril con las primeras observaciones de frutos en las copas, que siguió incrementándose en mayo con un rápido crecimiento de la frecuencia de árboles en esta fase hasta que, en medio a las ya intensas lluvias estacionales de julio se registró la máxima frecuencia con un 50% presentando frutos en sus copas.

La dispersión de semillas, (Figura 7) indicada por la presencia de las primeras cápsulas vacías en las copas, se extendió de mayo hasta octubre habiendo sido observada la mayor frecuencia en el mes de agosto, concentrándose en los meses más lluviosos. El conteo de cápsulas bajo las copas (Figura 9) indicó que el pico de caída de cápsulas se dió en setiembre (44% del total) pero en el último tercio de agosto y en el primero de octubre se registraron conteos expresivos que aportaron un 33% del total. Lo demás se distribuyó principalmente entre julio y agosto pués noviembre contribuyó con sólo 5,4%.

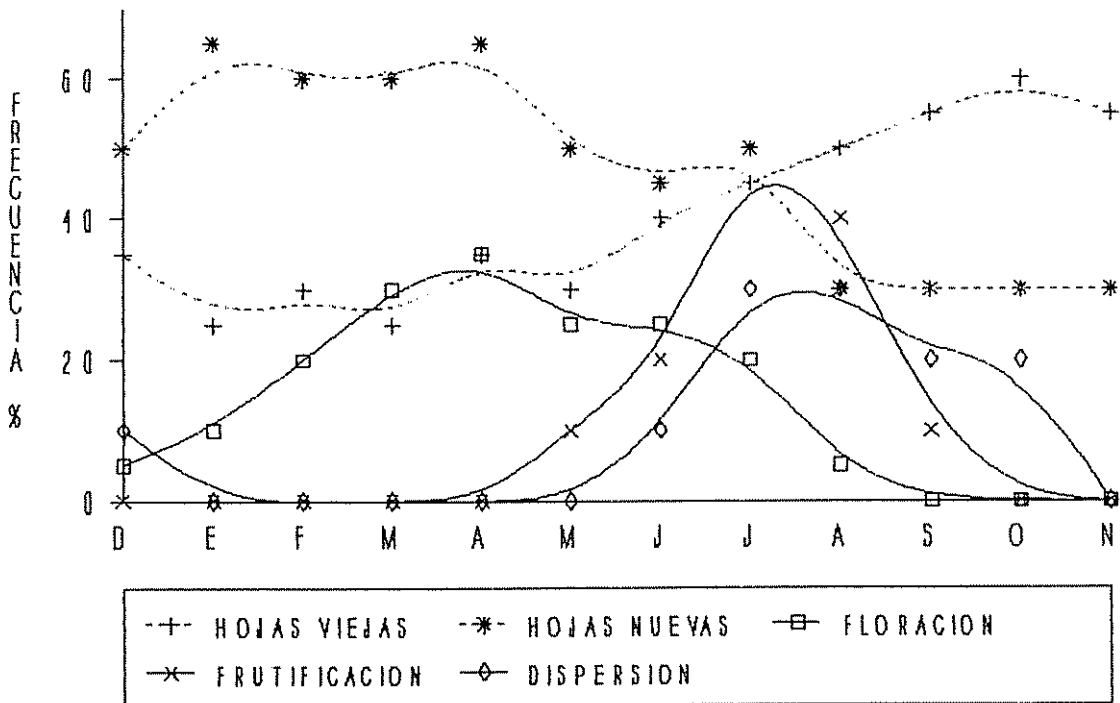


Figura.7 Fases fenológicas de los árboles pistilados de *V. koschnyi* en el bosque primario (N=7).

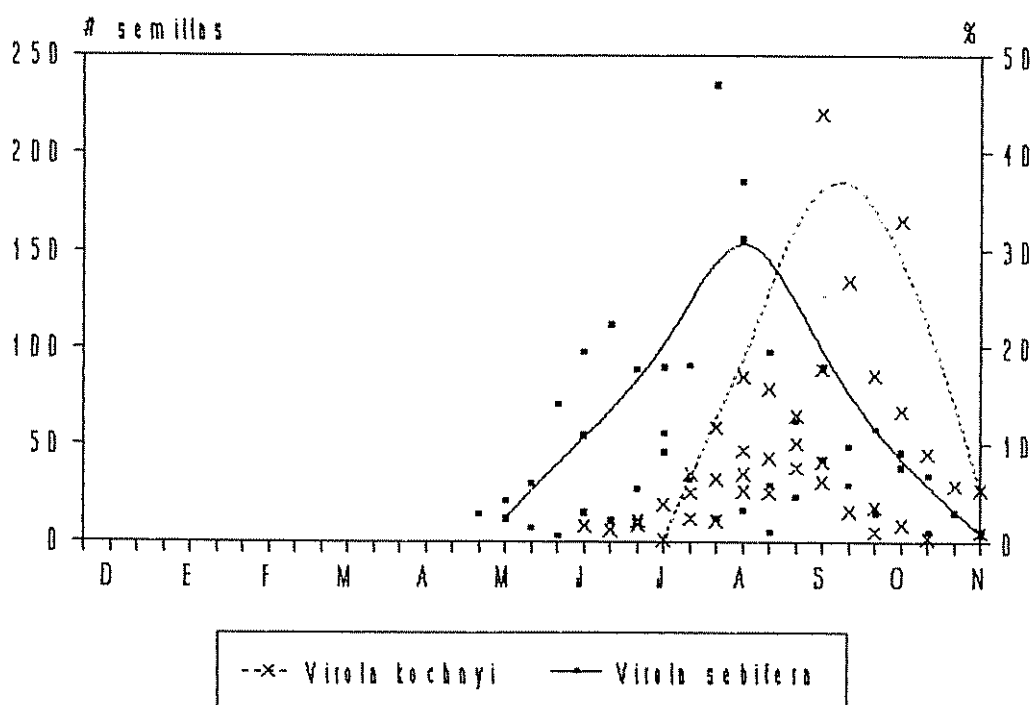


Figura 8. Totales y porcentajes medianos semanales de cápsulas de las virolas en el suelo en las cuñas de conteo del bosque primario.

Los árboles estaminados (Figura 9) de *Virola koschnyi* presentaron la mayor frecuencia de copas con mayoría de hojas nuevas en el periodo más seco. En el lluvioso los con mayoría de hojas viejas predominaban, siendo que este cambio se dió sin que se haya encontrado copas sin hojas o con pocas hojas. En algunos casos no se pudo determinar que tipo de hojas predominaban, si viejas o nuevas, esto explica el porque la suma de las frecuencias en un mes cualquier no alcance el 100%.

La floración de estos árboles fue en casi todos los casos de por lo menos dos al año. Por eso se observaron flores en todo el año aunque se haya evidenciado un pico de la frecuencia de copas con flores de mediados de febrero al comienzo de marzo. Durante el periodo lluvioso se encontraron árboles con flores pero estas eran poco abundantes. En este periodo, precisamente en el mes de agosto fue cuando se obtuvo la menor proporción de árboles pistilados presentando flores.

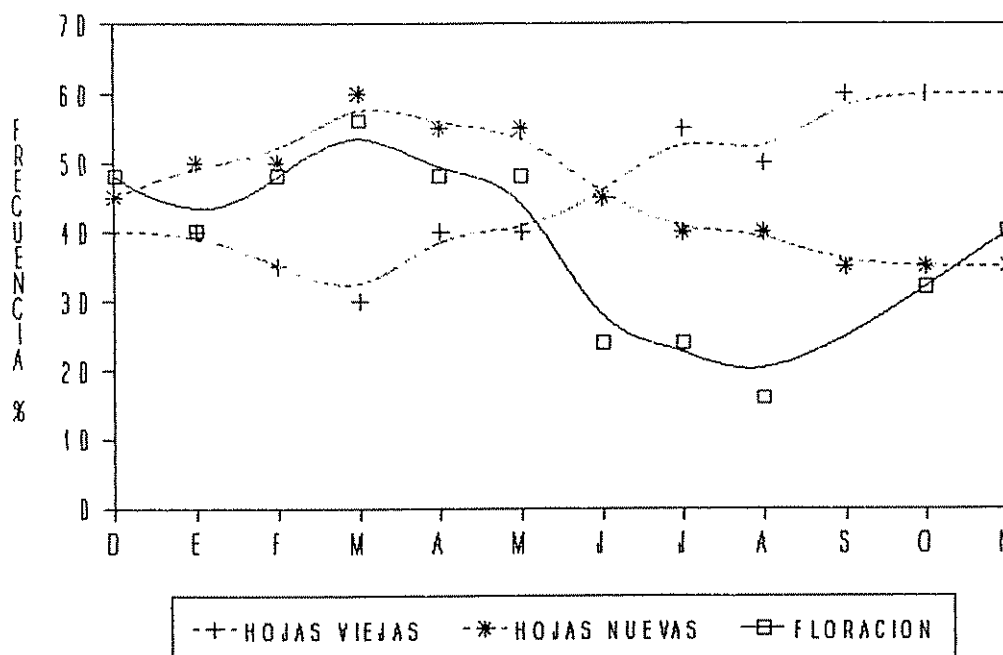


Figura 9 Fases fenológicas de los árboles estaminados de *V. koschnyi* en el bosque primario (N=12).

Virola sebifera

Las fases fenológicas de los árboles pistilados de esta especie están ilustradas en la Figura 10, en la que se puede apreciar que al comienzo de las observaciones se encontraban con la mayor parte de los árboles con mayoría de hojas nuevas. Hubo incremento de estas durante el periodo menos lluvioso hasta abril-mayo, cuando esta frecuencia empezó a bajar de modo que en agosto se igualaron las frecuencias de árboles presentando hojas mayormente viejas y nuevas.

El aumento progresivo de los árboles presentando mayoría de hojas viejas que había empezado en mayo pasó entonces a formar la mayor parte de la muestra en los meses más lluviosos. No se registraron árboles que en algún momento se encontraran sin hojas o aún con pocas hojas, el proceso fue continuo y, la diferencia entre los totales de frecuencia de cada mes y el total de árboles se debe a las que no se pudo asignar en alguna de las dos clases.

Desde las primeras observaciones se encontraron árboles con flores, cuya frecuencia fue aumentando en los meses menos lluviosos hasta alcanzar el máximo de 80% en abril de 1993. Esta fase se extendió por más cinco meses cuando se observaron las últimas flores.

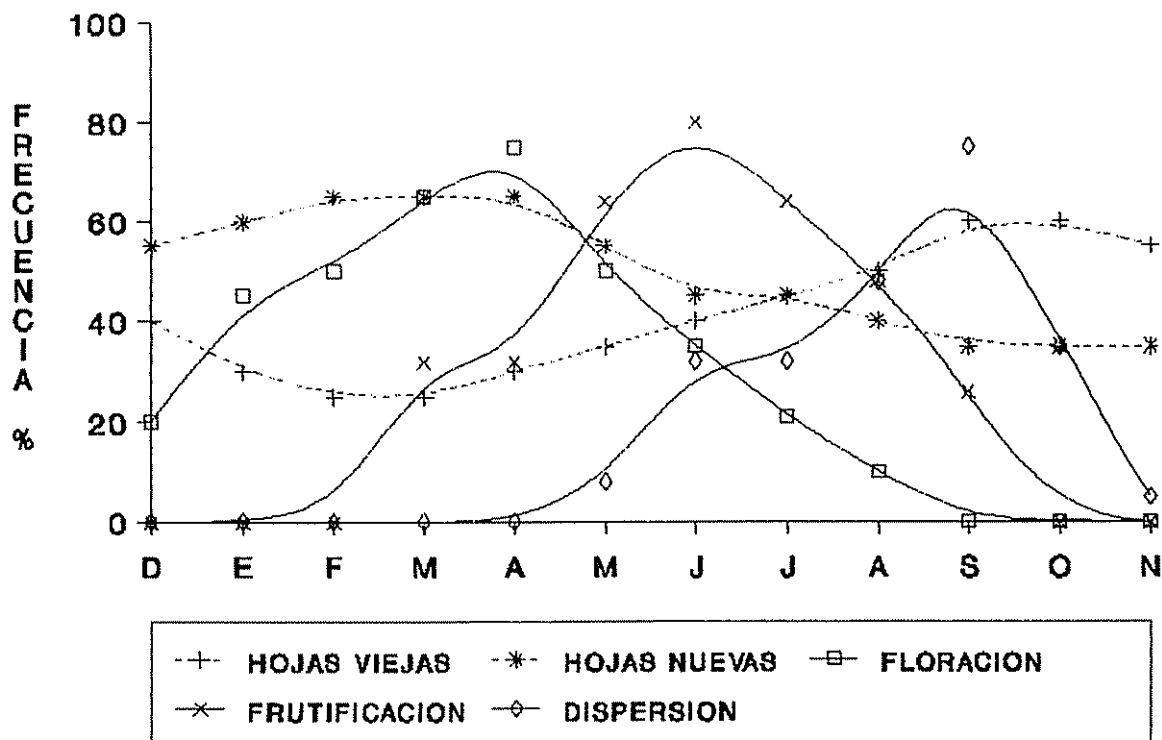


Figura 10. Fases fenológicas de los árboles pistilados de *Virola sebifera* en el bosque primario (N=10).

Los primeros frutos en las copas fueron vistos en marzo. La frecuencia de árboles con frutos empezó desde entonces a crecer culminando con un 80% de frecuencia en el mes de julio. Esta fase se extendió hasta setiembre cuando se observaron los últimos frutos en las copas.

La dispersión de semillas se estableció con las primeras apariciones de cápsulas vacías en las copas en mayo de 1993. A partir de este mes empezaron a aumentar las copas con frutos vacíos que alcanzó lo máximo en setiembre con 80%.

Los picos de floración y fructificación coincidieron con los meses más lluviosos.

La caída de cápsulas vacías bajo las copas (Figura 8) se dió desde el último tercio de mayo de 1993. Creció progresivamente hasta alcanzar su pico en agosto de 1993, en el que se encontró 37% del total de cápsulas del año. Lo demás se distribuyó principalmente en julio (18%) y diciembre (18%).

Hubo árboles que no botaron cápsulas en la misma época y que, en el comienzo del estudio, en diciembre de 1992, presentaban residuos de la zafra anterior que no pudieron ser evaluados por el estado de descomposición de los residuos. A estos corresponden los árboles pistilados que en la Figura 10, en el mes de agosto se presentaban con floración bastante totalmente retrasada en relación a los demás. Con el fin de las observaciones en noviembre no se alcanzó la dispersión de estos últimos

Entre los árboles estaminados las flores ya estaban presentes al comienzo del estudio. Durante el periodo seco hubo rápido incremento en la frecuencia de árboles hasta el pico que se dió en el último tercio del mes de febrero. A partir de marzo estas frecuencias bajaron hasta que en julio ya no se encontraron flores estaminadas. En octubre se observó el empuzo de nuevo periodo de floración.

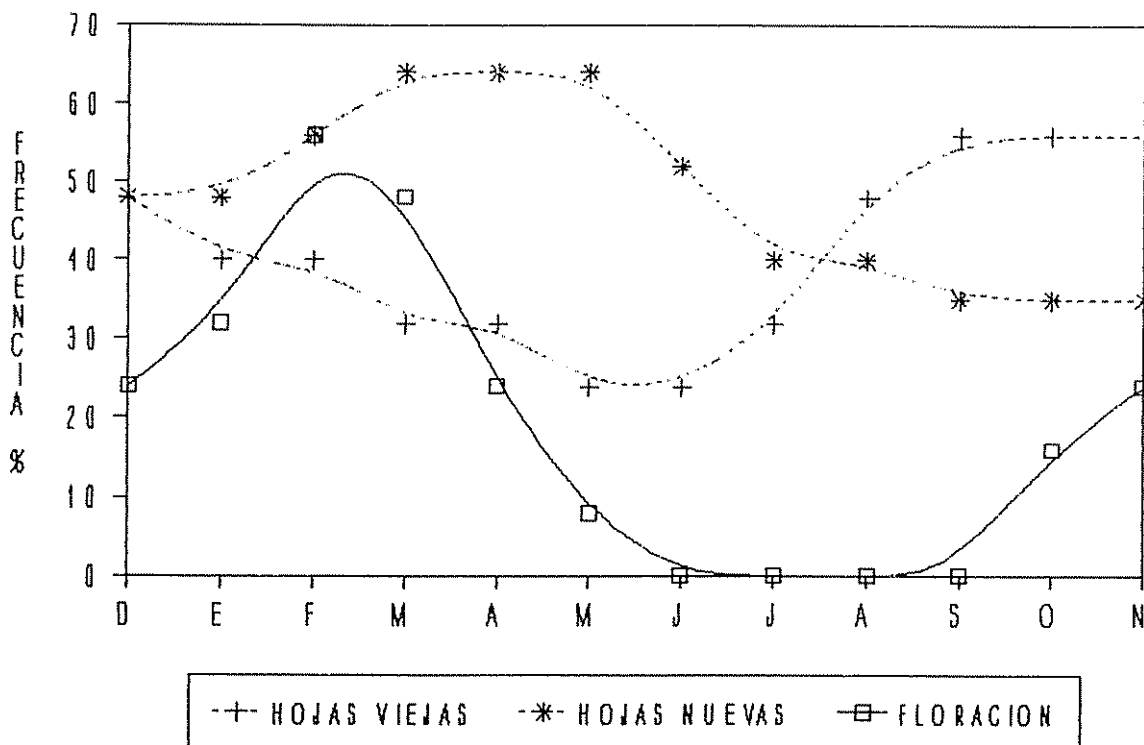


Figura 11. Fases fenológicas de los árboles estaminados de *Virola sebifera* en el bosque primario (N=11).

4.1.1.2 La correlación entre fenofases

Virola koschnyi

Para conocer la relación del tipo de hoja predominante con las fases reproductivas se correlacionaron las frecuencias mensuales de árboles con relación al tipo de hoja con las frecuencias mensuales de árboles presentando flores, frutos y dispersando semillas. (Cuadro 1).

La frecuencia de árboles con flores y dispersando semillas se correlacionaron de modo significativo y negativo con las que presentaron mayoría de hojas viejas. Las correlaciones con la frecuencia de árboles con mayoría de hojas nuevas fueron igualmente significativas pero, positivas.

La frecuencia de árboles en frutificación no presentó correlaciones significativas con el tipo de hoja predominante.

Cuadro 1. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias de árboles de *Virola koschnyi* con flores, frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas nuevas o viejas en el bosque primario.

Estado vegetativo	Flor	Floración	Frutificación	Dispersión
Hojas viejas	♀	-0.72**	0.17	-0.67*
Hojas nuevas	♀	0.75**	0.19	0.69*
Hojas viejas	♂	-0.61	.	.
Hojas nuevas	♂	0.58	.	.

Nota ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia de asterisco indica $P > 0.05$

Los árboles estaminados no presentaron correlación significativa entre las frecuencias de tipo de hoja dominante y las frecuencias de árboles con flores.

Virola sebifera

La frecuencia de árboles de esta especie presentando flores se correlacionaron significativamente con el tipo de hojas dominantes. Positivamente con las frecuencias de árboles con hojas nuevas y negativamente con las de hojas viejas (Cuadro 2).

La frutificación y dispersión no presentaron correlaciones importantes con el tipo de hojas dominantes de la muestra.

La floración de los árboles estaminados presentaron correlaciones significativas con el tipo de hojas dominantes en las copas. Negativas con hojas viejas y positiva con las nuevas.

Cuadro 2. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias de árboles de *Virola sebifera* con flores, frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas viejas o nuevas en el bosque primario.

Estado vegetativo	Flor	Floración	Frutificación	Dispersión
Hojas viejas	♀	-0.89**	-0.45	-0.09
Hojas nuevas	♀	0.89**	0.45	0.08
Hojas viejas	♂	-0.73*	.	.
Hojas nuevas	♂	0.78*	.	.

Nota ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencias de asterisco indica $P > 0.05$

4.1.2 Las semillas

4.1.2.1 Características y rendimiento por árbol

Muestras de semillas recolectadas (diez muestras de veinte semillas de cada especie) fueron utilizadas para estimar las variables de los Cuadros 3 y 4. En el primero se puede observar que las de *Virola koschnyi* son más pesadas y que no hubo diferencias marcadas en el contenido de humedad.

Se observa que la estimación de la cantidad promedio de semillas por árbol es expresivamente mayor en *Viola sebifera* sin embargo, dicha cantidad convertida en peso seco revela que *Viola koschnyi* produjo una masa de semillas sensiblemente mayor.

Estimativas basadas en los conteos de frutos bajo las copas deben de ser consideradas con reservas porque en los recorridos del estudio se encontraron restos de ráncimos desprovistos de semillas de ambas especies tiradas en el piso. No se pudo diseñar método factible para dimensionar estas cantidades ni, de identificar el árbol madre.

Cuadro 3. Medidas de peso seco, peso fresco y contenido de humedad y respectivos intervalos de confianza de las semillas de violas en el bosque primario.

Especie	Peso fresco (g)	Peso seco (g)	Humedad (%)
<i>Viola koschnyi</i>	3.05 ± 0.05	1.95 ± 0.12	36.04 ± 0.59
<i>Viola sebifera</i>	0.61 ± 0.04	0.41 ± 0.02	33.01 ± 2.67

Nota: Intervalos de confianza a un 95% de precisión.

Cuadro 4. Estimaciones de la producción de semillas de violas en número y peso promedio por árbol en el bosque primario.

Especie	Número	Peso seco (Kg)
<i>Viola koschnyi</i>	11725 ± 3027	22.864 ± 5.903
<i>Viola sebifera</i>	17380 ± 5648	7.126 ± 2.316

Nota: Intervalos de confianza a un 95% de precisión.

4.1.2.2 Caída de cápsulas en las cuñas

En el Cuadro 5 se puede observar que las cantidades de cápsulas vacías de las dos especies encontrados en las cuñas se concentraron en el primer segmento. En los demás las cantidades disminuyeron drásticamente distribuyéndose en cantidades mínimas y decrecientes hasta el último segmento.

Cuadro 5. Porcentajes promedios del total de cápsulas encontradas en los segmentos de las cuñas bajo las copas de las virolas en el bosque primario.

Especie	Segmento de la cuña			
	0-10m	10-20m	20-30m	30-40m
<i>Virola koschnyi</i>	98.9	0.7	0.3	0.1
<i>Virola sebifera</i>	99.1	0.6	0.2	0.1

4.1.3 El ambiente del bosque primario

Suelo

Con el objetivo de caracterizar la compactación del suelo de estos dos sitios se determinó la densidad aparente de muestras de suelo con los resultados que están en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de densidad aparente de los estratos camino y sotobosque del bosque primario.

ESTRATO	N	MED	DVSTD	MEDN	MAX	MIN
CAMINO	15	0.80	0.02	0.80	0.78	0.86
SOTOBSQ	15	0.71	0.03	0.72	0.76	0.67

La comparación de medias indicó que la densidad aparente del camino fue significativamente mayor ($F=1.55$ $p < 0.01$).

Iluminación

Los estratos camino y sotobosque fueron evaluados en cuanto a su iluminación por medio de fotografías hemisféricas para los experimentos con las semillas (4.1.4) y de los árboles sembrados (4.1.5), a seguir se presentan los resultados obtenidos.

Cuadro 7. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de factor de sitio total de los estratos camino y sotobosque del bosque primario.

ESTRATO	N	MED	DVSTD	MEDN	MAX	MIN
CAMINO	22	6.0	3.7	5.9	14.2	2.1
SOTOBSQ	22	3.1	1.7	2.4	6.4	1.2

La comparación por medio de la prueba Mann-Whitney reveló que el estrato camino presentó mayores valores de factor de sitio total ($Z = 2.33$ $p < 0.01$). Se aclara que el valor de N representa la suma de las parcelas experimentales ubicadas en cada estrato para los experimentos de las semillas y de los árboles sembrados.

4.1.4 Las semillas sembradas en el laboratorio y en el bosque

Virola koschnyi

En el laboratorio el proceso de germinación de esta especie empezó desde la segunda semana estabilizándose hasta la sexta semana (Figura 12). Señalase que en condiciones de laboratorio los porcentajes medianos de germinación fueron expresivamente mayores (78%) que en el bosque donde se obtuvo entre 7.5% y 11% de porcentajes medianos en los estratos camino y bosque aprovechado, respectivamente (Anexo 3A).

El ritmo de germinación de semillas en el campo fue un poco más lento que en el laboratorio ya que solamente por la sexta semana estos valores se estabilizaron. Tal se observa en la Figura 13. A pesar de que se haya observado una pequeña superioridad de las semillas sembradas en el sotobosque, dicha diferencia no fue significativa (Prueba Mann-Whitney).

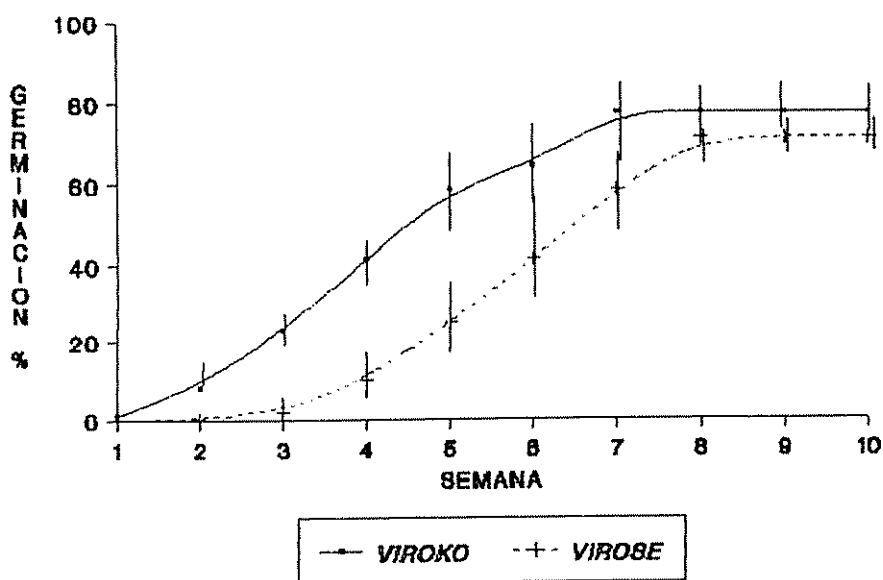


Figura 12. Porcentajes medianas de germinación y desviación estándar (líneas) de semillas de virolas del bosque primario en el laboratorio por diez semanas (N=6).

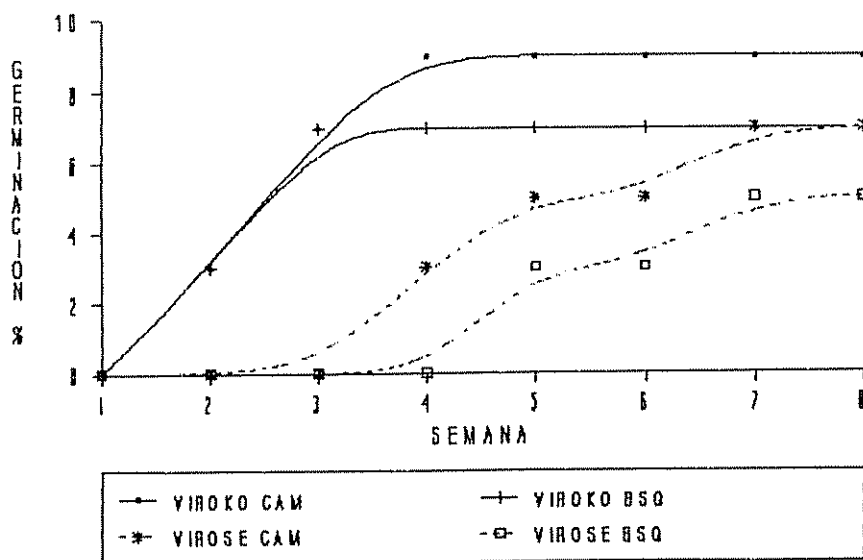


Figura 13. Porcentajes medianas de germinación de semillas protegidas en los estratos camino (N=6) y bosque aprovechado (N=6) en el bosque primario

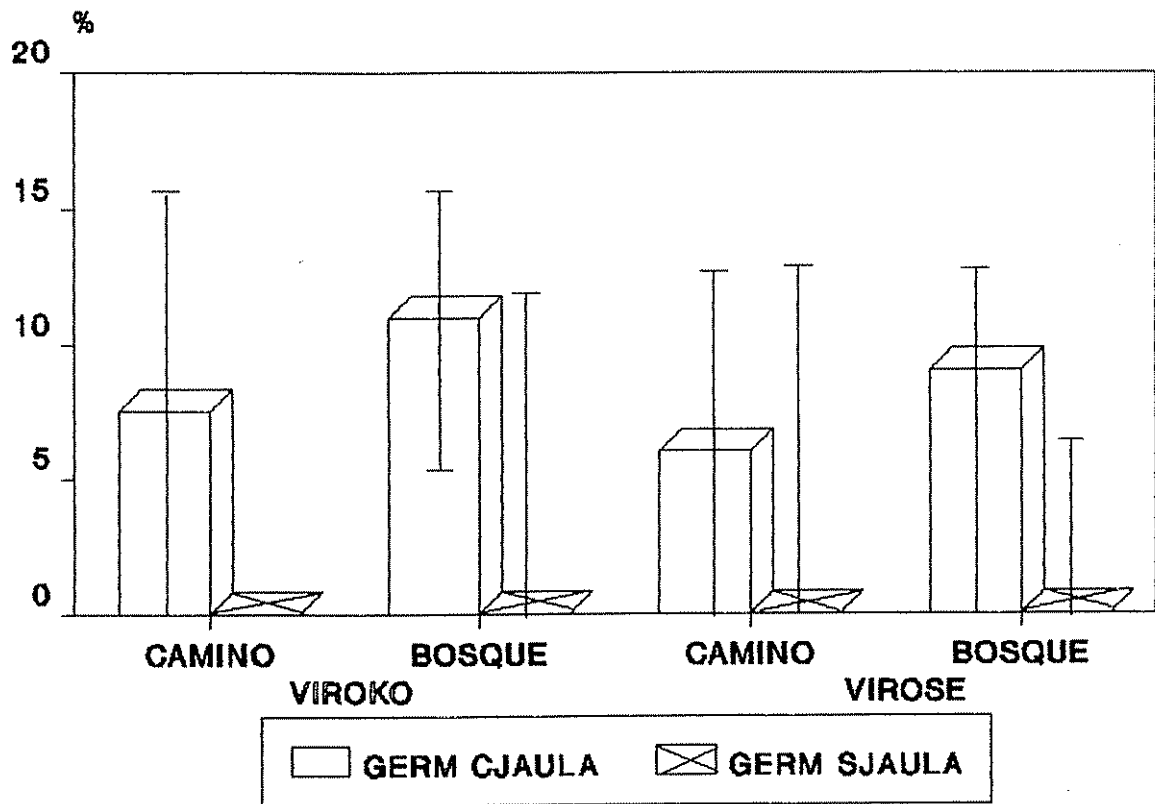


Figura 14. Rangos (líneas) y porcentajes medianas de germinación de virolas en los estratos del bosque primario con y sin la protección de jaulas.

La protección de las semillas con las jaulas aseguró la mayor germinación de esta especie como se puede apreciar en el Cuadro 8 y en la Figura 14. La protección fue aún más importante en el estrato camino pues ahí las semillas no protegidas fueron totalmente removidas por la fauna. En el sotobosque las jaulas también permitieron la mayor germinación pero a un nivel de significancia de 5% (Cuadro 6).

Entre los estratos hubo diferencia estadística en términos de factor de sitio total superior en el camino pero, los análisis de correlación no revelaron relación significativa de esta variable con la germinación o sobrevivencia ya que luego de ocho semanas de la siembra se observó por medio de la prueba del tetrazolium que las semillas de esta especie independiente del estrato estaban muertas (Cuadro 5A y 7A).

Cuadro 8. Valores de Z de la prueba Mann-Whitney para la comparación de la germinación de semillas sembradas entre la protección o no con jaula en los estratos del bosque primario. Valores negativos de Z indican que el segundo miembro de la comparación (Sin Jaula) presentó valores medianos mayores.

CJAULA VS SJAULA			
SITIO	ESTRATO	VIROKO	VIROSE
BSQPRIM	CAMINO	2.20**	1.96*
	BOSQUE	1.97*	1.26

** = $P < 0.01$, * = $0.05 > P > 0.01$, valores sin asterisco = $P > 0.05$

La remoción de las semillas no protegidas por acción de la fauna fue intensa. Tal se puede apreciar por medio de la Figura 15 en la que se ilustra que este proceso terminó con la remoción de casi un 100% de las semillas entre la tercera y cuarta semana luego de la siembra. Por esta época *Virola koschnyi* presentaba la estabilización de los porcentajes de germinación acumulados fuera de las jaulas.

No se registraron diferencias estadísticas de remoción y de germinación de semillas entre los estratos (Figura 15 y Cuadro 8).

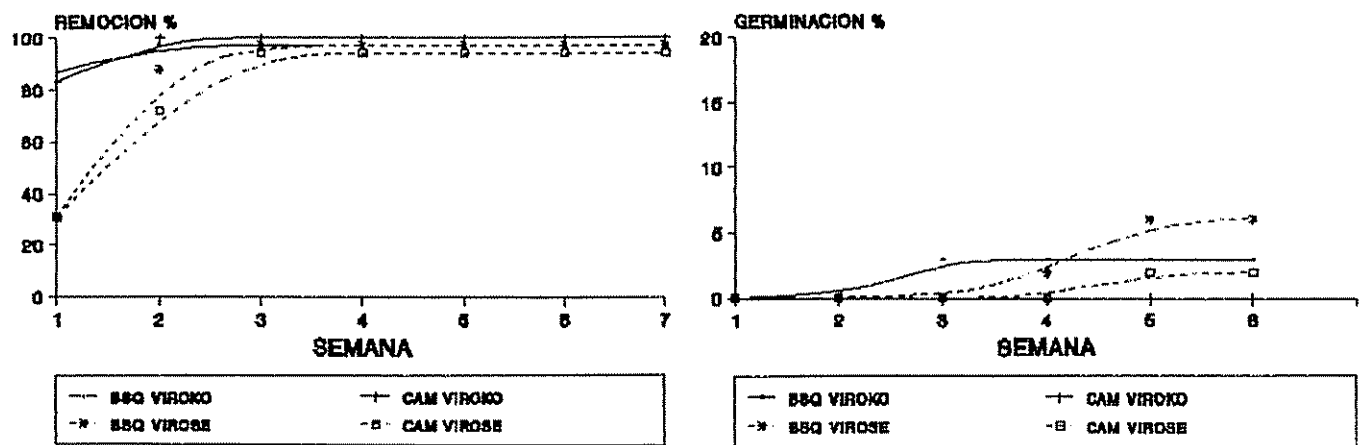


Figura 15. Porcentajes medianos de remoción y germinación de semillas de virolas sembradas sin protección en los estratos del bosque primario.

Virola sebifera

En la Figura 12 se puede observar que las semillas de esta especie en el laboratorio germinaron entre la tercera semana y octava semanas. Al final se acumuló 72% de porcentaje mediano de germinación, bastante mayor que lo obtenido entre los estratos del bosque de 6-9% como se puede ver en el Cuadro 4A.

El proceso de germinación en el bosque se dió a partir de la segunda semana luego de la siembra cuando se encontraron las primeras semillas germinadas (Figura 13). Desde esta semana el proceso siguió hasta la séptima semana sin indicación precisa de que se hubiera terminado ya que la prueba del tetrazolio indicó que todavía habían semillas vivas al final de las observaciones (Cuadro 7A)

La protección con las jaulas fue importante para esta especie pues aumentó la germinación de modo significativo. Sin embargo en el Cuadro 8 se detalla que dicha significancia se debe principalmente a la gran diferencia de germinación que se obtuvo en el camino ya que en el sotobosque las jaulas no aumentaron expresivamente la germinación de estas semillas.

No se obtuvo correlación significativa entre el factor de sitio total y la germinación o la sobrevivencia. Sobre este último cabe destacar que luego de las ocho semanas las semillas de esta especie presentaron ante la prueba del tetrazolium valores de sobrevivencia entre 0 y 20% en los dos estratos (Cuadro 7A).

Las semillas no protegidas fueron igualmente removidas en los dos estratos del estudio y no hubo diferencias estadísticas significativas (Figura 15).

Virola koschnyi vs Virola sebifera

La comparación entre los datos de las semillas de las dos especies se hizo por medio de prueba no paramétrica (Cuadro 9).

La germinación acumulada de semillas de *Virola koschnyi* fue estadísticamente mayor a partir de la segunda semana hasta la sexta en el laboratorio. A partir de la séptima semana la progresiva germinación de *Virola sebifera* eliminó dicha diferencia.

La sobrevivencia de las semillas de *Virola sebifera* luego de ocho semanas fue mayor ante la total mortalidad de las semillas de *Virola koschnyi* (Cuadro 7A).

Se observó en los dos estratos que las semillas protegidas de *Virola koschnyi* empezaron más tempranamente la germinación pues el gran valor de Z (Cuadro 9) encontrado en la primera semana refleja la ausencia de germinación de *Virola sebifera*.

En el camino las semillas protegidas de *Virola koschnyi* acumularon más rápidamente el máximo valor germinativo en la cuarta semana con un valor mediano porcentual estadísticamente mayor. Sin embargo *Virola sebifera* con la continua germinación se igualó estadísticamente a partir de la quinta semana.

En el sotobosque las semillas protegidas de *Virola sebifera* empezaron a germinar a partir de la segunda semana y desde entonces no hubo diferencias estadísticas entre las dos especies.

Cuadro 9. Valores de Z para la comparación entre especies de la germinación y remoción¹ mediana semanal acumulada de semillas de virolas en el laboratorio y en el bosque primario. Valores de Z negativos indican que el segundo miembro de la comparación (*Virola sebifera*) presentó valores medianos mayores.

SEMANA	CAMINO			SOTOBOSQUE	
	LABORAT.	CJAULA	SJAULA ¹	CJAULA	SJAULA ¹
1	0.83	9.99**	2.02*	9.99**	1.34
2	3.03**	0.63	1.45	1.35	0.99
3	2.86**	1.69	1.35	1.47	1.51
4	2.82**	2.33**	1.35	1.21	2.41**
5	2.81**	1.44	.	1.21	.
6	2.75**	1.44	.	1.21	.
7	1.79	0.87	.	1.20	.
8	0.91	0.87	.	1.20	.
9	0.58
10	0.58

¹ = remoción acumulada de semillas en porcentaje mediana.

** = P < 0.01, * = 0.05 > P > 0.01, valores sin asterisco = P > 0.05.

La remoción de semillas no protegidas presentó diferencias estadísticas en la primera semana en el camino habiendo sido mayor la desaparición de semillas de *Virola koschnyi*. En las semanas siguientes las semillas de *Virola sebifera* fueron también removidas de modo que ya no hubo diferencia apreciable entre las dos especies al final de las observaciones en este estrato.

En el sotobosque no se registraron diferencias importantes sino hasta el final de las observaciones cuando el total de semillas de *Virola koschnyi* removidas acumuladas fue expresivamente mayor (Cuadro 9).

4.1.5 Crecimiento de los árboles sembrados

Los árboles sembrados de acuerdo con el descrito en el acápite 3.5.2, en el que parcelas de las dos especies fueron sembrados en los estratos camino y sotobosque fueron estudiados por medio de comparaciones. Se compararon los estratos y las especies. Se hicieron también pruebas de correlación para conocer la influencia de factores microambientales y biológicos sobre el crecimiento de las dos especies.

En el acápite 4.1.4.5 se describirá el obstáculo representado por la acción de armadillos que, en su búsqueda de recursos, removieron parte de los árboles sembrados.

Los incrementos diamétricos y de altura total indicaron el mayor crecimiento de los árboles de las dos especies en el estrato camino (Cuadro 10). El camino registró mayor factor de sitio total que el sotobosque (Cuadro 10)

Los incrementos diamétricos de los árboles sembrados fueron mayores en los trimestres intermedios mientras en los trimestres primer y cuarto registraron los menores incrementos. No obstante el crecimiento en altura de planta fue mayor en los tres primeros trimestres del estudio con la excepción de *Virola sebifera* en el sotobosque que presentó menor crecimiento en el primer trimestre (Cuadros 11y 12).

Cuadro 10. Medianas y valores de Z para la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación por especie entre los estratos camino y sotobosque de los incrementos diamétricos (mm), altura de plantas (cm), mortalidad y iluminación de los árboles sembrados en el bosque primario. Valores negativos de Z indican que el segundo componente de la comparación (sotobosque) presentó mayores valores medianos.

VARIABLE	VIROKO			VIROSE		
	CAMINO	Z	STBSQ	CAMINO	Z	SOTBSQ
ICT (cm)	2.6	5.0**	0.95	3.8	5.6**	1.4
IHT (mm)	18	2.3**	11.5	26	3.5**	15.5
MRT	2	-4.0**	3.5	2	-7.2**	4
TSF	6.4	3.5**	3.9	6.1	3.4**	4.3

ICT-Incremento diamétrico del año, IHT-Incremento en altura de planta del año, MRT-Plantas muertas del año, TSF-Factor de sitio total. **<0.01; * = 0.05>P>0.01; ausencia de asteriscos = P>0.05.

Cuadro 11. Valores de Z y grado de significancia para la prueba Mann-Whitney en la comparación a pares entre trimestres para *Virola koschnyi* de los incrementos diamétricos y altura bosque primario. Valores negativos de Z indican que el segundo trimestre de la comparación presentó mayores valores.

TRIM	CAMINO		SOTOBOSQUE	
	IC	IH	IC	IH
1 X 2	-3.3**	-4.5**	-1.9*	0.8
1 X 3	-2.9**	-4.9**	-2.0*	1.8
1 X 4	-0.9	-2.9**	0.2	5.2**
2 X 3	0.9	-2.8**	-0.3	1.1
2 X 4	2.9**	0.9	1.3	5.0**
3 X 4	2.3*	2.5*	1.3	3.9**

IC-Incremento diamétrico, IH-Incremento de altura. ** = P<0.01; * = 0.05>P>0.01; ausencia de asteriscos = P>0.05.

Cuadro 12. Valores de Z y grado de significancia para la prueba Mann-Whitney en la comparación a pares entre trimestres para *Virola sebifera* de los incrementos diamétricos, de altura en el bosque primario. Valores negativos de Z indican que el segundo trimestre de la comparación presentó mayores valores.

TRIM	CAMINO		SOTOBOSQUE	
	IC	IH	IC	IH
1 X 2	-3.4**	3.4**	-3.6**	-2.7**
1 X 3	-2.6**	2.3*	-3.5**	-2.5*
1 X 4	-0.2	4.9**	-2.7**	0.4
1 X 3	1.5	-1.2	-0.2	-0.2
2 X 4	3.7**	2.3*	0.7	1.7
3 X 4	2.9**	3.6**	0.7	1.7

IC-Incremento diamétrico, IH-Incremento de altura, ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; ausencia de asteriscos = $P > 0.05$ Nota: Valores negativos de Z indican que el segundo trimestre de la comparación presentó mayores valores

4.1.5.1 La comparación entre las especies

Estrato 'camino'

Virola sebifera superó ampliamente *Virola koschnyi* en los parámetros de crecimiento considerándose el total en el periodo del estudio. Sin embargo en los trimestres no se registraron diferencias expresivas entre las dos especies para los tres parámetros evaluados, la excepción fue altura de planta en el primero trimestre (Cuadro 13).

Fue notable el incremento en altura de planta de *Virola sebifera* en el primero trimestre del estudio siendo la única diferencia estadísticamente importante considerando aisladamente los trimestres del estudio en este estrato.

El factor de sitio total fue estadísticamente igual para las dos especies.

Estrato 'sotobosque'

Los incrementos diamétricos de las dos especies no registraron diferencias apreciables en los trimestres y en el total del año (Cuadro 13).

Los incrementos en altura de planta presentaron resultados diferenciados durante el año. Se observó el mayor crecimiento de *Virola koschnyi* en el primero trimestre pero, en los demás y en el total del año *Virola sebifera* fue superior.

Cuadro 13. Valores de Z para la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación entre especies por los estratos 'camino' y 'sotobosque' de los incrementos medianos diamétricos, altura de plantas, mortalidad y iluminación de los árboles sembrados de *Virola koschnyi* y *Virola sebifera* (por repetición) en el bosque primario. Valores negativos de Z indican que el segundo componente de la comparación (*Virola sebifera*) presentó mayores valores.

VARIABLE	CAMINO	SOTOBOSQUE
ICT	-2.1'	-1.7
IHT	-2.6''	-2.4'
MRT	0.5	1.7
TSF	0.3	0.9

4.1.5.2 La correlación entre el microambiente y variables de crecimiento y mortalidad

Las dos especies presentaron correlaciones altamente significativas con el factor de sitio total, directo y indirecto con relación al incremento diamétrico total (Cuadro 14). Lo mismo se observó para los incrementos en altura de planta sin embargo, para *Virola koschnyi* el diámetro inicial también presentó correlación significativa con esta variable.

Cuadro 14. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables de crecimiento y el diámetro inicial (D1), altura inicial (H1), factor de sitio total (TFS), directo (DFS) y indirecto (IFS) de las virolas sembradas en el bosque primario.

VARIABLE	<i>Virola koschnyi</i>		<i>Virola sebifera</i>	
	ICT	IHT	ICT	IHT
H1	0.03	0.02	0.15	0.10
D1	-0.09	0.21*	0.03	0.12
TSF	0.44**	0.41**	0.51**	0.48**
DSF	0.43**	0.46**	0.52**	0.40**
ISF	0.50**	0.33**	0.45**	0.38**

ICT-Incremento diamétrico del año, IHT-Incremento en altura de planta del año, MRT-Plantas muertas del año, TSF-Factor de sitio total. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; ausencia de asteriscos = $P > 0.05$

4.1.5.3 La muerte de plantas

El mayor obstáculo de este estudio fue la acción de *armadillos* (Dasypodidae). La acción se dio especialmente durante el primer trimestre. Algunos árboles fueron encontrados muertos o casi muertos y desprovistos de hojas a la par.

Al parecer el objeto de la búsqueda no fue propiamente los árboles sembrados pero posiblemente, la tierra más suave y 'diferente' con que se sembró los árboles podría estar señalando la presencia de lombrices. De este modo al escabar, los árboles fueron removidos. Algunos fueron encontrados todavía verdes pero se consideró que la perturbación sufrida ya sería demasiada y el retraso en el desarrollo ya no sería debido a los factores que se controlaron desde el comienzo para el resto de la parcela.

Las principales causas de muerte (Cuadro 15), además de la mencionada fueron el aplaste por la caída de ramas y a causas no identificadas que pueden estar relacionadas con la acción de patógenos o insectos a lo que se denominó de forma genérica de inadaptación.

Cuadro 15. Valores de Z de la prueba Mann-Whitney y grado de significancia para la comparación por especie de los estratos de las causas de mortalidad de árboles de virolas en el bosque primario. Valores de Z negativos indican que el segundo componente de la comparación (sotobosque) presentó mayores valores medianos.

CAUSA	<i>Virola koschnyi</i>	<i>Virola sebifera</i>
ARMADILLOS	-1.98 [*]	-1.82 [*]
INADAPTACION	-0.94	-0.31
RAMAS	0.93	0.81

Nota: * = $P < 0.01$; ^{*} = $0.05 > P > 0.01$; ausencia de asteriscos = $P > 0.05$.

El Cuadro 15 indica que la acción de los armadillos fue sensiblemente mayor en el sotobosque que en el camino. Las demás causas consideradas fueron igualmente importantes en los dos estratos (Cuadros 1A y 2A).

4.1.6 La regeneración natural.

4.1.6.1. El crecimiento en las clases de tamaño.

Virola koschnyi

Los incrementos diamétricos en valores absolutos no revelaron diferencias estadísticas significativas entre las clases de tamaño pero sí con la transformación en crecimiento relativo. En este caso se observó que los brinzales fueron expresivamente superiores a los latizales bajos y altos. Entre los latizales bajos señalase que las mayores diferencias ocurrieron en el primer y tercer trimestres. Sin embargo en relación a los

latizales altos los brinzales fueron significativamente superiores en los tres primeros trimestres (Cuadro 16, Figura 16).

Entre los latizales bajos y altos no se registraron diferencias importantes en crecimiento diamétrico absoluto o relativo.

Los incrementos en altura observados presentaron diferencias estadísticas en la comparación de los valores absolutos siempre en favor de los latizales altos pero no hubo diferencias significativas para el crecimiento relativo.

Ni la forma del árbol ni la exposición de copa presentaron diferencias significativas. Los factores de sitio directo, indirecto y total no fueron diferentes para los brinzales y latizales altos.

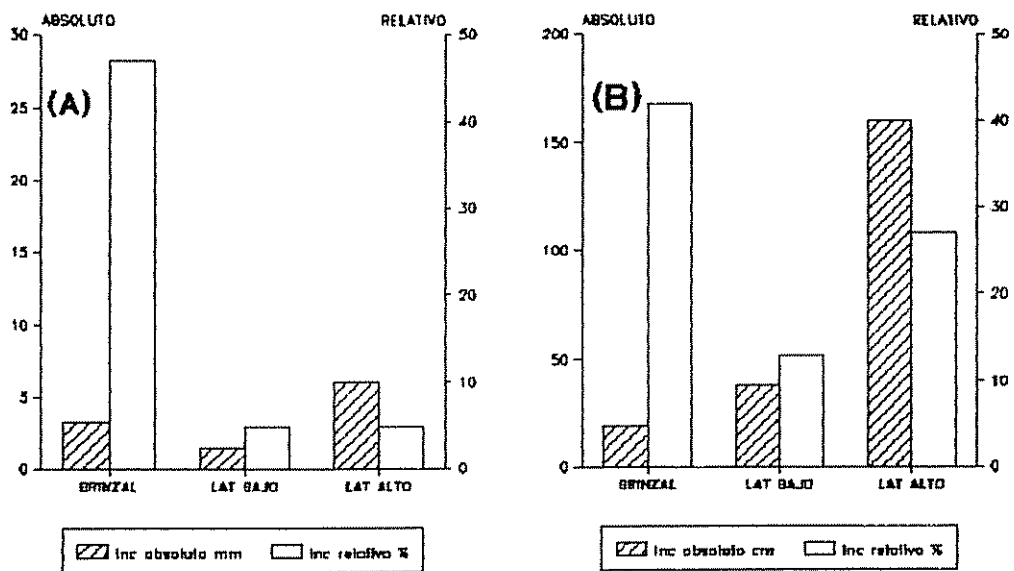


Figura 16. Incrementos medianos anuales absolutos y relativos de diámetro (A) y altura de (B) la regeneración de *V. koschnyi* en el bosque primario.

Cuadro 16 Valores de Z y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de *Virola koschnyi* en el bosque primario. Valores de Z negativos indican que el segundo miembro de la comparación fue superior.

VRBLE	Brinzal X Latzl. bajo		Brinzal X Latzl. alto		Latzl X Latzl. bajo alto	
	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)
IC1	-2.01*	2.98**	0.49	-2.98*	-1.86	1.66
IC2	0.93	1.10	0.04	-2.09*	-0.64	0.25
IC3	1.03	2.00*	0.29	-2.24*	-0.57	0.01
IC4	1.74	0.89	0.63	-0.16	-0.77	1.66
ICT	0.44	2.68**	-1.02	-3.17**	-0.89	0.77
IH1	1.13	0.78	2.89**	-0.34	-2.25*	-1.28
IH2	1.61	0.48	1.61	-0.04	-1.16	-0.77
IH3	0.01	2.09*	3.27**	-0.15	-2.81**	-2.49**
IH4	2.45*	0.34	2.01*	-0.05	-0.13	1.28
IHT	1.81	1.70	3.08**	-0.95	-2.69**	-1.66
LUZ	0.61	.	1.27	.	0.41	.
ARB	0.15	.	0.29	.	0.10	.
TSF	0.63
DSF	0.73
ISF	0.44

ICn-Incremento diamétrico en el trimestre n, ICT-Incremento diamétrico del año, IHn-Incremento en altura de planta en el trimestre n, IHT-Incremento en altura de planta del año, FARB- forma del árbol, cluz- Clase de iluminación, TSF-Factor de sitio total, DSF- factor de sitio directo, ISF- factor de sitio indirecto. **<0.01; * = 0.05>P>0.01; ausencia de asteriscos = P>0.05

Virola sebifera.

Los incrementos diamétricos en valores absolutos favorecieron los latizales altos y bajos en relación a los brinzales sin embargo, en términos porcentuales, los brinzales fueron estadísticamente superiores especialmente en el primer trimestre siendo de señalar que con respecto a los latizales altos solamente la gran diferencia de este

trimestre fue suficiente para asegurar el mayor crecimiento relativo de los brinzales de todo el periodo (Cuadro 17, Figura 17).

Entre latizales altos y bajos no se registraron diferencias expresivas de crecimiento diamétrico.

Los incrementos en altura fueron igualmente mayores en valores absolutos para la clase de mayor tamaño en cada comparación pero, no se detectaron diferencias relevantes de crecimiento relativo.

Los factores de sitio, clase de exposición de copas y forma del árbol no revelaron variaciones importantes entre las clases de tamaño.

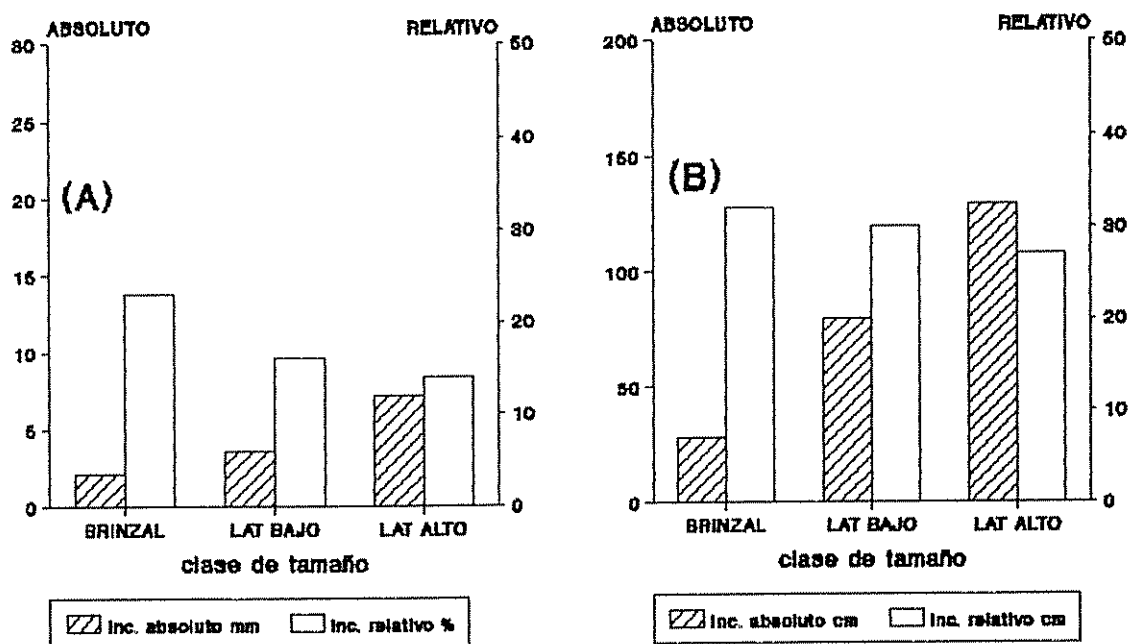


Figura 17. Incrementos medianos anuales absolutos y relativos de diámetro (A) y altura (B) de *V. sebifera* en el bosque primario.

Cuadro 17 Valores de $|Z|$ y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de *Virola sebifera* en el bosque primario. Valores de Z negativos indican que el segundo miembro de la comparación fue superior.

VRBLE	Brinzal X Latzl. Bajo		Brinzal X Latzl. alto		Latzl. X Latzl. bajo alto	
	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)
IC1	1.04	-2.73**	0.59	-2.76**	1.66	0.82
IC2	2.18	0.46	2.60**	-0.44	1.12	0.98
IC3	1.45	0.38	2.65**	-0.38	2.14*	0.06
IC4	2.64**	-1.86*	1.74	-0.31	0.02	-2.03*
ICT	1.43*	-1.76*	2.61**	-2.46*	1.74	-0.07
IH1	2.45**	0.46	3.23	1.15	1.19	0.98
IH2	2.49**	0.33	3.32**	0.84	1.44	0.34
IH3	2.87**	0.07	3.17**	0.15	2.09*	0.16
IH4	2.04*	-0.53	2.32**	-1.27	1.29*	-0.92
IHT	3.53**	-0.93	3.91**	-1.53	2.40*	-0.82
LUZ	0.07		0.54		0.46	
ARB	1.18		0.26		0.97	
TSF	0.85					
DSF	1.36					
ISF	1.00					

ICn-Incremento diamétrico en el trimestre n, ICT-Incremento diamétrico del año, IHn-Incremento en altura de planta en el trimestre n, IHT-Incremento en altura de planta del año, FARB- forma del árbol, cluz- Clase de iluminación, TSF-Factor de sitio total, DSF- factor de sitio directo, ISF- factor de sitio indirecto. **<0.01; * = 0.05>P>0.01; ausencia de asteriscos = P>0.05.

4.1.6.2 La comparación entre las dos especies.

Los brinzales de *Virola koschnyi* presentaron valores significativamente mayores que *Virola sebifera* de los factores de sitio indirecto y total ($Z = 2.40^{**}$ y 2.68^{*} respectivamente). Los rangos de factor de sitio total de las dos especies, respectivamente 2.53% - 15.12% y 2.53 -17.68 revelan que las dos ocupan una amplia faja de factor de sitio total comun pero las medianas, respectivamente 9.09% y 5.55% indican que los brinzales de *Virola sebifera* se concentraron más en el tercio inferior de su rango (Anexos 12A y 15A).

El factor de sitio directo, clase de exposición de copas y forma de árbol no revelaron diferencias relevantes entre las dos especies.

4.1.6.3 La correlación del crecimiento con factores biológicos y microambientales

Virola koschnyi

El análisis de correlación de Spearman (Cuadro 8A) indicó que la clase de iluminación de copas (escala Clark) fue el principal factor a influenciar el incremento diamétrico total de brinzales ($r = -0.81^{**}$) y latizales bajos ($r = -0.74^{**}$). Entre los latizales altos el diámetro inicial fue el principal factor ($r = 0.81^{*}$) relacionado a esta variable.

El crecimiento en altura de los latizales altos fue significativamente afectado por la clase de iluminación ($r = -0.81^{*}$). Entre los brinzales y latizales bajos no se obtuvo correlación significativa para esta variable.

Los factores de sitio directo, indirecto y total, diámetro inicial y la forma del árbol no influenciaron expresivamente el crecimiento en altura o diámetro de brinzales y latizales bajos. Altura inicial y forma del árbol no afectaron el crecimiento de los latizales altos.

Virola sebifera

Los brinzales, latizales bajos y latizales altos de esta especie el crecimiento diamétrico presentaron correlaciones significativas con la clase de iluminación siendo los siguientes los valores de r , -0.56^* , -0.66^{**} , -0.74^{**} , respectivamente (Cuadro 9A). Los latizales bajos presentaron además correlación relevante con la forma del árbol ($r = -0.64^*$).

El crecimiento en altura de las clases menores no revelaron correlación importante con las variables controladas sin embargo, los latizales altos presentaron correlación significativa con la forma del árbol ($r = -0.63^*$).

Diámetro y altura iniciales no fueron importantes en el periodo del estudio, para el crecimiento en altura o diámetro de esta especie además, latizales bajos y brinzales no fueron afectados por los factores de sitio total, directo y indirecto.

4.2 El bosque muy húmedo premontano secundario

4.2.1. Fenología

4.2.1.1 La sucesión de fenofases

Virola koschnyi

Los árboles pistilados presentaron marcados cambios de hojas durante el periodo estudiado en este sitio (Figura 18). Al comienzo de las observaciones las copas con mayoría de hojas viejas predominaban pero su proporción disminuyó rápidamente durante el primer semestre del año, el menos lluvioso, de modo que en marzo ya no se encontraban copas con este aspecto pues las hojas nuevas predominaban ampliamente habendose verificado un pico en esta frecuencia en abril-marzo.

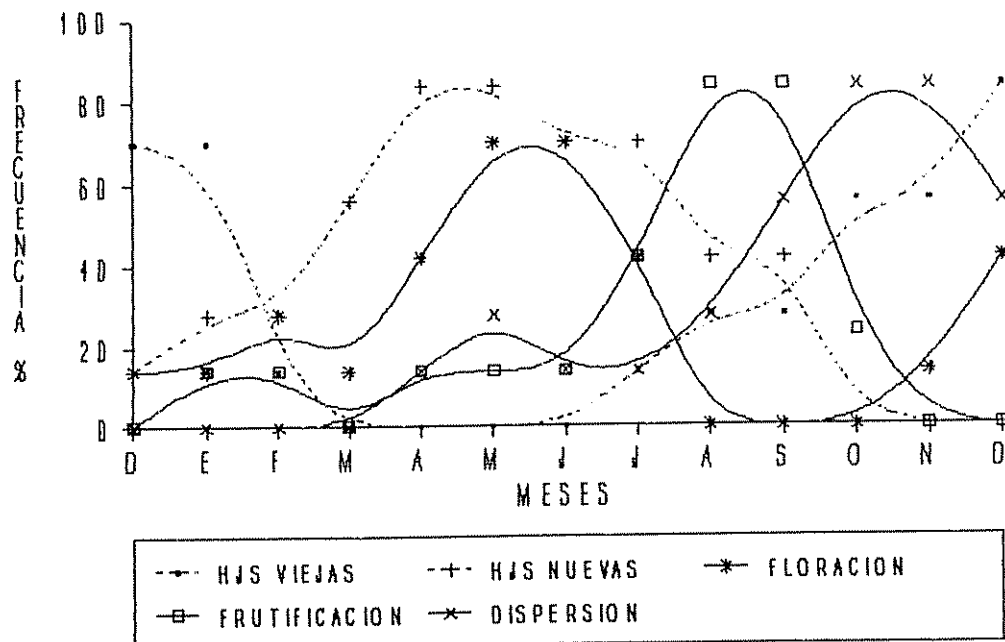


Figura 18. Fases fenológicas de los árboles pistilados de *V. koschnyi* en el bosque secundario.

Durante las lluvias estacionales de setiembre-octubre las frecuencias de los grupos se igualaron. A partir de este mes las copas con mayoría de hojas viejas pasaron a predominar. No se pudo determinar la época de pico de frecuencia de las hojas viejas ya que en los meses finales estas presentaban tendencia al aumento sin que se haya obtenido indicaciones de que esta frecuencia tendía a estabilizarse o a disminuir.

La floración pudo ser observada en pocas árboles en diciembre de 1992. Eran sumamente escasas y de estas resultó pequeña fructificación en mayo con la subsiguiente dispersión de las semillas.

El pico de floración se dió al comienzo del periodo más lluvioso, entre mayo y junio alcanzando un 72% de la muestra. Esta proporción bajó rápidamente, y no se encontraron flores en árboles pistilados de esta especie en los meses de agosto y setiembre. En noviembre, coincidiendo con la decadencia de las precipitaciones mensuales, los árboles que presentaron la primera floración del estudio en diciembre de 1992 florecieron, a las que se sumaron algunas de la segunda floración alcanzando en diciembre una proporción de 42% de la muestra.

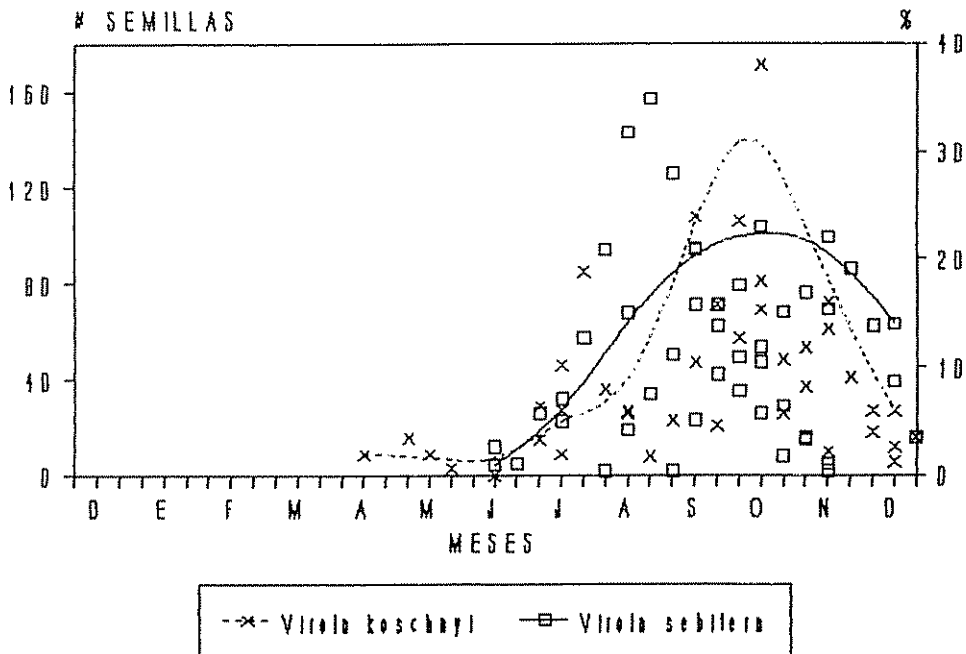


Figura 19 Totales y porcentuales de cápsulas de virolas encontradas en la cuñas de conteo del bosque secundario.

La fructificación empezó en mayo, pero la mayor frecuencia de árboles en esta fase se dió claramente en agosto con 82% de la muestra. Esta frecuencia disminuyó rápidamente en noviembre-diciembre cuando se observaron los últimos frutos en las copas en 1993.

La dispersión presentó dos épocas distintas, una en mayo de menor importancia con un 25% de la muestra y durante las intensas lluvias de octubre cuando se dió la época de mayor actividad dispersora. No se pudo determinar el final de esta fase porque en diciembre de 1993 todavía se encontraban dispersando semillas un 50% de la muestra aún que a esta altura ya era muy baja esta actividad. El conteo de cápsulas de jo las copas comenzó en abril, durante la primera fructificación del año de esta especie. Los datos de la Figura 19 ilustran los meses de esta actividad. La caída de cápsulas en abril se debió a un sólo árbol. En mayo otro árbol también contribuyó. Señalase que las cantidades fueron muy pequeñas correspondiendo a cada uno de estos meses 2% del total del año. Estos dos árboles presentaron esta actividad por sólo cerca de 30 días.

En junio no se observó la dispersión de semillas de esta especie sin embargo era grande la visita de dispersores, en especial de tucanes. En julio y agosto empezaron aparecer cápsulas vacías bajo las copas de otros árboles de esta especie pero todavía fueron muy pequeñas las cantidades encontradas correspondiendo a casi 6% del total. En setiembre aumentaron sensiblemente las cantidades encontradas hasta el pico en octubre en el que se encontró un 38 % del total contado del año. El final de esta actividad no se pudo conocer pues al cierre de las observaciones 57% de los árboles todavía presentaban cápsulas nuevas caídas aunque aportando solamente 6,5% del total.

Los árboles estaminados de esta especie presentaron la predominancia de copas con hojas nuevas desde el comienzo del estudio (Figura 20). Estas aumentaron su frecuencia hasta atingir su máxima proporción en febrero (82%). En este mes y en marzo, normalmente meses de menores precipitaciones mensuales, no se encontraron árboles con clara predominancia de hojas viejas en las copas. Desde el mes siguiente esta proporción fue disminuyendo hasta el mes de julio en el que se verificó el equilibrio entre los dos grupos. Las copas con mayoría de hojas viejas atingieron su mayor proporción durante la estación lluviosa, precisamente en el mes de octubre, .

La floración de estos árboles pudo ser observada en todo el año, sin embargo dos picos fueron observados, el primer que alcanzó casi un 50% de la muestra en febrero-marzo y en setiembre alcanzando un 40% de los árboles. Las floradas más abundantes se dieron durante la estación menos lluviosa.

Viola sebifera

Los árboles pistilados presentaron al comienzo de las observaciones la mayor frecuencia con hojas viejas pero esta proporción, en los meses siguientes, por general menos lluviosos, fue disminuyendo rápidamente hasta febrero cuando se evidenció la predominancia de las copas con mayoría de hojas nuevas que atingió la mayor proporción en el mes de abril (Figura 21).

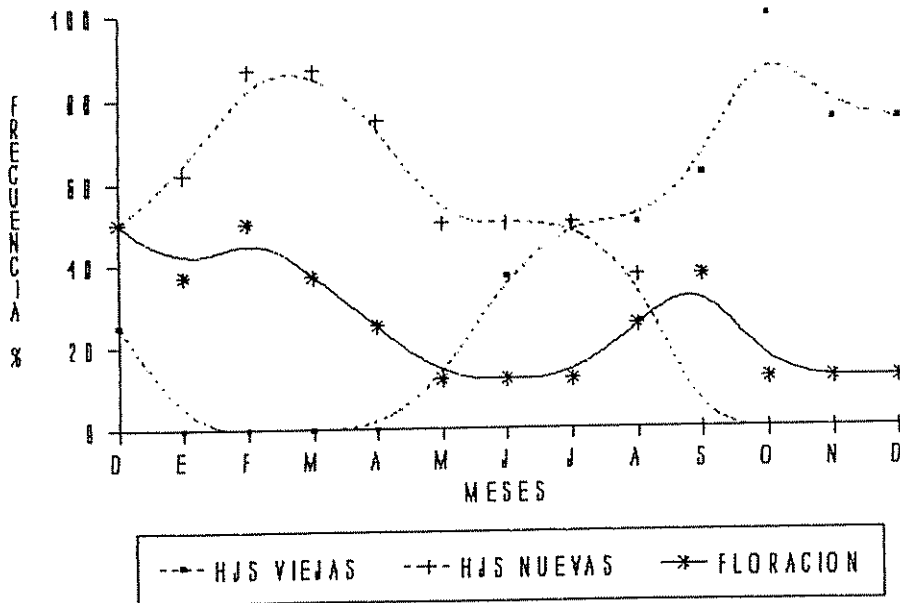


Figura 20 Fases fenológicas de los árboles estaminados de *V. koschnyi* en el bosque secundario (N=10).

Las copas con mayoría de hojas viejas solamente fueron observadas otra vez en julio cuando pasó a aumentar su proporción gradualmente durante las lluvias de octubre y noviembre que registraron las mayores frecuencias (80%).

Las primeras flores femininas se vieron en el mes de febrero. Esta proporción siguió ampliándose durante los meses menos lluviosos hasta el pico de 90% que se observó en mayo, cuando ya empezaba la estación más húmeda. Desde entonces esta frecuencia disminuyó gradativamente hasta setiembre cuando se vieron las últimas flores femininas. La floración fue abundante habiendo sido observado gran cantidad de ráncimos caídos en el piso del bosque durante la fase de pico que se observó en mayo.

La fructificación empezó en abril extendiéndose hasta diciembre de 1993 cuando se podía ver una muy escasa presencia de frutos cerrados en 10% de los árboles de la muestra. El pico de esta fase se dió claramente durante las intensas lluvias del mes de julio alcanzando un 80% de la muestra.

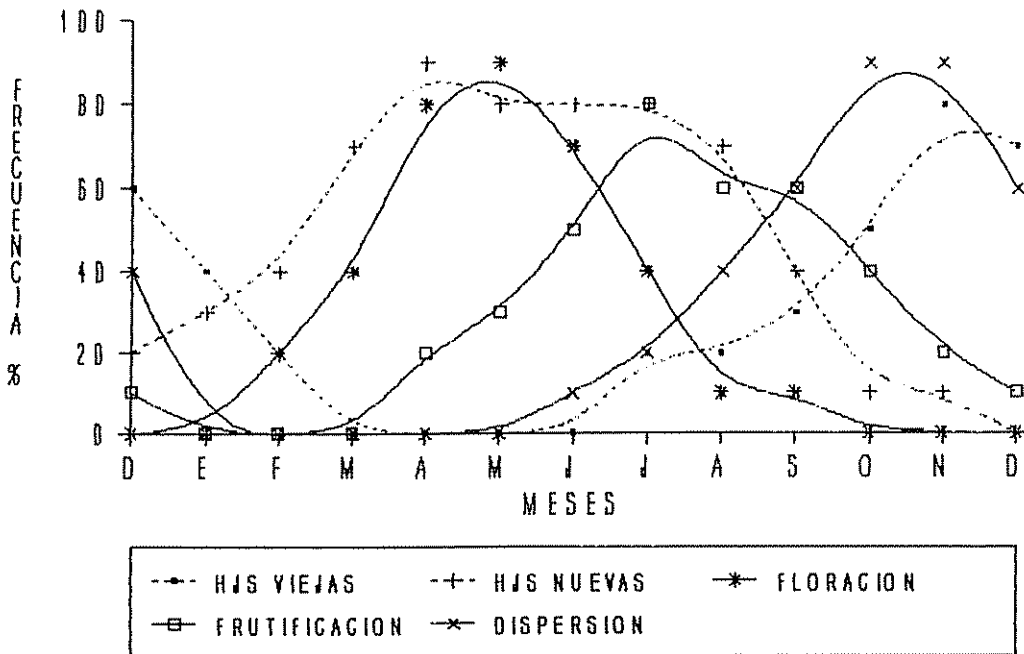


Figura 21. Fases fenológicas de los árboles pistilados de *V. sebifera* en el bosque secundario (N=10).

Los primeros frutos abiertos y vacíos en las copas que indicaron el comienzo de la dispersión fueron vistos en julio. El pico de esta fase se dió en octubre y noviembre con un 80% de la muestra. Así como la fructificación, no se pudo determinar el final de esta fase porque en el mes final de las observaciones un 60% de los árboles todavía seguían presentando frutos abiertos con semillas y recibiendo visitas de los dispersores.

Los conteos de cápsulas bajo las copas (Figura 19) revelaron las primeras cantidades encontradas en el mes de junio, al comienzo de la estación más húmeda. Refierense a un sólo árbol (10% de la muestra) habiendo sido muy escasas aportando menos de 1% del total encontrado. En julio y agosto con el ingreso de otros árboles se encontraron mayores cantidades aportando respectivamente 5 y 15%. Los meses de setiembre, octubre y noviembre aportaron las mayores cantidades proporcionales encontradas respectivamente, 21, 23 y 22% del total. Al cierre de las observaciones de campo en diciembre un 70% de la muestra se encontraba en esta fase habiendo en este entonces aportado un 14% del total encontrado durante el periodo del estudio.

Los árboles estaminados presentaron cambios de hojas menos sincrónico que los árboles pistilados. Las copas con mayoría de hojas viejas predominaban la muestra en diciembre de 1992, al final de la estación húmeda anterior. Su frecuencia disminuyó rápidamente siendo superada en febrero por las copas con mayoría de hojas nuevas cuya frecuencia atingió su máxima proporción en abril con un 60%. En seguida estas copas siguieron predominando hasta que en setiembre se igualaron las frecuencias de los dos grupos (Figura 22).

En los meses que se siguieron, las frecuencias presentaron cambio marcante por el rápido aumento de las copas con hojas viejas durante los meses lluviosos y la consecuente disminución de la predominancia de las hojas nuevas. La floración fue prácticamente constante durante año debido la falta de sincronismo de modo que mientras algunos árboles terminaban la floración otros apenas empezaban. Los árboles alternaron las floraciones abundantes del primer semestre del estudio, con otra más corta de menor cantidad de flores. Este patrón se dió en casi todos los árboles estaminados de modo que solamente en octubre y noviembre no se encontraron flores del grupo. Señalase que las floradas de los meses menos lluviosos fueron las más abundantes.

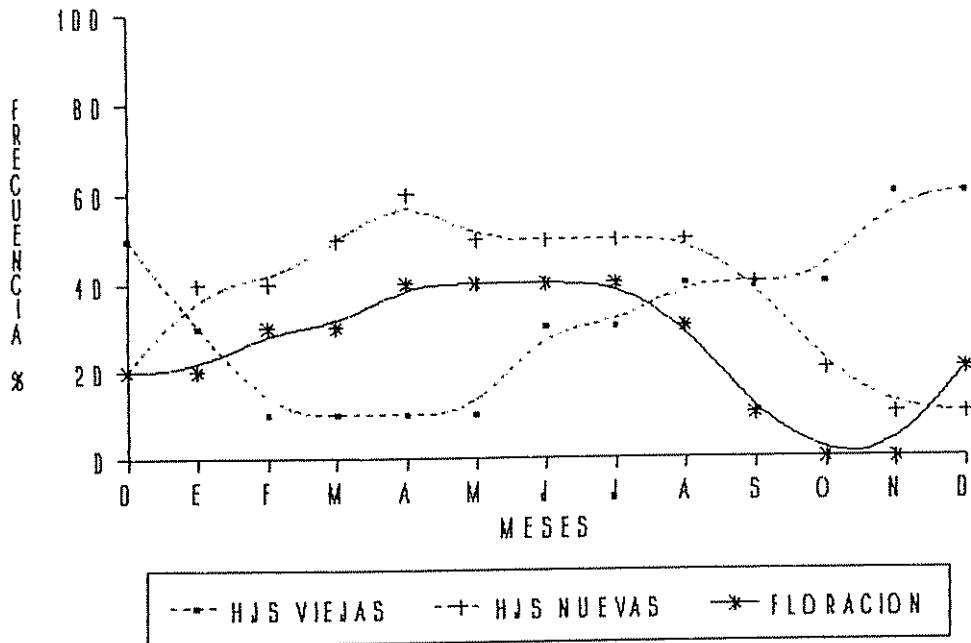


Figura 22. Fases fenológicas de los árboles estaminados de *V. sebifera* en el bosque secundario (N=10).

4.2.1.2 La correlación entre las fases fenológicas

Virola koschnyi

En el Cuadro 18 se puede observar los resultados de la correlación entre las fases fenológicas de los árboles pistilados y estaminados de esta especie. Hubo correlaciones de significancia estadística entre las frecuencias de árboles con mayoría de hojas viejas o nuevas y la frecuencia de los árboles con flores. La relación observada fue negativa para las frecuencias de hojas viejas y positivas con las de hojas nuevas.

Las frecuencias relacionadas con el foliaje no presentaron correlación con las frecuencias de los árboles en fructificación o dispersión de semillas.

Cuadro 18. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias mensuales de árboles de *Virola koschnyi* con flores (estaminadas o pistiladas), frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas nuevas o viejas en el bosque secundario.

Estado	Flor	Floración	Frutificación	Dispersión
Hojas viejas	♀	-0.63*	-0.11	0.14
Hojas nuevas	♀	0.73**	0.14	-0.44
Hojas viejas	♂	-0.53	.	.
Hojas nuevas	♂	0.54	.	.

Nota ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia de asterisco indica $P > 0.05$.

Los árboles estaminados no presentaron correlaciones estadísticas de importancia entre las frecuencias relacionadas con la floración y el tipo de hojas dominantes viejas o nuevas.

Virola sebifera

Los resultados de las pruebas de correlación entre las fases fenológicas de los árboles pistilados revelaron asociación significativa entre las frecuencias relacionadas con el foliaje y las relacionadas con floración. Positiva con la frecuencia de hojas nuevas y negativa con las de hojas viejas (Cuadro 19).

Las frecuencias de árboles en frutificación no se relacionaron con el tipo de hoja predominante pero sí con la dispersión de semillas que presentó correlación altamente significativa y positiva con las frecuencias de árboles con mayoría de hojas viejas.

Los árboles estaminados presentaron correlación estadística altamente significativa entre las frecuencias de árboles en floración y el tipo de hoja dominante de las copas. La relación foi positiva con relación a las hojas nuevas y negativa con las hojas viejas.

Cuadro 19. Coeficientes r de Spearman entre las frecuencias mensuales de árboles *Virola sebifera* con flores (estaminados o pistilados), frutos y dispersando semillas, y las frecuencias de árboles con mayoría de hojas nuevas o viejas en el bosque secundario.

Estado vegetativo	Sexo	Floración	Frutificación	Dispersión
Hojas viejas	♀	-0.82**	0.10	0.76**
Hojas nuevas	♀	0.61**	0.03	-0.19
Hojas viejas	♂	-0.90**	.	.
Hojas nuevas	♂	0.71**	.	.

Nota ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia de asterísco indica $P > 0.05$.

4.2.2 Las semillas

4.2.2.1 Características y rendimiento por árbol

Los resultados involucrando las muestras de semillas utilizadas en el estudio están ilustradas en Cuadro 20. Se puede apreciar que las semillas de *Virola koschnyi* son más pesadas que las de *Virola sebifera*. Sin embargo el número promedio de semillas por árbol de esta fueron sensiblemente mayores.

Los contenidos de humedad de las semillas frescas se sitúan por encima de 30% que corregido permitieron la estimación del peso seco por semillas que se utilizó para la estimación de la producción de semillas por árbol que se puede observar en el Cuadro 20.

La cantidad de semillas de *Virola sebifera* en base al número fue sensiblemente mayor mientras *Virola koschnyi* produce una masa (en peso) de semillas mayor pero a la que corresponde un número comparativamente reducido de semillas (Cuadro 21).

Cuadro 20. Promedios de peso seco, peso fresco y contenido de humedad y respectivos intervalos de confianza por semillas de virolas en el bosque secundario.

Especie	Peso fresco (g)	Peso seco (g)	Humedad (%)
<i>Virola koschnyi</i>	2.92 ± 0.08	2.04 ± 0.20	31.03 ± 0.49
<i>Virola sebifera</i>	0.71 ± 0.03	0.48 ± 0.02	32.15 ± 1.73

Nota: Intervalos de confianza a un 95% de precisión.

Cuadro 21. Estimaciones de la producción de semillas de virolas en número y peso promedio por árbol en el bosque secundario.

Especie	Número	Peso seco (g)
<i>Virola koschnyi</i>	10584 ± 2643	21591 ± 5390
<i>Virola sebifera</i>	19109 ± 5220	9172 ± 2505

Nota: Intervalos de confianza a un 95% de precisión.

4.2.2.2 La caída de cápsulas bajo las copas

En el Cuadro 22 se observa que, a ejemplo del bosque primario, las cápsulas caídas fueron encontradas mayormente (97.7%) en el primer segmento de las cuñas bajo las copas de los árboles.

Cuadro 22. Porcentajes promedios del total de semillas encontradas en los segmentos de las cuñas bajo las copas de las virolas del bosque secundario.

Especie	Segmento			
	0-10m	10-20m	20-30m	30-40m
<i>V. koschnyi</i>	97.7	1.3	0.8	0.2
<i>V. sebifera</i>	97.1	2.1	0.9	0

4.2.2.3 Las semillas en el laboratorio y en el bosque secundario

Virola koschnyi

En el laboratorio las semillas de esta especie empezaron la germinación desde la primera semana. En las semanas siguientes este valor siguió aumentando hasta alcanzar los máximos valores medianos porcentuales por la séptima semana (Figura 21). Los valores alcanzados fueron de 69%. En el bosque las semillas protegidas por jaulas presentaron porcentajes comparativamente más bajos habiendo alcanzado en los estratos limpio y no modificado respectivamente 13 y 9% (Cuadro 17A)

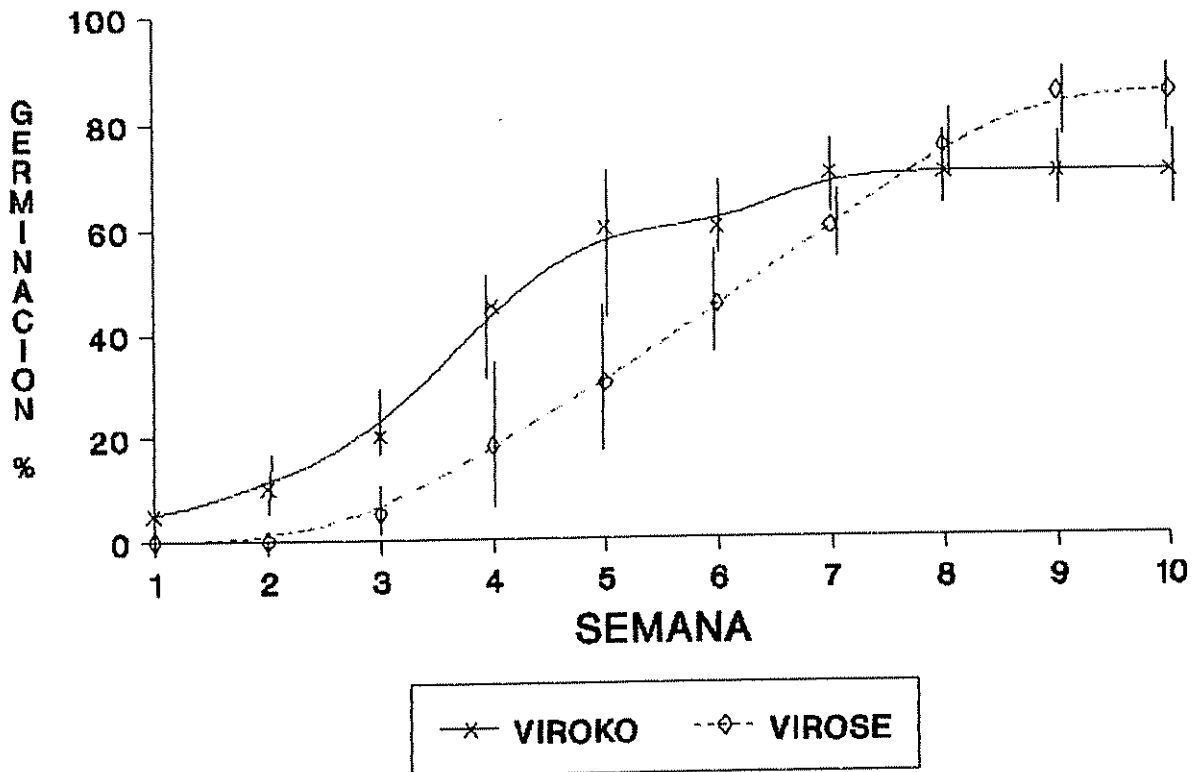


Figura 23. Porcentajes medianos semanales y desviación estándar (líneas) de germinación de las semillas de virolas del bosque secundario en el laboratorio.

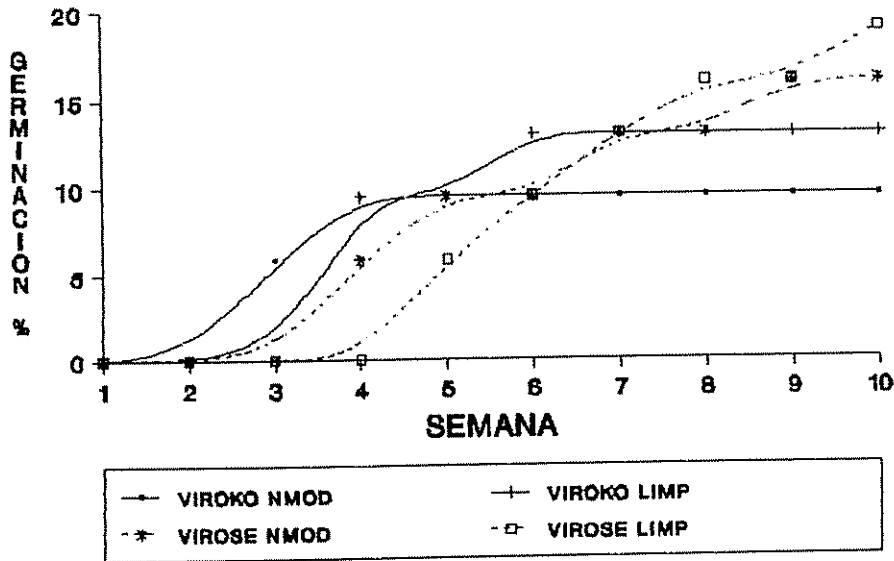


Figura 24. Porcentajes medianas semanales de germinación de semillas protegidas de virolas del bosque secundario.

En la Figura 24 se puede observar que la germinación en el bosque de las semillas protegidas empezó a partir de la segunda semana en el estrato no modificado se estabilizando ya en la cuarta semana. En el estrato limpio las primeras semillas germinadas se vieron en la tercera semana, estas crecieron de número rápidamente hasta la sexta semana cuando se estabilizaron sin que se obtuviera diferencias significativas entre estratos como se puede observar en el Cuadro 23.

La Figura 25 ilustra los valores medianos finales de germinación y sobrevivencia de las semillas de *Virola koschnyi* en el bosque secundario. En conjunto con el Cuadro 23 se infiere que las jaulas aseguraron la mayor germinación en el estrato limpio a un nivel de 1% de probabilidad pero en el estrato no modificado la diferencia observada no presentó relevancia estadística. También en este sitio la sobrevivencia de las semillas de esta especie luego de ocho semanas de la siembra fue nula independiente de estrato o protección.

Cuadro 23 Valores de Z de la prueba Mann-Whittney para la comparación de la germinación de semillas sembradas entre la protección o no con jaula en los estratos de los bosques primario y secundario. Valores negativos de Z indican que el segundo miembro de la comparación (Sin Jaula) presentó valores medianos mayores.

CJAULA VS SJAULA			
SITIO	ESTRATO	VIROKO	VIROSE
BSQSCUND	LIMPIO	2.59**	1.56
	NOMODF	1.34	0.42

** = $P < 0.01$, * = $0.05 > P > 0.01$, valores sin asterisco = $P > 0.05$.

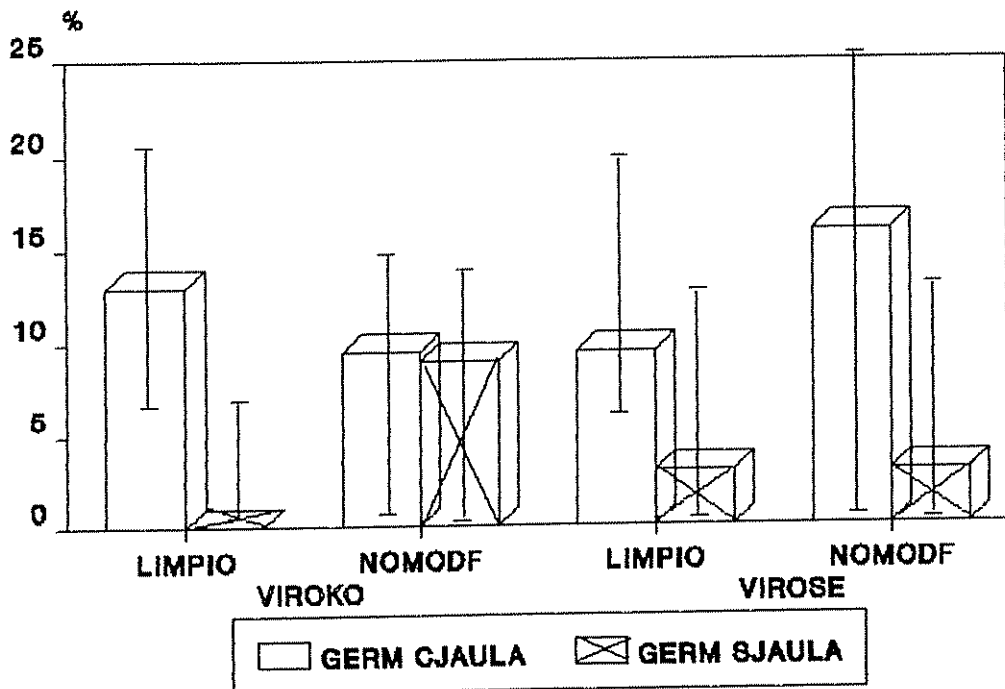


Figura 25. Rangos (líneas) y porcentajes medianas de germinación de virolas en los estratos del bosque secundario con y sin la protección de jaulas.

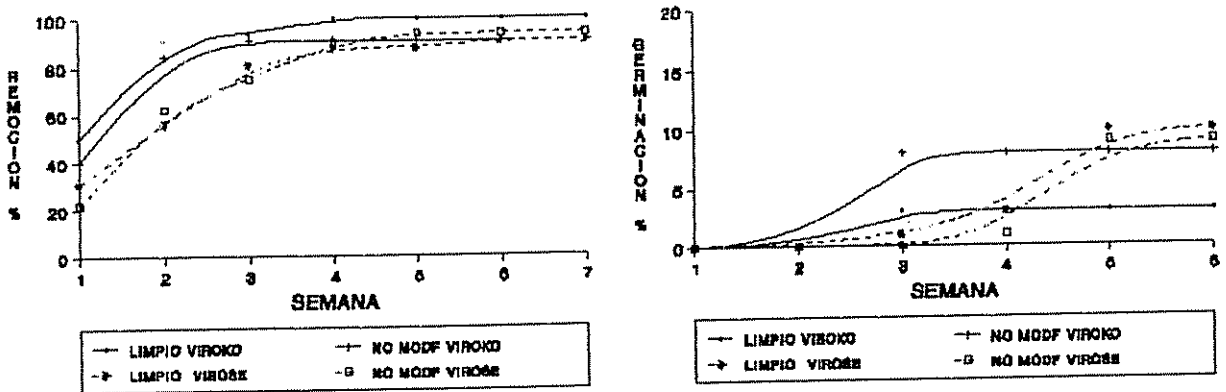


Figura 26. Porcentajes medianos de germinación y remoción de las semillas no protegidas de virolas en el bosque secundario.

Se obtuvo diferencia estadísticamente significativa para el factor de sitio total entre los estratos, sin embargo esta variable no presentó correlación importante con la germinación o, obviamente, con la no sobrevivencia de las semillas de esta especie (Cuadro 16A, 17A y 19A).

También en este sitio fue intensa la remoción de semillas no protegidas desde la primera semana. Este proceso siguió hasta la tercera semana a partir de la cual se mantuvo estable el reducido número de semillas remanentes. El ritmo en que se dió está ilustrado por la Figura 26. Se puede observar que la germinación se estabilizó precisamente en esta misma tercera semana.

Virola sebifera

Los resultados del laboratorio revelaron que las semillas de esta especie germinaron entre la tercera y novena semana como se puede observar en la Figura 24. También aquí la germinación en el laboratorio superó lo obtenido con las semillas protegidas en los estratos del bosque secundario. (Figura 24)

La germinación en el estrato no modificado se dió entre la tercera y la novena al igual que en el laboratorio sin embargo, en el estrato no modificado el proceso que también empezó por la tercera semana siguió creciendo hasta la última semana en la que se registraron nuevas germinaciones.

La germinación de estas semillas fue estadísticamente igual entre los estratos. La protección proporcionada por las jaulas no resultó en aumento de germinación como se puede observar por los resultados del Cuadro 23.

La sobrevivencia, medida por medio de la prueba del tetrazollo, indicó valores medianos entre 10.5 y 8% en los estratos del bosque secundario sin embargo, el análisis estadístico no reveló diferencia significativa entre estos (Cuadro 16A). La variación del factor de sitio total fue significativa entre los estratos pero no presentó correlación significativa con la germinación o sobrevivencia (Cuadros 16A, 18A y 20A)

La remoción y germinación de las semillas no protegidas están ilustradas en la Figura 27. La acción de la fauna local fue importante desde la primera semana en los dos estratos, creció hasta la quinta semana cuando también estabilizaron los porcentajes de germinación de las semillas remanentes. Las pruebas estadísticas aplicadas sobre estas dos variables no revelaron diferencias importantes entre los dos estratos del estudio (Cuadro 23).

Virola koschnyi vs Virola sebifera

La comparación entre las dos especies se hizo por semana con uso de prueba no paramétrica (Cuadro 24).

En el laboratorio la germinación de las semillas de *Virola koschnyi* presentaron los mayores valores medianos de germinación en las tres primeras semanas. En las demás con la germinación más tardía, pero continua, de *Virola sebifera* no se registraron otras diferencias estadísticas relevantes.

En el bosque las semillas de *Virola sebifera* también tardaron a empezar la germinación de modo que las diferencias estadísticas importantes entre las dos especies en los porcentajes medianos acumulados fueron registrados hasta la tercera semana. A partir de la cuarta semana ya no hubo diferencias importantes. En el estrato no modificado las semillas de *Virola koschnyi* no protegidas acumularon más rápidamente el máximo porcentaje en la tercera semana.

La remoción de semillas no protegidas de *Virola koschnyi* en el estrato limpio fue más rápida ya que en la tercera semana su desaparición era mayor pero al final del estudio no había diferencias entre las dos especies (Cuadro 24).

Cuadro 24. Valores de Z para la comparación entre especies de la germinación y remoción¹ semanal acumulada de semillas en el laboratorio y en el bosque secundario. Valores de Z negativos indican que el segundo miembro de la comparación (*Virola sebifera*) presentó valores medianos mayores.

SEMANA	LIMPIO			NO MODIFICADO	
	LABORAT.	CJAULA	SJAULA ¹	CJAULA	SJAULA ¹
1	3.61**	1.36	-0.65	0.83	0.57
2	5.51**	2.24 [†]	0.82	1.81	0.33
3	2.04 [†]	2.64 [†]	1.92 [†]	2.61**	0.42
4	1.59	0.44	1.78	0.49	0.33
5	1.06	0.08	1.85	-0.92	0.33
6	0.62	-0.08	-	1.07	-
7	0.13	0.01	-	-1.23	-
8	-0.51	-0.01	-	-1.23	-
9	0.89	-0.01	-	-1.23	-
10	0.89	-0.08	-	-0.57	-

¹ = compara la remoción acumulada de semillas en porcentaje mediana fuera de las jaulas.

** = $P < 0.01$, * = $0.05 > P > 0.01$, valores sin asterisco = $P > 0.05$.

4.2.3 Crecimiento de la regeneración natural

4.2.3.1 El crecimiento de las clases de tamaño

Virola koschnyi

Los incrementos diamétricos en valores absolutos no presentaron diferencias entre las clases de tamaño (Cuadro 25). Sin embargo la transformación de estos incrementos en variación porcentual indica claramente que en cada comparación, la menor clase de tamaño superó estadísticamente a la mayor. La Figura 27 ilustra la disminución del crecimiento relativo mediano mientras mayor fue la clase de tamaño comparada.

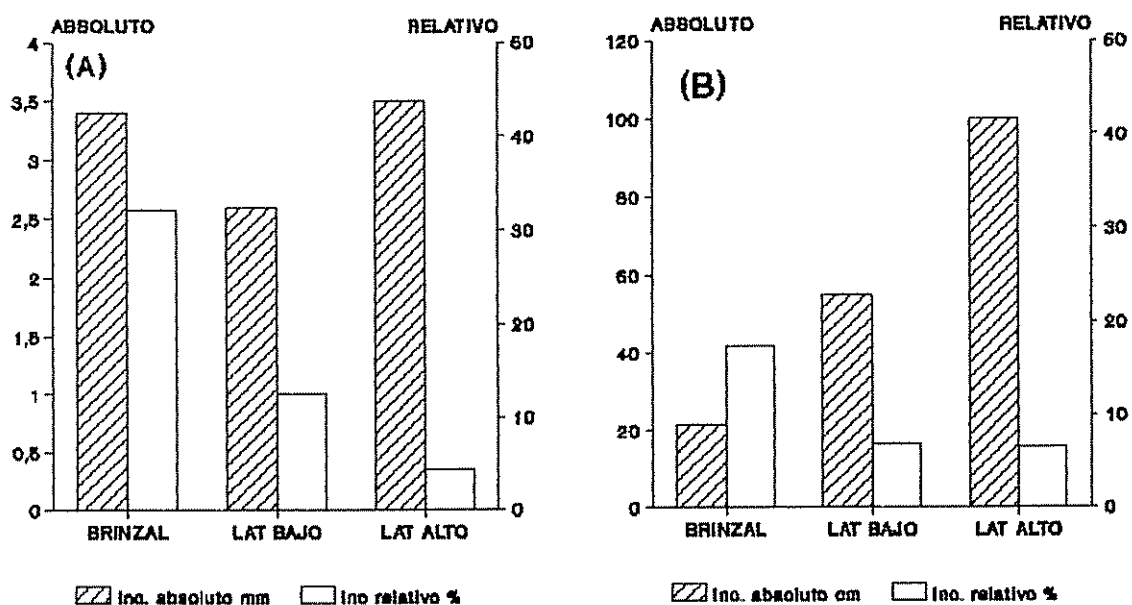


Figura 27. Incrementos medianos anuales absolutos y porcentuales de diámetro (A) y de altura (B) de la regeneración de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

Los incrementos en altura de planta en valores absolutos revelaron diferencias significativas entre las clases de tamaño, siendo siempre mayor para la mayor clase de tamaño comparada. Tal se puede ver en el Cuadro 25, en que se observa aún que en bases de variación porcentual solo hubo registro de diferencia importante del crecimiento de los brinzales en relación a los latizales bajos (Figura 27). Las demás variables evaluadas, clase de iluminación, forma del árbol, factor de sitio total, radiación directa y indirecta bajo dosel no presentaron variaciones expresivas entre las clases de tamaño.

Cuadro 25. Valores de Z y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de *Virola koschnyi* en el bosque secundario. Valores de Z negativo indican que el segundo miembro de la comparación fue superior.

VRBLE	Brinzal X Latzl. Bajo		Brinzal X Latzl. alto		Latzl X Latzl. alto bajo	
	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)
IC1	-2.01	3.48 [~]	0.58	-3.67 [~]	1.62	0.20
IC2	-0.75	2.43 [~]	0.35	-2.52 [~]	0.79	-0.66
IC3	1.30	0.03	2.26 [~]	-0.78	1.49	-2.35 [~]
IC4	-0.18	3.20 [~]	-0.93	-3.47 [~]	-0.99	-2.35 [~]
ICT	-1.13	3.66 [~]	0.69	3.66 [~]	1.07	-2.10 [~]
IH1	1.86	-1.04	2.83 [~]	-0.96	1.42	-0.21
IH2	2.25 [~]	-0.98	2.55 [~]	-0.56	1.82	0.53
IH3	1.11	-1.21	3.53 [~]	-1.42	2.94 [~]	0.50
IH4	3.15 [~]	-0.03	2.36 [~]	-0.66	0.08	0.35
IHT	2.92 [~]	2.00 [~]	-3.43 [~]	1.81	2.41 [~]	-0.49
LUZ	0.09		1.60		1.29	
ARB	-0.23		-0.43		-0.16	
TSF	-1.30					
DSF	-0.89					
ISF	-1.23					

ICn- crecimiento diamétrico en el trimestre n; ICT- Incremento diamétrico total, IHn- Incremento de altura en el trimestre n, IHT- Incremento total de altura, LUZ- Clase de iluminación, ARB- Forma del árbol, ISF- Factor de sitio indirecto, DSF- Factor de sitio directo, TSF- Factor de sitio total ** = P < 0.01; * = 0.05 > P > 0.01; la ausencia del asterisco indica que no hubo diferencia estadísticamente significativa.

Virola sebifera

Los incrementos diamétricos en base a valores absolutos no registraron variaciones de importancia estadística entre las clases de tamaño. Sin embargo, el crecimiento porcentual siempre fue significativamente mayor en las menores clases de tamaño de cada comparación (Cuadro 26). La Figura 28 ilustra los valores medianos de crecimiento de las clases de tamaño comparadas.

Los incrementos en altura en valores absolutos fueron obviamente menores en los brinzales. Entre latizales altos y bajos no hubo diferencia estadística importante. En el Cuadro 26 se puede observar que la variación porcentual de altura evidenció que los latizales altos crecieron proporcionalmente menos y que entre brinzales y latizales bajos no se encontraron diferencias relevantes (Figura 28).

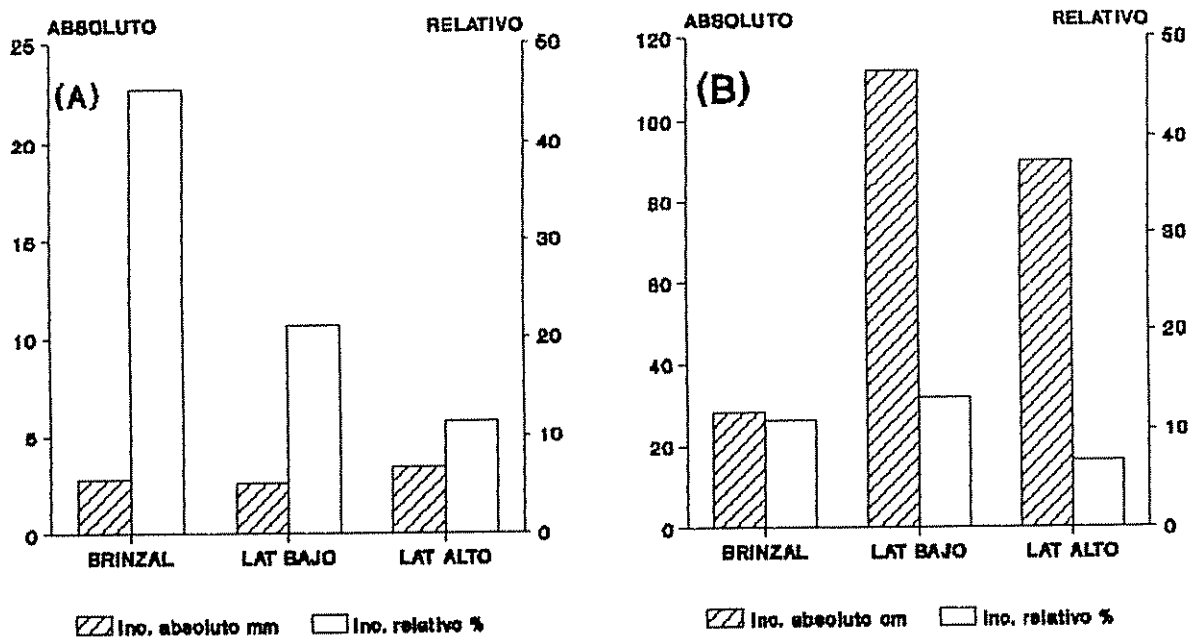


Figura 28. Incrementos medianos anuales absolutos y porcentuales de diámetro (A) y de altura (B) de la regeneración de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

Los factores de sitio directo, indirecto, total y la clase de iluminación indicaron que los latizales bajos estaban mejor iluminados que los brinzales.

Los latizales altos presentaron mayores clases de iluminación de copas que los brinzales, pero no diferieron de los latizales bajos (Cuadro 26).

La variable forma de árbol no registró diferencias significativas.

Cuadro 26. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia de la prueba de Mann-Whitney en la comparación del crecimiento absoluto y en porcentaje entre las clases de tamaño de *Viroia sebifera* en el bosque secundario.

VRBLE	Brinzal X Latzl bajo		Brinzal X Latzl alto		Latzl. X Latzl. bajo alto	
	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)	(abs)	(rel)
IC1	0.18	2.43*	0.77	4.41**	0.76	2.64**
IC2	2.37*	0.07	2.56**	2.53*	-0.02	2.94**
IC3	-1.17	1.59	0.83	3.28**	1.65	2.84**
IC4	0.17	1.58	0.15	3.21**	0.02	2.76**
ICT	0.18	2.27*	1.03	4.39**	0.60	3.74**
IH1	3.38**	-0.20	3.78**	1.98*	0.30	2.34*
IH2	4.36**	1.69	3.75**	0.78	0.40	2.94**
IH3	3.32**	0.08	2.29*	1.45	0.38	2.15*
IH4	4.62**	1.13	3.12**	1.29	0.19	3.25**
IHT	4.55**	0.55	4.71*	3.45**	0.07	3.51**
LUZ	3.44*	.	-2.52*	.	-0.41	.
FARB	0.55	.	1.07	.	0.42	.
TSF	-2.83**
DSF	-2.84**
ISF	-3.05**

ICn- crecimiento diamétrico en el trimestre n; ICT- Incremento diamétrico total, IHn- Incremento de altura en el trimestre n, IHT- Incremento total de altura, LUZ- Clase de Iluminación, FARB- Forma del árbol, ISF- Radiación Indirecta, DSF- Radiación directa, TSF- Radiación total. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia del asterisco indica que no hubo diferencia estadísticamente significativa.

Virola koschnyi vs *Virola sebifera*

Entre los brinzales, los de *Virola koschnyi* revelaron estar ubicados en micrositos mejor iluminados en base a los factores de sitio directo, indirecto y total ($Z = 2.83''$, $3.13''$ y $3.06''$). Los latizales bajos de esta especie revelaron mayores valores medianos de clase de iluminación aún que no se evidenció diferencia significativa en términos de factores de sitio.

Los valores medianos de factor de sitio total obtenidos, 9.21 para *Virola koschnyi* y 5.76 para *Virola sebifera* ilustran la diferencia de iluminación entre los brinzales de las dos especies sin embargo los rangos encontrados, 2.57-15.33 y 2.81-9.60, indicaron que hay una faja común de iluminación en esta fase de la regeneración. Los factores de sitio directo y indirecto siguen esta misma tendencia (Anexos 23A y 26A)

4.2.3.2 La correlación del crecimiento con los factores biológicos y microambientales

Virola koschnyi

Las variables controladas que presentaron correlaciones significativas con la regeneración de esta especie en el bosque secundario fueron la clase de iluminación en el incremento diamétrico de los latizales bajos ($-0.79''$) y las medidas iniciales de diámetro ($0.74'$) y altura de planta ($0.71'$) para el incremento en altura de los latizales altos (Cuadro 21A).

Virola sebifera

Entre los brinzales de esta especie el incremento diamétrico reveló correlación significativa con la altura inicial ($0.42'$) y clase de iluminación ($-0.47'$). Los incrementos de altura de planta revelaron relación significativa con las medidas iniciales de diámetro ($0.53'$) y altura de planta ($0.66'$) (Cuadro 22A).

Entre las clases de tamaño mayores solo se encontró correlación significativa (0.57) entre el incremento diamétrico de los latizales altos y sus diámetros iniciales (Cuadro 22A).

5. DISCUSION

Los resultados son discutidos en parte con base en resultados comunes de los dos bosques por el patrón regular de algún comportamiento de cada especie para simplificar la discusión pero, los bosques ocupan zonas de vida distintas siendo el primario un bosque muy húmedo premontano transición a basal y el secundario un bosque muy húmedo premontano. No se los ha comparado por no se haber definido tal comparación como objetivo del estudio lo que exigiría un diseño experimental específico.

5.1 Fenología

Este estudio contó con limitaciones evidentes de tiempo ya que doce meses representa muy poco de la historia de un árbol. Lieberman et al. (1985) estimaron en el bosque primario de la Estación Biológica La Selva (C.R.) que un árbol del dosel de *Virola koschnyi* demandaría hasta 208 años de edad y *Virola sebifera* 130 años para crecer de 10 cm de dap hasta alcanzar la máxima dimensión encontrada para estas especies.

El clima presentó singularidades. En el bosque secundario las lluvias de marzo, inesperados aguaceros, conferieron a este mes un total pluviométrico de invierno mientras el bosque primario, cinco meses después, fue azotado por la Tormenta Tropical Bret que no parece haber afectado el total pluviométrico que normalmente se espera de agosto pero que sí, puede haber afectado la frutificación de árboles que florecían o ya frutificaban. Es difícil concluir sobre como estos fenómenos climáticos pueden haber influido en los resultados.

Tomando en cuenta tales limitaciones, se estudiaron las fases fenológicas en el marco de su importancia en el proceso de regeneración de estas especies. La aparición de las semillas en los bosques se dá, obviamente como parte del proceso reproductivo pero que, se estudió como una de las fases fenológicas que se detalló en el conjunto de las fenofases de las especies del estudio, cabendo señalar que la época de ocurrencia

de los eventos fenológicos son de suma importancia para la regeneración pues la época de diseminación de semillas determina la época de germinación (Garwood 1990).

Las hojas nuevas tenderon a predominar durante el periodo menos lluvioso. En esta época las floraciones fueron más abundantes pero se extendió a parte de la estación siguiente, especialmente *Virola koschnyi* pues presentó dos épocas de florecimiento.

En la literatura se encuentran referencias para la fenología de los árboles pistilados de las dos especies. Flores (1992) asevera haber dos picos de fructificación para *Virola koschnyi* siendo un en febrero-marzo y otro menor en junio para la especie en Costa Rica. Frankie et al (1974) indicaron enero-febrero y mayo-junio como los meses de fructificación mientras Chaves et al. (1991) en La Virgen de Sarapiquí, cerca 7 Km del bosque primario del presente estudio, observaron la fructificación entre marzo y mayo. Estos resultados respaldan en parte lo obtenido en el presente estudio sin embargo, observé árboles que no fructificaron más que una vez en los doce meses.

Artavia y Finegan (en prep.) observaron cerca de 16 árboles de *Virola sebifera* en Turrialba, (C.R.) (en el bosque secundario del presente estudio) entre 1986-1988 y señalaron la fructificación en parte del periodo seco y parte del periodo húmedo (mayo-octubre). Frankie et al (1974) relataron para esta especie la fructificación entre junio y octubre. Estos resultados están acordes entre si y con lo obtenido en el bosque secundario pero en el bosque primario observé que la época de fructificación tiene la misma extensión pero empezó dos meses antes. Diferencias pueden ser fruto de los distintos tamaño de las muestras. Observar una muestra pequeña como Frankie et al (1994) puede resultar diferente de la observación de una muestra mayor sin embargo, apesar de ello es notable la semejanza entre los resultados de los mencionados autores.

Las diferencias climáticas entre sitios y entre años en alguna medida pueden hacer variar en el calendario las épocas de los eventos en un mes o más como lo señaló Foster (1990). Lo confirma Howe (1981) que encontró en Panamá que *Virola sebifera* fructifica entre setiembre y febrero. Talvez diferencias climáticas expliquen en parte la diferencia en el comportamiento más sincrónico de *Virola koschnyi* en el bosque secundario. Señalase que en este sitio algunos árboles de esta última especie por su

dimensión parecen relictos del bosque primario.

Los resultados demostraron las estrategias reproductivas distintas de las dos especies pues se encontraron árboles pistilados de *Virola koschnyi* que florecieron dos veces mientras *Virola sebifera* tan sólo una.

La época húmeda parece acorde con la viabilidad corta de las semillas de las dos especies además, señalase que la época de pico de fructificación y diseminación de semillas no fue coincidente en el calendario. Tal diferencia puede ser variable en diferentes años por otro lado puede indicar algún mecanismo para evitar o disminuir la competencia por los dispersores.

En el presente las dos especies diseminaron semillas preferencialmente desde el comienzo hasta el medio de la estación lluviosa. Con eso la germinación podrá darse a tiempo de que las plántulas crezcan lo suficiente como para resistir a la estación menos lluviosa que sigue como lo apuntaron genericamente para diversas especies Fournier y Salas (1966).

Hubo diferencias intersexuales de las dos especies en el florecimiento. Mientras los pistilados de *Virola sebifera* florecieron una sola vez los estaminados florecieron dos y los picos no fueron estrictamente sincrónicos especialmente con *Virola koschnyi*.

Diferencias en el comportamiento fenológico entre los sexos es una tendencia observada para otras especies dioicas por Augsburger (1978) que lo observó en especies arbustivas en Panamá, Bullock et al. (1981) con *Guarea rhopalocarpa* y por Bullock et al. (1983) con *Jacaratia dolicaula*, los dos últimos en La Selva (C.R.) a 7 Km del bosque primario del presente no estando claras las presiones evolutivas para ello.

Las diferencia de picos de floración intersexual tiene importancia para la regeneración pues siendo especies dióicas dependen del pólen de los árboles estaminados para la fecundación. La coincidencia puede favorecer el tamaño de la zafra de semillas, en este sentido Baker (1983) afirmó que la floración masiva observada por Gentry (1978), favorece la polinización de los árboles del dosel y de las lianas.

Bawa et al (1985) concluyeron que las flores de *Virola koschnyi* son polinizadas por 'varios insectos pequeños' pero sin mayores detalles sobre el comportamiento de estos insectos. Si no son capaces de vuelos largos en búsqueda de néctar parece

probable que faciliten el cruzamiento de árboles vecinas de floración sincrónica favoreciendo el aumento de consanguinidad sugerido por Bawa y Krugman (1991) que, en este caso podría estar sucediendo en los parches de virolas. Ante esta posibilidad el marcado asincronismo intersexual de *Virola koschnyi* podría ser una característica adaptativa pues facilitaría que árboles de diferentes parches se cruzaran.

El tema es complejo y lo reconocen Bawa y Krugman (1991) quienes concluyeron que no se sabe absolutamente nada sobre el efecto de la cantidad sobre la calidad genética de las semillas por cuanto hace falta mayor conocimiento de los sistemas de polinización de las especies del bosque húmedo tropical.

El estado actual de conocimientos de la materia y los resultados aquí obtenidos no permiten inferir sobre la eficiencia de las respectivas estrategias reproductivas observadas. En el conjunto de características adaptativas el sincronismo intersexual y épocas de frutificación aquí señaladas juegan un importante papel sobre las estrategias reproductivas de las virolas a ser aclarado en futuras investigaciones

5.2 El estudio de las semillas

Las semillas fueron estudiadas por dos medios. Indirectamente contando las cápsulas caídas bajo las copas para la estimación de la zafra y determinación del pico de dispersión de semillas y directamente con las semillas recolectadas por un escalador en los árboles se observaron en el laboratorio y en experimentos en los bosques.

Las semillas se estudiaron para dar a conocer los factores biológicos y ambientales que las afectan luego de dispersadas. Cabe aclarar que durante los primeros conteos bajo las copas se evidenció que ahí no se encontraban semillas por la acción de los dispersores. Los principales fueron los tucanes (*Ramphastos sp*) en las copas y la gallina del monte (*Penelope purpurascens*) en el piso. Por esto se estudió el comportamiento de las semillas bajo las variaciones ambientales más importantes de cada sitio. No se siguió la acción de mamíferos y la frugivoría nocturna.

5.2.1 Características y la zafra de semillas

Em ambas las especies em ambos los sitios la mayor parte de las cápsulas encontradas bajo las copas (97.1% - 98.9%) cayeron dentro de los primeros diez metros de los árboles madres.

La mayoría de las cápsulas caídas bajo las cercanías del árbol pariente fue igualmente observada por Howe (1981) con *Virola surinamensis* en Panamá. Tal se dá por la arquitectura de las virolas cuyas ramas raramente exceden los diez o doce metros de largo y que en el piso constituye la zona hostil para las semillas por la acción de los depredadores indicados por Howe y Schupp (1981) y consumo por mamíferos.

Los conteos en las cuñas indicaron la casi completa ausencia de semillas en las cercanías de los árboles madres indicando la gran actividad de los dispersores y consumidores. Ridley (1930), concluye que una entre varias de las funciones básicas de la dispersión es alejar las semillas de las cercanías del árbol madre asegurando que las plagas ('pests') no se acumulen tan cerca que las destruyan. Janzen (1970) y Connel (1971) demostraron la ventaja inicial de las semillas que se alejan del árbol madre pero Howe (1990) indica con base en estudios en la isla de Barro Colorado, Panamá que las cantidades que ahí caen todos los años durante los largos periodos de vida de estas especies posibilitan que semillas y plántulas se desarrollen por la eventualidad aleatoria de que puedan escapar al consumo y depredación. Ante esta última posibilidad cabe indicar que no encontré plántulas de virolas en los primeros diez metros de los árboles pistilados y que los sitios del presente estudio están ubicados en zonas rurales pobladas donde la desaparición de los bosques ha sido especialmente intensa de modo que posiblemente en estas zonas la fauna frugívora esté en un tal nivel de desequilibrio que la demanda por recursos (semillas) posiblemente es más intensa que lo observado en la isla de Barro Colorado. No encontré plántulas de virolas bajo las copas del estudio.

Otros aspectos relacionados a la fructificación facilitaron la actividad de los dispersores. Las curvas de caída de las cápsulas de las dos especies en el bosque secundario indican que la de *Virola sebifera* fue más extendida que *Virola koschnyi* que presentó pico más agudo (Figuras 8 y 19). En el bosque primario las dos evidenciaron

picos pero aún así *Virola sebifera* fue dos meses más extendida. Estas diferencias sugieren que cada árbol de *Virola sebifera* tiende a la fructificación 'poco a poco' mientras *Virola koschnyi* tiende al modelo, 'de una vez'. Artavia y Finegan (1994) observaron lo mismo con *Virola sebifera*. El ritmo de la fructificación tiene trascendencia para la regeneración pues como señalaron Howe y Smallwood (1982) una gran cantidad de fruto maduros y abiertos a la vez favorece la caída de semillas bajo las copas pues los dispersores no tendrían la motivación de buscar otras copas dándoles oportunidad de deshacerse de las semillas ahí mismo traz sacarlos el arilo antes de coger otro fruto.

La fructificación indicó otro aspecto diferencial sobre las estrategias reproductivas de las dos especies. Cada árbol pistilado de *Virola sebifera* en promedio produjo un número mayor de semillas a un costo comparativamente menor por la menor masa de su zafra. Resaltase que los datos obtenidos se refieren a un solo año de estudio y la alternancia de intensidad de la floración en los años, reportada por Neotropica (1993) para *Virola koschnyi*, sugiere una posible alternancia de fructificación de modo que una mayor serie de años podría precisar diferencias de zafras entre las dos especies.

Snow (1982) indicó que la mayor cantidad de semillas favorece la regeneración de las especies en los bosques. En cambio Howe (1985) al comparar la producción de frutos de *Virola surinamensis* y *Tetragastris panamensis* en el Panamá, demostró que la 'calidad' de la dispersión juega un papel preponderante en la regeneración. Los principales dispersores diurnos de las virolas son básicamente los mismos como lo indicaron Howe y Smallwood (1982), los tucanes y la gallina del monte, de modo que en este particular no se esperan diferencias importantes entre las dos especies.

5.2.2 La germinación

La germinación de las semillas en el laboratorio fue siempre mayor que lo obtenido con las semillas sembradas en los bosques con la protección de las jaulas (acápites 4.1.2.2 y 4.3.2.2).

En el laboratorio las condiciones ambientales fueron mantenidas dentro de límites

favorables para la germinación lo que incluyó el mantenimiento de la humedad relativa del aire en un 100% y la temperatura entre 25-26°C. En el bosque obviamente hay fluctuaciones ambientales más amplias durante el día y durante las semanas, por esta razón es comprensible que germinen menos sin embargo llama la atención la gran diferencia que se obtuvo en relación a lo obtenido en los dos bosques.

Moreno (1976) estudiando la germinación de semillas de especies de la vegetación primaria de clima cálido-húmedo de México encontró resultados variables con las diversas especies de su estudio. La mayoría presentó porcentajes de germinación similares en laboratorio y esparcidas en el campo pero en dos especies la reducción de la germinación fue notable. Tal comportamiento se acerca a el de la semillas recalcitrantes que mueren se el contenido de humedad cae bajo ciertos límites críticos (12-31%).

Fue notable la diferencia de velocidad de germinación de semillas entre las dos especies en el cuarto de germinación. Las semillas del bosque primario de *Virola koschnyi* empezaron más tempranamente a germinar alcanzando más rápidamente el máximo valor germinativo sin embargo las semillas de *Virola sebifera* con la continua germinación a partir de la séptima semana alcanzó niveles semejantes. Las del bosque secundario igualaron estadísticamente los porcentajes a partir de la cuarta semana corroborando la más rápida germinación de *Virola koschnyi* (Cuadros 8 y 24).

En los dos bosques las semillas de *Virola koschnyi* acumularon en por lo menos una de las cuatro semanas iniciales porcentajes más altos de germinación. Indicando que también en los bosques pueden germinar más rápido que las de *Virola sebifera* (Cuadros 8 y 24).

La velocidad de la germinación representa un aspecto de importancia para la regeneración. Fournier y Salas (1966) sugirieron la ventaja de la germinación temprana en la estación lluviosa. Lo comprobó Garwood (1990) en Panamá estudiando las plántulas de varias especies concluyendo que las plántulas que se establecieron más tempranamente en la estación lluviosa sobrevivieron mejor en la estación seca siguiente. En los sitios del presente estudio el clima también presenta la distribución bimodal de modo que el más rápido establecimiento puede significar una ventaja inicial importante.

La más lenta germinación de *Virola sebifera* puede parecer desventajosa pero el clima no es constante todos los años siendo posible en algunas situaciones que un proceso más lento represente una forma de asegurar que la semilla sobrepase eventuales sequías del comienzo de la estación húmeda.

Las jaulas promovieron la mayor germinación de las semillas de las dos especies en el estrato camino del bosque primario pero en el sotobosque tal protección sólo resultó efectiva para *Virola koschnyi*. En el bosque secundario las jaulas solo facilitaron la mayor germinación de *Virola koschnyi* en el estrato limpio pues en el estrato no modificado no hubo diferencia relevante en la germinación dentro o fuera de las jaulas. Tales resultados indican que las semillas de *Virola sebifera* fueron más efectivas en la germinación fuera de las jaulas excepto en el estrato camino del bosque primario.

Las fotografías hemisféricas tomadas en la época de la siembra revelaron la mejor iluminación de los estratos camino del bosque primario y limpio del bosque secundario pero no se detectó correlación significativa entre esta variable y la germinación (Cuadros 5A, 6A, 21A y 22A). Tal puede ser por la caída de hojas que obviamente alteró los niveles de radiación que experimentaban las semillas a la época de la siembra. Durante los conteos semanales de las semillas se notó que fuera de las jaulas la cantidad de hojas y ramas caídas parecían mayor por el tiempo que se nos tomaba encontrarlas.

La caída de hojas puede haber sido un factor biológico importante para la germinación porque en los estratos más oscuros de los dos bosques las hojas que las cubrían las exponían menos ofreciendo una protección tan efectiva, para la germinación, como las jaulas salvo la acción eventual de algún depredador que las remueva. En el camino del bosque primario las jaulas aseguraron la mayor germinación pero en el bosque secundario no fueron efectivas para *Virola sebifera*.

La efectividad de las jaulas no fue estrictamente igual para las dos especies. La posibilidad de que las semillas más pequeñas de *Virola sebifera* hayan sido más difícilmente encontradas por los consumidores será discutida en el acápite 5.2.4 sin embargo. Daubenmire (1974), indicó que las semillas pequeñas son más fácilmente despreciadas por los consumidores. En cuanto a los depredadores Janzen y Vázquez-Yanes (1991) afirmaron que las menores semillas están más libres

5.2.3 La viabilidad

Las pruebas del tetrazolio indicaron que parte de las semillas de *Virola sebifera* permanecían viables en los dos bosques mientras las de *Virola koschnyi* estaban muertas independiente de estrato o sitio al final de las ocho semanas de las observaciones (Cuadros 7A y 18A).

Flores (1992) clasifica las semillas de *Virola koschnyi* como recalcitrantes y indica un periodo de viabilidad de tan solo 10-12 días mientras Chaves et al. (1993) relatan de 11-25 días para empezar la germinación. Los resultados aquí obtenidos se acercan a los relatados por los últimos autores. Posiblemente diferencias de procedimientos o la variación natural de la especie puedan explicar diferencias entre los resultados.

La mayor longevidad de las semillas de *Virola sebifera* representa una característica diferencial en relación a las de *Virola koschnyi* pues indica la mayor capacidad de las semillas de esta especie de resistir por más tiempo a las adversidades impuestas por el complejo ambiental como las variaciones de temperatura, humedad, radiación, etc.. hasta que las mejores condiciones se presenten sin embargo a la menor longevidad de las semillas de *Virola koschnyi* corresponde la más rápida germinación.

5.2.4 La remoción

La acción de la fauna fue importante en los dos sitios del estudio. En el estrato camino del bosque primario las semillas sin protección de las jaulas de *Virola koschnyi* fueron completamente consumidas (Figura 15). Las semillas que germinaron corresponden a las que escaparon de los consumidores. La curva de germinación indica las bajas cantidades de semillas que lo lograron. Tal se debe a que las únicas semillas que se encontraron fuera de las jaulas eran las germinadas. Los análisis estadísticos no encontraron diferencias estadísticas en el total removido de las dos especies en el camino pero sí en el sotobosque, en el que las semillas de *Virola koschnyi* fueron removidas en cantidades significativamente mayores.

En el bosque secundario no hubo diferencias estadísticas importantes en la

remoción de las semillas de las dos especies sin embargo los valores de Z en estrato limpio sugieren la mayor tendencia a la remoción de *Virola koschnyi*.

Estos resultados indican que la remoción de semillas está relacionado con la exposición a que se encuentran. En los estratos más iluminados de los dos bosques la cantidad de semillas removidas siempre fue mayor.

Las semillas de *Virola sebifera* fueron menos removidas. Tal puede deber a una de dos hipótesis o son más difícilmente encontradas por su menor tamaño o más fácilmente despreciadas también por su tamaño como lo sugiere Daubenmire (1974), o por contener alguna substancia de sabor o olor rechazado por los depredadores. El alcance de los procedimientos utilizados no es para tanto pero sí se puede concluir de que las semillas de *Virola sebifera* permanecieron por más tiempo en las parcelas que sembramos.

En el marco del proceso de regeneración las diferencias aquí encontradas indican que las semillas de *Virola sebifera* presentaron una habilidad importante no perfectamente identificada que les permite más fácilmente escapar a los consumidores.

5.2.5 General

Se observaron diferencias entre las dos especies desde la fructificación hasta el proceso de germinación en los bosques que fueron discutidas en sus respectivos acápite de modo que se comentará lo más importante con respecto a la regeneración de estas especies.

El conjunto de las diferencias indican que las semillas de las dos especies presentan síndromes distintas (además de las diferencias intrínsecas de tamaño y peso) y que actúan desde que son alejadas del árbol madre no obstante fueron aparentemente similares en cuanto a los procesos y agentes diseminadores.

Pijl (1972) se refiere al término síndrome para caracterizar las diferentes formas de dispersión de semillas pero en este caso, se utilizará de este término para caracterizar el conjunto de características post-dispersión de la semillas de importancia para la regeneración de estas especies.

Viola sebifera presentó semillas de germinación más lenta, de mayor longevidad y que fueron más difícilmente encontradas (o más despreciadas) por consumidores. Las semillas de *Viola koschnyi* presentaron lo opuesto o sea, rápida germinación, menor longevidad y fueron más fácilmente removidas por los consumidores.

La eficacia de tales síndromes en el proceso de regeneración son dependientes de la medida en que varían en el espacio y el tiempo los recursos y las condiciones ambientales de los bosques en que se desarrollan. Un ejemplo de ello es la poca predictabilidad del clima que impide asegurar que la germinación más rápida de *Viola koschnyi* asegure el establecimiento de sus respectivas plántulas porque en un año 'normal' permitirá el más pronto establecimiento de las plántulas pero la eventualidad de una sequía luego del comienzo del invierno favorecerá a las semillas más resistentes y longevas de *Viola sebifera*.

Los resultados revelaron que las semillas fueron preferencialmente alejadas de los árboles madres por los dispersores. La completa ausencia de plántulas y las escasas semillas encontradas bajo sus copas así lo sugieren y a la vez indican que el proceso de regeneración de estas dos especies, en lo que se refiere a las semillas, depende fundamentalmente de la depredación, consumo y obviamente de la capacidad que tengan de germinar ante las variables condiciones ambientales que encuentran en la escala de los bosques del estudio.

5.3 El estudio de crecimiento

5.3.1 Los árboles sembrados

5.3.1.1 Crecimiento

Los árboles de las dos especies crecieron estadísticamente más en el estrato camino. Los análisis de correlación detectaron relación significativa y positiva entre el crecimiento diamétrico o en altura con las variables factores de sitio directo, indirecto y total. Tal resultado está dentro de lo que se espera ya que el sitio mejor iluminado proporcionó mayor crecimiento (Boardman, 1977).

Entre los parámetros biológicos controlados, el diámetro inicial fue importante para el crecimiento en altura de *Virola koschnyi* a pesar del bajo valor r de Spearman encontrado (0.21). Con *Virola sebifera* no se detectó correlación significativa entre estas variables y los parámetros de crecimiento.

El crecimiento no fue uniforme durante el año. El primer trimestre fue de adaptación de las plántulas, que venían en bolsas del vivero, al nuevo ambiente y posiblemente por ello presentó menor crecimiento que en los trimestres subsiguientes en los dos estratos. Por lo tanto la variación del crecimiento durante el año en parte puede ser atribuido a la aclimatación de las plántulas al nuevo ambiente como lo demostró Fetcher et al. (1987) quienes variaron el régimen de luz con arbolitos de varias especies, incluso con *Virola koschnyi*, encontrando plántulas que no fueron totalmente capaces de ajustarse al nuevo ambiente. No obstante el menor crecimiento del cuarto trimestre con las plántulas ya establecidas, puede deberse una respuesta a cambios ambientales estacionales como lo observado por Whitmore y Wong (1959) en Asia, Smith et al. (1992) en el Panamá y Rich et al. (1993) en Costa Rica.

Las dos especies no diferieron expresivamente en su crecimiento en el ambiente del sotobosque pero sí en el camino pues ahí *Virola sebifera* presentó crecimiento significativamente mayor. La diferencia de comportamiento entre las virolas puede estar relacionada con la habilidad inherente a cada especie (Amo y Gómez-Pompa, 1976), aún

siendo del mismo grupo ecológico, en responder con el aumento de la tasa de fotosíntesis al incremento de luz a que se refirió Boardman (1977), y / o a las diferencias de respuestas a claros entre especies tolerantes a la sombra que propuso Canham (1989) con especies de bosques templados. En el bosque primario del presente estudio Cabrelli (1992) encontró diferencias de crecimiento en claros entre especies heliófitas durables. Tales diferencias contrastan especies de misma estrategia de regeneración. En el presente estudio son aparentemente esciófitas, lo que sugiere la posibilidad de clasificarlas con base en respuestas cuantitativas de crecimiento a la variación de iluminación en los bosques ya que *Virola sebifera* creció consistentemente más que *Virola koschnyi* en el camino cuya iluminación es comparable a la que Cabrelli (op. cit.) encontró en los claros de este mismo bosque.

5.3.1.2 Supervivencia

Las principales causas de muerte de los árboles sembrados fueron la acción de los armadillos, la inadaptación y la caída de ramas. La acción de los armadillos para las dos especies fue significativamente mayor en el sotobosque posiblemente porque reconozcan el camino como ambiente más hostil por nuestra presencia más común en este sitio. Las demás causas fueron igualmente importantes en los estratos del estudio.

La sobrevivencia de los árboles sembrados, aislandose las muertes por la acción de los armadillos, alcanzó un promedio próximo al 80% para las dos especies lo que ofrece una base de comparación con Chaves et al. (1991) quienes con podas de raíces y plantación en el campo del plantón deshojado a los nueve meses de vivero lograron un 68% de sobrevivencia con *Virola koschnyi*.

Las diferencias de procedimientos responden por las diferencias de resultados obtenidos. Los citados autores además relatan otras experiencias en las que indican que los procedimientos en el vivero determinan en buen grado la sobrevivencia posterior, sin embargo no detallan las causas de muerte de los árboles en el campo.

La muerte de plantas en el presente estudio a la luz de los resultados de Chaves

et al. (op. cit.) sugieren que es posible reducir pérdidas de plantas. La siembra del plantón con raíz desnuda podría ser una posibilidad para disminuir las muertes causadas por la acción de los armadillos.

La muerte causada por inadaptación no incluye la acción de herbivoría que de resto no se dió en los árboles jóvenes de las virolas. Se refiere a los árboles que sin una causa visible se debilitaron hasta morir. Moléstias o plagas radiculares pueden haber actuado. No obstante señalase que eventualmente se encontraron árboles adultos ($DAP \geq 20\text{cm}$) fuertemente atacados por hormigas y que fueron registradas por fotografías.

La muerte por la caída de ramas fue igual en los dos estratos pero, debe ser tomado en cuenta que el sector del bosque en donde se instaló el ensayo recibió tratamiento silvicultural en el que árboles fueron tratados con arboricidas (Quiros y Finegan, 1993). Por lo tanto la distribución espacial de la caída de ramas seguramente está fuertemente influenciada por la aplicación del referido tratamiento.

5.3.2 El crecimiento de la regeneración natural

Los datos de crecimiento revelaron de modo consistente en los dos sitios que las menores clases de tamaño crecieron proporcionalmente más que las mayores. Tal fenómeno es de interés para la regeneración pues resalta que durante las fases juveniles el crecimiento de estas especies es más dinámico a pesar de la menor iluminación general del sotobosque indicando la mayor eficiencia fotosintética de los brinzales.

En cuanto a los factores controlados se observó la igualdad estadística entre las especies en los dos sitios en términos de clase de exposición de copas, forma del árbol y factor de sitio indirecto pero los factores de sitio indirecto y total en el bosque primario y también el factor de sitio directo en el bosque secundario revelaron que los brinzales de *Virola koschnyi* se distribuyeron por sitios mejor iluminados que los de *Virola sebifera* sugiriendo que en esta fase de la regeneración de esta especie la demanda por energía radiante sea mayor que en *Virola sebifera*.

La impresión de que en esta fase de la regeneración las plantas de *Virola sebifera* utilicen más eficientemente los recursos se ve contrastada por los resultados de los

árboles sembrados en el estrato camino del bosque primario en los que, bajo mismas condiciones de iluminación de claro las plántulas de *Virola sebifera* crecieron más pero, entre las plántulas sembradas en el ambiente más sombrío del sotobosque no se detectaron diferencias importantes de crecimiento entre las dos especies.

La diferencia de iluminación observada por medio de las fotografías hemisféricas no fue corroborada por los resultados del índice de clase de exposición de copas que no revelaron diferencias entre los brinzales de las dos especies en los dos sitios. Los análisis de correlación no revelaron asociación significativa entre crecimiento y los factores de sitio pero sí con la clase de exposición de copas. Oberbauer et al. (1993) relatan datos que indican ser muy pequeña la diferencia de iluminación entre especies de diferentes estrategias de regeneración en el sotobosque y que corroboran lo aquí obtenido con las clases de exposición de copas sin embargo el citado autor registró correlaciones significativas entre los factores de sitio y el crecimiento de otras especies.

Los resultados indicaron que la clase de exposición de copas fue un factor más relacionado con las medidas de crecimiento utilizadas para los brinzales de las virolas. No hace falta considerar que de acuerdo con Rich (1990) hay numerosas posibilidades de error experimental en todos los pasos desde la toma de las fotografías hasta el análisis en la computadora. Sin embargo es de señalar que la diferencia entre los brinzales de las dos especies indicada por los factores de sitio fue consistente y se dio en los dos sitios a pesar de que no se haya relacionado con las medidas de crecimiento utilizadas.

La importancia práctica de este resultado radica en que la determinación del índice de exposición de copas es un medio mucho más económico, simples y que puede ser efectuado independiente de las condiciones climáticas prevalecientes Clark et al. (1993).

Las muestras de las dos especies fue pequeña en los dos bosques pero, la escasez de las especies tropicales constituye hecho largamente documentado por diversos autores aún así se hace necesario enfrentar este problema, como lo señalaron Clark y Clark, (1987) para que se pueda comprender el proceso de regeneración en los bosques tropicales. Además hay que considerar que el crecimiento de los árboles medidos no necesariamente representan el crecimiento de los árboles que sobrevivieron

en el bosque. Una alternativa para el estudio de tales especies constituye sin duda los inventarios totales como lo indicaron Hubbell y Foster, (1983) pero los costos involucrados son demasiados altos. Otra alternativa es dar seguimiento a los experimento con semillas de los árboles como en el presente estudio pues puede indicar las relaciones que están involucradas en el crecimiento de árboles con historia conocida.

Cabrelli (op. cit.) indicó que los modelos de crecimiento que obtuvo para los brinzales del conjunto de especies que estudió no explicó biológicamente el crecimiento por la simplificación que representan en determinadas situaciones. Claro está que otros factores pueden influir sobre el crecimiento que no fueron evaluadas como por ejemplo las características físicas y químicas de suelo, plagas y molestias.

El seguimiento del crecimiento en una frecuencia por lo menos estacional (cada seis meses) de los árboles por un periodo de tiempo más largo podrá determinar con mayor seguridad las relaciones que controlan el crecimiento de la regeneración de estas especies en los bosques del estudio.

5.4. Las síndromes de regeneración

En el presente trabajo el concepto de regeneración abarcó desde actividades de los árboles previos a la fructificación hasta el crecimiento de los latizales altos. En este proceso se evidenciaron diferencias contrastantes entre las dos especies que conformaron las siguientes síndromes de regeneración:

Virola sebifera

Los árboles presentaron fructificación extendida, mayor sincronía intersexual de la floración, producción de gran número de semillas pequeñas de lento inicio de germinación, mayor longevidad y fueron menos encontradas por los depredadores. Los brinzales de esta especie se encontraron en micrositios menos iluminados.

Virola koschnyi

Los árboles presentaron fructificación más corta, menor sincronía intersexual para la floración, producción de un menor número de semillas pero de mayor masa, tamaño, rápido empezo de la germinación, menor longevidad y fueron más fácilmente encontradas por depredadores. Los brinzales se encontraron en sitios mejor iluminados.

Estas síndromes a lo largo del tiempo en los dos sitios probablemente son parte de la explicación del porque la mayor abundancia de árboles de *Virola sebifera*. Para que las respectivas eficacias sean mejor evaluadas seria interesante el estudio por un periodo más largo de tiempo no obstante, en las condiciones en las que se dió el presente estudio se puede afirmar que las dos especies presentaron capacidad de regenerarse en los dos sitios del estudio pese a las perturbaciones sufridas por las distintas intervenciones silviculturales en ellos producidas.

6. CONCLUSIONES

El proceso de regeneración de una especie en los bosques naturales es afectado de diversas formas en las distintas fases del proceso desde la producción de las semillas hasta el crecimiento y supervivencia de los árboles. Factores como la variación macroclimática, ciclos poblacionales de agentes de polinización, diseminación y depredación pueden generar variaciones cuantitativas en el comportamiento de las virolas aunque en términos cualitativos parezca poco probable variaciones importantes de comportamiento. Las siguientes conclusiones se tomaron con base en las condiciones del presente estudio.

Fenología

Las dos especies fructificaron una vez durante los doce meses del estudio en un periodo comprendido entre el medio de la estación más seca hasta el medio de la estación lluviosa con el pico en el empezo de la estación lluviosa indicando ser esta la época preferencial de diseminación de semillas de las virolas.

En el bosque primario las dos especies presentaron picos de floración intersexual más próximos en el calendario pero en el bosque secundario los picos no fueron coincidentes porque los árboles estaminados de las dos especies no presentaron picos de floración claramente determinados.

La floración de los árboles pistilados y estaminados de *Virola sebifera* presentaron correlación altamente significativa con el cambio del tipo de hoja. Lo mismo se dió con pistilados de *Virola koschnyi* sin embargo los pistilados no revelaron correlación con los cambios de hojas.

Las virolas presentaron picos de fructificación no coincidentes en el calendario sin embargo hubo traslape por la fructificación más extendida de los árboles de *Virola sebifera* que también confiere a esta especie un periodo de disseminación más larga.

Semillas

Las cantidades de semillas producidas por árbol de *Virola sebifera* fue mayor que en *Virola koschnyi*, aunque la biomasa total de semillas fue mayor en *Virola koschnyi* indicando una mayor inversión absoluta en menos semillas por esta especie.

Las semillas de *Virola sebifera* presentaron una vida más larga, más lenta germinación y más fácil escape a los depredadores.

Las semillas sembradas en los estratos más sombríos de los dos bosques fueron menos encontradas por los depredadores posiblemente por la menor exposición proporcionada por la hojarasca y por ello germinaron en mayor número.

Crecimiento

Tanto en individuos sembrados como en los de regeneración natural, el crecimiento fue mayor en micrositios mejor iluminados, en ambos sitios. Este resultado se dió a pesar de que en el sitio mejor iluminado del bosque primario (el camino) hubo una compactación significativa del suelo. Esto demuestra el papel determinante de la radiación solar en el crecimiento observado en los dos bosques.

Los brinzales de *Virola koschnyi* fueron encontrados en micrositios mejor

iluminados que los de *Virola sebifera* indicando la mayor exigencia de radiación solar de esta especie en esta fase de la regeneración no obstante, durante el periodo del estudio no se detectó diferencia de crecimiento total entre la regeneración las dos especies.

Los brinzales de las dos especies en los dos sitios presentaron crecimiento relativo significativamente mayor que los latizales bajos y altos indicando la mayor eficiencia de conversión fotosintética de esta fase de la regeneración.

Entre los factores de crecimiento controlados la clase de exposición de copas fue el factor que presentó la correlación más consistente para las dos especies en el bosque primario en cambio, en el bosque secundario además el diámetro y altura iniciales también presentaron importancia para el de los brinzales.

General

El análisis conjunta de las síndromes de regeneración de las dos especies indicaron que por las diferencias en comportamiento fenológico, diferencias intrínsecas y de ecología post-dispersión de las semillas y en la distribución espacial de los brinzales respecto al luz permite concluir que las dos especies presentan síndromes de regeneración muy diferentes.

7. BIBLIOGRAFIA

- ALENCAR, J.C.; ALMEIDA, R.A.; FERNANDES N.P. 1979. Fenología de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amazônica* 9(1):163-198.
- ALLEN, P.H. 1977. *The rain forest of Golfo Dulce*. 2da. Edición. Stanford University Press, Stanford. (EE.UU.) 417 p.
- ALVIM, P.T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science*, 132: 354
- ARTAVIA, M.; FINEGAN, B. (en prep.) Fenología de dieciocho especies arbóreas en bosques húmedos tropicales en dos sitios en Costa Rica. CATIE. Costa Rica.
- ASHTON, P.S.; HOPKINS, M.J.; WEBB, C.J.; WILLIAMS, W.T.; PALMER, J. 1980. El bosque natural: biología, regeneración y crecimiento de los árboles. En: *Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de conocimientos*. UNESCO/PNUMA/FAO. Paris. 204-244.
- AUGSBURGER, K.C. 1982. A cue for synchronous flowering. En: *The ecology of a tropical forest: seasons, rhythms and longer-term changes*. Leigh jr, E.G.; Rand, A.S.; Windsor, D.S., Eds. Smithsonian Institute Press. EE.UU. 201-218.
- BAKER, H.G.; BAWA, K.S.; FRANKIE, P.A.; OPLER, P.A. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forests. En: *Ecosystems of the world*. Ed. Golley, F.B. Amsterdam. Elsevier Scientific Pub. Co. 183-215.
- BAWA, K.S.; KRUGMAN, S.L. 1991. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. En: *Rain forest regeneration and management*. Ed. Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. UNESCO. Paris. (Man and the biosphere series, v.6) 119-136.
- BAWA K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E.; GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive Biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72(3): 346-356
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWSEND, C.R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford, Reino Unido. Blackwell. 876 p.
- BOARDMAN, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1977. 28:355-77.

- BREISPECHTER, A.; BETHEL, J.S. 1990. Stem growth periodicity of trees in a tropical rain forest of Costa Rica. *Ecology* 71(3): 1156-1164.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc (EE.UU.) 53-69
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical American trees in the light of sucesional processes. *Turrialba (C.R.)* 15 (1): 40-42
- BULLOCK, S.H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72: 331-345
- BULLOCK, S.H., BEACH, J.H.; BAWA, K.S. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. *Ecology*, 64(4): 851-861.
- CABRELLI, D.A. 1992. Efectos de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. 132 p
- CANHAM, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70(3): 548-550.
- CHAVES S., E.; GONZÁLES J., E., RODRÍGUEZ Ch., J. 1991. Fruta dorada (*Virola koschnyi* WARB.) una especie promisoría para la reforestación en el bosque húmedo y muy húmedo tropical. *Brenesia* 34: 41-51
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987 Análisis de regeneración de árboles de dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev Biol. Trop.* 35 (supl. 1) 41-54
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemipiphytes in a costarican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 321-331.
- 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
- CONNEL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. 298-312. En: *Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen, The Netherlands.

- CONNOVER, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2 ed. John Wiley and Sons, Inc. 493 p.
- DAUBENMIRE, R.F. 1974. Plants and environment: a textbook of autoecology. 3rd ed. New York, Wiley. 422 p.
- DUKE, J.A. 1962. Myristicaceae. *Annals of the Missouri Bot. Garden* 49:(3-4) 214-225.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; ROJAS, G.; STRAIN, B.R. 1987 Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 35 (Supl.): 97-110, 1987.
- FINEGAN, B.; SABOGAL, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: Un estudio de caso en Costa Rica. CATIE, Turrialba, C.R. *El Chasqui* 25: 3-24.
- FLORES, E.M. 1992. *Virola koschnyi*. Fruta dorada. Árboles y semillas del neotrópico (Costa Rica) 1 (1):45-64
- FOSTER, R.B. 1990. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. En: *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo.* Leigh, E.G.; Rend A.S.; Windsor, D.M. Smithsonian Tropical Research Institute. Bogotá, Colombia. 219-241.
- 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.
- FOURNIER, L.A., SALAS, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Revista de biología tropical* 14:75-85
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G.; OPLER, P.A. 1974. comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J.Ecol.* 62:881-919
- GARWOOD, N.C. 1990. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. En: *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo.* Leigh, E.G.; Rend, A.S.; Windsor, D.M. Smithsonian Research Institute. Bogotá, Colombia. 547 p.
- GENTRY, A.H. 1978. Anti-pollinators for mass flowering plants. *Biotropica* 10: 68-69.

- GUEVARA, S.; GOMEZ-POMPA, A. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Vera-Cruz En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera-Cruz, México. Compañía Editorial Continental, México D.F. Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; Del Amo, S.; Butanda, A. (Eds.) México 203-32.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* (EE.UU.) 12 (Supl.):23-30
- HOLDRIDGE, L.R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Trad. Jiménez S., H. San José, Costa Rica. IICA. 216 p.
- HOWE, H.F. 1981. Birds and the dispersal of a neotropical nutmeg, *Virola sebifera*, *Auk* 98:88-98
- HOWE, H.F.; SMALLWOOD, J. 1982 Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* (EE.UU.) 13:201-228.
- HOWE, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implication for seedling demography. En: K.S. Bawa; N. Hadley. *Reproductive Ecology of Tropical Forest plants*. Paris. Unesco/the Partenon Publishing Cop. 421 p.
- HOWE, H.F.; SCHUPP, E.W.; WESTLEY, L.C. 1981. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66(3), 1985, 781-791
- HOWE, H.F. 1985. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60(1): 180-189
- HUBBEL, S.P.; FOSTER, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a tropical forest and implications for conservation. En: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C.; Chadwick, A.C. (Eds.) *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford, (G.B.) Blackwell Scientific, 35-41
- HUSCH, B.; MILLER, C.I.; BEERS, T.W. 1982. *Forest Mensuration*. John Wiley and Sons, New York, EE.UU. 402 p.
- HUTCHINSON, J. 1960. *The families of flowering plants. Dicotyledons*. 2 ed. Oxford, Clarendon Press., v. 1: 510
- JANZEN, D.H.; VAZQUES-YANES, C. 1990. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. En: *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Eds. Bawa, I.; Hadley, M. London, 1990. UNESCO (Man and biosphere series, v.7) 421 p.

- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.* 104: 501-528
- JOLY, A.B. 1976. *Botânica. Introdução à taxonomia vegetal*. 3ª Edição. Companhia Editora Nacional. São Paulo, Brasil. 777 p.
- KORIBA, K. 1960. On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall, and the formation of the resting bud. *The Gardens Bulletin* 17 (1): 11-82.
- KOSLOWSKI, T.T. 1962. *Tree growth*. The Ronald Press Co. N. Y., EE.UU. 442 p.
- LANG, A.G.; KNIGHT, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64(5): 1075-1080
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. 1985. Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology* 66(2): 632-635.
- LOUREIRO, A.A.; FREITAS, M.C.; VASCONCELOS, F.J. 1989. Estudo anatômico de 24 espécies do gênero *Virola* (Myristicaceae) da Amazônia. *Acta amazônica*, 19: 415-465.
- MACEDO, D.S.; ANDERSON, A.B. 1993. Early ecological changes associated with logging in an Amazon floodplain. *Biotropica* 25(2): 151-163.
- MANTA, M.I. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura de la vertiente atlántica de Costa Rica. Turrialba, C.R. Tesis Mag. Sci. Turrialba, CATIE. 150 p.
- MARTINEZ, H.A. 1979. Producción de un bosque secundario sometido a diferentes intensidades de raleo en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE, 101 p.
- MORENO-CASASOLA, P. 1976. Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera-Cruz, México*. Compañía Editorial Continental, México D.F. Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; Del Amo, S.; Butanda, A. (Eds.) México 527-545.
- NG, F.S.P. 1977. Germination of fresh seeds of Malaysian trees. III. *Malaysian Forester*, 40:160-163.
- OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.B.; CLARK, D.C.; RICH, P.M.; VEGA, G. 1993. Light environment, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 9:511-523.

- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188
- PIJL, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin (Al.).
- QUIRÓS, D.; FINEGAN, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical de Costa Rica. CATIE. Serie técnica. Informe técnico no. 225. Colección silvicultura y manejo de bosques naturales no. 9. 26p.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Department of Biological Sciences, Stanford University. LA-11733-M Manual.
- RIDLEY, P.W. 1930. Dispersal of plants throughout the world. Reeve, Ashford, (G.B.).
- RODRIGUES, W.A. 1972. A ucuúba de várzea e suas aplicações. *Acta Amazónica*, 12 (1): 29-47
- RODRIGUES, W.A. 1980. Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta amazônica* 10(1). Suplemento.
- ROLLET, B. 1980. Organización. En: Ecosistemas de los bosques tropicales: Informe sobre el estado de los conocimientos. Roma, UNESCO/PNUMA/FAO, 126-162.
- SAS INSTITUTE INC. 1982 SAS User's guide: statistics, 1982, 2nd Edition. Cary, nc: SAS Institute Inc, 1982. 584 p.
- SCHOPMEYER, C.S. 1974 Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook n. 450. Forest Service. U.S.A. 883 p.
- SITOE, A.A. 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervención. Tesis Mag. Sc., Turrialba, C.R.; CATIE. 119 p.
- SMITH, A.P.; HOGAN, K.P.; IDOL, J.R. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *BIOTROPICA* 24(4): 503-511 1992
- SNOW, D.W. 1982. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotrópica* 13, 1-14.
- STANDLEY, P. 1936. Flora of Costa Rica. Book II. Vol. XVII. Chicago, USA. p. 447.

- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. 1988. Bioestadística: Principios y procedimientos. 2 ed. Trad. por Ricardo Martínez B. McGraw-hill, Bogotá. 622 p. plot procedures for tropical rain forest. Commonwealth Forestry Institute, Oxford, G.B., Tropical Forestry Papers 14. 67 p
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Oxford, G.B., Clarendon Press.
- WHITMORE, T.C. 1982. On pattern and process in forest. pp. 45-60 En: Newman, E.I., (Ed.) The plant community as a working mechanism. Oxford, (G.B.). Blackwell Scientific. Publicación especial N° 1 de la British Ecological Society.
- WHITMORE, T.C. 1984. Tropical rain forests of the Far East. Oxford, G.B., Clarendon Press. 352 p.
- WHITMORE, T.C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Oxford, G.B. Clarendon Press. 226 p.
- WHITMORE, T.C.; WONG, Y.K. 1959. Patterns of sunlight and shade in tropical rain forest. Malayan Forester 21: 50-62.
- WORLD RESOURCES INSTITUTE. 1990. World Resources 1989/90. W. W. New York, USA, Norton and Company, Inc. 237 p.

8. ANEXOS

Anexo 1A. Valores de media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de plantas muertas por parcela, causa y estrato de *Virola koschnyi* sembrada en el bosque primario.

EST	CAUSA	N	MED	DVST	MANA	MIN	MAX
	ARMDLLO	10	2.8	2.1	3.5	5	3
BSQ	INADPT	10	1.2	1.2	1	0	3
	RAMAS	10	1.1	2.6	0	0	8
	ARMDLLO	5	0.2	0.4	0.1	0	1
CAM	INADPT	5	1.2	1.1	1	0	3
	RAMAS	5	0.2	0.4	0	0	1

Anexo 2A. Valores de media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de plantas muertas por parcela, causa y estrato de *Virola sebifera* sembrada en el bosque primario.

EST	CAUSA	N	MED	DVST	MANA	MIN	MAX
	ARMDLLO	10	4	2.8	5	0	8
BSQ	INADPT	10	2.1	1.7	2	0	5
	RAMAS	10	0.9	2.1	0	0	7
	ARMDLLO	5	0.6	0.9	0	0	2
CAM	INADPT	5	0.6	0.9	0	0	2
	RAMAS	5	0.4	0.9	0	0	2

Cuadro 3A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola koschnyi* en el bosque primario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	CAMINO	6.6	6.0	7.5	0	15
JAULA	BOSQUE	10	3.8	11	5	15
SIN	CAMINO	0	0	0	0	0
JAULA	BOSQUE	3	5.0	0	0	12

Cuadro 4A Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola sebifera* en el bosque primario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	CAMINO	5	4.5	6	0	12
JAULA	BOSQUE	8	4.8	9	0	12
SIN	CAMINO	2	4.9	0	0	12
JAULA	BOSQUE	2	3.0	0	0	6

Cuadro 5A Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola koschnyi* en el bosque primario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	CAMINO	6.7	4.0	5.6	2.2	13.5
JAULA	BOSQUE	4	1.6	3.6	2.1	6.5
SIN	CAMINO	6.4	4.0	6.0	3.2	14.2
JAULA	BOSQUE	4.7	1.1	4.7	3.3	6.2

Cuadro 6A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola sebifera* en el bosque primario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	CAMINO	6.5	3.2	5.6	3.2	12.2
JAULA	BOSQUE	2.9	2.0	2.0	1.2	6.4
SIN	CAMINO	4.6	3.3	6.5	4.8	13.6
JAULA	BOSQUE	3.2	1.4	2.8	2.0	5.9

Cuadro 7A. Valores de media, mediana, desviación estándar, mínimo, máximo de sobrevivencia (tetrazodio) de las semillas de las virolas en los estratos del bosque primario.

ESPEC.	ESTRT.	PARAMTR	MA	DSTD	MANA	MIN	MAX
VIROKO	BOSQUE	SOBR	0	0	0	0	0
	CAMINO	SOBR	0	0	0	0	0
VIROSE	BOSQUE	SOBR	5.0	8.4	0	0	20
	CAMINO	SOBR	10	8.9	10	0	20

Cuadro 8A. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables independientes biológicas y microambientales y el crecimiento de los brinzales, latizales bajos, latizales altos de *Virola koschnyi* en el bosque primario.

	VRB LE	D1	H1	CLUZ	FARB	ISF	DSF	TSF
BRNZL	ICT	-0.10	-0.29	-0.81**	-0.32	0.41	0.16	0.34
	IHT	-0.16	0.06	-0.01	-0.51	0.20	0.11	0.18
LATZ	ICT	0.12	0.02	-0.74*	0.40	0.14	0.03	0.11
BAJO	IHT	0.62	0.31	-0.45	-0.61	0.31	0.47	0.36
LATZ	ICT	0.81*	0.68	-0.71	-0.61	-	-	-
ALTO	IHT	0.67	0.68	-0.81*	-0.62	-	-	-

Nota: abreviaturas en el Cuadro 8A. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia del asterisco indica que $P > 0.05$.

Cuadro 9A. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables independientes biológicas y microambientales y el crecimiento de los brinzales, latizales bajos, latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque primario.

	VRB LE	D1	H1	CLUZ	FARB	ISF	DSF	TSF
BRNZL	ICT	-0.05	0.35	-0.56*	-0.14	0.24	0.22	0.21
	IHT	0.40	0.38	-0.15	-0.26	0.21	0.21	0.28
LATZ	ICT	0.08	-0.13	-0.66**	-0.64**	0.08	0.59	0.08
	BAJO	0.10	-0.05	-0.15	-0.43	0.29	0.01	0.20
LATZ	ICT	0.26	0.30	-0.74**	-0.44	-	-	-
ALTO	IHT	-0.32	0.01	-0.16	-0.63*	-	-	-

Nota: abreviaturas en el Cuadro 8A. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia del asterisco indica que $P > 0.05$.

Anexo 10A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los brinzales de *Virola kochnyi* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	10	9.36	2.83	8.55	5.40	14.40
H1	10	65.40	25.55	62.50	37.00	110.00
CLUZ	10	4.10	0.99	4.00	3.00	6.00
FARB	10	1.30	0.67	1.00	1.00	3.00
ISF	10	0.11	0.05	0.11	0.03	0.20
DSF	10	0.06	0.02	0.06	0.02	0.09
TSF	10	8.64	3.36	9.08	2.53	15.12
IC1	10	1.30	0.98	1.40	0.10	2.80
IC2	10	0.89	0.62	0.90	0.10	2.10
IC3	10	0.89	0.74	0.65	0	2.60
IC4	10	0.64	1.07	0	0	3.20
ICT	10	3.72	2.13	3.20	1.30	8.30
IH1	10	7.90	11.94	3.00	0	38.00
IH2	10	4.40	7.38	3.00	-3.00	24.00
IH3	10	7.00	12.10	8.00	-22.00	21.00
IH4	10	3.80	14.71	1.50	-28.00	29.00
IHT	10	23.10	18.20	19.50	-7.00	50.00
ICPT	10	43.28	27.78	47.36	11.21	109.21
IHPT	10	39.15	30.97	42.24	-11.48	83.78

D1- Diámetro inicial, H1- Altura inicial, CLUZ- Clase de iluminación, FARB- Forma del árbol, ISF-Factor de sitio indirecto, TSF- Factor de sitio directo, TSF-Factor de sitio total, ICn- Incremento diamétrico en el trimestre n, ICT- Incremento diamétrico total, AHn- Incremento en altura en el trimestre n, ICPT- Incremento diamétrico total en porcentual, IHPT- Incremento porcentual total de altura. Nota: diámetro en mm, altura en cm.

Anexo 11A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales bajos de *Virola kochnyii* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	7	28.14	5.57	24.90	22.90	36.50
H1	7	345.71	69.25	300.00	270.00	450.00
CLUZ	7	4.43	1.13	5.00	3.00	6.00
FARB	7	1.29	0.76	1.00	1.00	3.00
ISF	7	0.09	0.02	0.10	0.05	0.11
DSF	7	0.06	0.02	0.06	0.03	0.08
TSF	7	7.68	1.86	8.17	3.96	9.93
IC1	7	0.56	1.08	0.20	0	3.00
IC2	7	0.93	1.53	0.30	0	4.30
IC3	7	0.73	1.17	0.30	0	3.30
IC4	7	1.17	0.96	0.90	0.20	3.00
ICT	7	3.38	3.08	1.50	0.90	9.20
IH1	7	13.29	10.59	10.00	0	30.00
IH2	7	12.71	15.12	10.00	0	45.00
IH3	7	8.29	12.41	5.00	-10.00	25.00
IH4	7	18.28	10.98	20.00	8.00	40.02
IHT	7	52.57	29.99	38.00	20.00	90.00
ICPT	7	12.15	10.04	5.62	3.05	26.44
IHPT	7	15.06	8.19	12.67	6.67	30.00

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Anexo 12A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales altos de *Virola kochnyii* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	7	63.26	23.39	65.60	54.00	98.00
H1	7	671.43	177.62	650.00	500.00	1000.00
FARB	7	1.14	0.38	1.00	1.00	2.00
CLUZ	7	4.71	0.95	5.00	3.00	6.00
IC1	7	1.67	2.38	1.00	0.20	7.00
IC2	7	1.63	2.09	0.80	0	6.00
IC3	7	1.77	2.90	0.40	0	8.00
IC4	7	0.96	1.20	0.60	0	3.00
ICT	7	6.02	6.31	3.40	1.00	17.00
IH1	7	54.29	35.99	50.00	10.00	100.00
IH2	7	38.57	35.79	40.00	0	100.00
IH3	7	108.57	86.30	70.00	20.00	250.00
IH4	7	28.57	30.24	10.00	0	80.00
IHT	7	184.29	94.31	160.00	40.00	290.00
ICPT	7	8.13	6.13	5.26	2.70	17.00
IHPT	7	27.00	12.31	26.67	8.00	43.08

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Anexo 13A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y de crecimiento de los brinzales de *Virola sebifera* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	19	9.91	3.06	9.40	5.40	17.60
H1	19	98.58	42.51	120.00	18.00	146.00
CLUZ	19	4.47	1.07	5.00	2.00	6.00
FARB	19	1.74	0.99	1.00	1.00	4.00
ISF	19	0.07	0.04	0.07	0.02	0.22
DSF	19	0.05	0.02	0.04	0.02	0.12
TSF	19	5.98	3.30	5.55	2.53	17.68
IC1	19	1.05	0.92	0.80	0.10	3.30
IC2	19	0.38	0.35	0.20	0	1.30
IC3	19	0.70	0.66	0.50	0	2.00
IC4	19	0.33	0.49	0.10	0	1.50
ICT	19	2.46	1.19	2.10	1.00	5.40
IH1	19	14.53	13.96	11.00	1.00	44.00
IH2	19	5.37	8.37	5.00	-10.00	22.00
IH3	19	6.68	12.55	3.00	-13.00	34.00
IH4	19	7.00	7.26	5.00	0	25.00
IHT	19	33.58	20.67	28.00	9.00	90.00
ICPT	19	26.74	14.50	22.70	5.68	57.35
IHPT	19	38.08	23.23	32.54	8.33	78.57

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 14A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y de crecimiento de los latizales bajos de *Virola sebifera* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	18	21.42	7.21	19.95	10.60	38.70
H1	18	293.39	78.66	300.00	154.00	400.00
CLUZ	18	4.44	1.10	4.50	2.00	6.00
FARB	18	1.33	0.59	1.00	1.00	3.00
ISF	18	0.08	0.04	0.07	0.02	0.17
DSF	18	0.05	0.02	0.05	0.02	0.10
TSF	18	6.57	2.72	6.24	2.39	13.42
IC1	18	0.93	1.22	0.45	0	4.40
IC2	18	0.95	0.74	1.00	0	2.50
IC3	18	1.11	0.85	1.20	0	2.90
IC4	18	1.02	1.52	0.70	0	6.80
ICT	18	4.01	2.76	3.65	0.20	11.40
IH1	18	29.67	19.41	30.00	1.00	60.00
IH2	18	25.06	23.55	18.00	-4.00	70.00
IH3	18	20.33	14.81	20.00	0	68.00
IH4	18	9.83	22.30	11.00	-70.00	40.00
IHT	18	84.89	46.63	80.00	0	163.00
ICPT	18	20.79	17.89	15.72	0.96	69.30
IHPT	18	30.83	20.21	30.28	0	82.74

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 15A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de las variables microambientales y del crecimiento de los latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque primario.

VRBLE	N	Media	Dv Stnd	Median	Min	Max
D1	13	55.99	16.81	56.50	51.00	92.00
H1	13	622.31	191.62	650.00	410.00	1030.00
FARB	13	1.54	0.66	1.00	1.00	3.00
CLUZ	13	4.15	1.28	5.00	2.00	6.00
IC1	13	2.27	2.96	0.80	0.10	8.50
IC2	13	1.60	1.37	1.00	0	4.00
IC3	13	2.99	2.92	2.40	0	9.70
IC4	13	1.01	1.34	0.80	0	5.00
ICT	13	7.87	5.19	7.20	0.40	18.20
IH1	13	43.08	27.50	30.00	0	100.00
IH2	13	40.00	31.89	30.00	0	110.00
IH3	13	52.31	36.55	60.00	0	100.00
IH4	13	18.46	12.14	20.00	0	30.00
IHT	13	138.46	65.17	130.00	0	220.00
ICPT	13	14.52	8.89	13.66	0.65	32.21
IHPT	13	23.88	13.71	27.50	0	44.00

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 16A. Valores de media, mediana, desviación estándar, mínimo, máximo de sobrevivencia (tetrazodio) de las semillas de las virolas en los estratos del bosque secundario.

ESPEC.	ESTR.	VARBL.	MED	DSTD	MANA	MIN	MAX
VIROKO	LIMP	SOBR	0	0	0	0	0
	NMOD	SOBR	0	0	0	0	0
VIROSE	LIMP	SOBR	11	2.8	10.5	8	16
	NMOD	SOBR	7.8	2.7	8	4	12

Cuadro 17A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola koschnyi* en el bosque secundario

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	LIMPIO	11.67	4.97	13	6	19
JAULA	NOMODF	8.17	5.07	9	0	13
SIN	LIMPIO	2	3.09	0	0	6
JAULA	NOMODF	7	5.90	9	0	12

Cuadro 18A. Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo de la germinación porcentual de semillas de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	LIMPIO	10	4.90	9	6	18
JAULA	NOMODF	13	8.83	15	0	24
SIN	LIMPIO	5	5.90	3	0	12
JAULA	NOMODF	5	5.90	5	0	12

Cuadro 19A Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola koschnyi* en el bosque secundario

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	LIMPIO	13.6	6.1	11.5	7.4	24.6
JAULA	NOMODF	7.7	4.4	6.7	3.2	15.6
SIN	LIMPIO	14.1	5.3	13.1	8.3	23.8
JAULA	NOMODF	8.3	4.2	7.5	4.3	16.4

Cuadro 20A Valores de media, desviación estándar, mediana, mínimo y máximo del factor de sitio total de las parcelas sembradas con semillas de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

PROTC	ESTRAT	MED	DEV STN	MEDIAN	MIN	MAX
CON	LIMPIO	14.1	3.9	13.5	9.8	20.5
JAULA	NOMODF	8.1	3.8	6.9	4.6	15.2
SIN	LIMPIO	13.6	4.5	13.3	8.9	21.3
JAULA	NOMODF	5.3	5.9	7.8	5.1	13.6

Cuadro 21A. Coeficientes de correlación r (Spearman) entre incrementos diamétricos y de altura anuales con diámetro y altura iniciales, clase de iluminación, forma del árbol, factores de sitio directo, indirecto y total de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

	VRB LE	D1	H1	CLUZ	FARB	ISF	DSF	TSF
BRNZL	ICT	-0.09	-0.17	-0.41	-0.23	0.22	0.42	0.25
	IHT	0.02	0.05	-0.42	-0.39	-0.18	-0.10	-0.21
LATZ	ICT	-0.07	-0.02	-0.79**	0.42	0.34	0.01	0.22
BAJO	IHT	0.43	0.07	-0.39	-0.20	0.17	0.42	0.21
LATZ	ICT	0.08	0.01	-0.39	0.13	-	-	-
ALTO	IHT	0.74*	0.71*	-0.22	-0.63	-	-	-

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia del asterisco indica que $P > 0.05$.

Cuadro 22A. Coeficientes de correlación r (Spearman) entre incrementos diamétricos y de altura anuales con diámetro inicial, altura inicial, clase de iluminación, forma del árbol(B), radiación directa, indirecta y factor de sitio total de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

	VRBLE	D1	H1	CLUZ	FARB	ISF	DSF	TSF
BRNZL	ICT	0.28	0.42*	-0.47*	-0.12	0.03	0.15	0.12
	IHT	0.53**	0.66**	-0.14	-0.35	0.04	0.16	0.14
LATZ	ICT	-0.27	-0.36	0.15	-0.22	0.11	0.31	0.20
BAJO	IHT	0.31	0.29	-0.12	-0.03	-0.20	-0.24	-0.19
LATZ	ICT	0.57*	0.45	-0.32	0.11	-	-	-
ALTO	IHT	-0.05	0.18	-0.32	-0.44	-	-	-

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A. ** = $P < 0.01$; * = $0.05 > P > 0.01$; la ausencia del asterisco indica que $P > 0.05$.

Cuadro 23A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los brinzales de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	12	8.91	2.94	7.55	5.60	15
H1	12	62.3	2.88	56	34	130
CLUZ	12	3.83	1.11	4	2	6
FARB	12	1.42	0.67	1	1	3
IFS	12	6.04	2.29	6.13	1.73	11.42
DFS	12	2.80	0.96	2.91	0.83	3.91
TFS	12	8.84	3.09	9.21	2.57	15.33
IC1	12	0.93	0.60	1.05	0.20	1.90
IC2	12	0.77	0.54	0.80	0	2
IC3	12	0.53	0.59	0.45	0	1.80
IC4	12	0.89	0.43	0.80	0.20	1.6
ICT	12	3.12	1.01	3.35	1.4	4.60
IHT	12	23.17	16.50	21.50	-7	50
IH1	12	7	11	3	0	38
IH2	12	4.83	6.80	4	-3	24
IH3	12	7.33	11.04	8	-22	21
IH4	12	4	13.34	2.50	-28	29
ICPT	12	31.34	12.21	32.20	8.90	49.10
IHPT	12	32.11	25.21	41.80	-26	56.60

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 24A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales bajos de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	11	26.53	5.74	23.70	21.20	38.40
H1	11	33.81	5.62	32	260	430
CLUZ	11	3.90	1.22	4	2	6
FARB	11	1.36	0.67	1	1	3
IFS	11	4.97	1.45	5.44	2	6.51
DFS	11	2.51	0.79	2.69	1.18	3.71
TFS	11	7.49	2.15	8.24	3.18	10.07
IC1	11	0.45	0.45	0.30	0	1.3
IC2	11	0.56	0.41	0.80	0.10	1.20
IC3	11	0.78	0.51	0.70	0.10	1.90
IC4	11	0.84	0.47	1	0.20	1.50
ICT	11	2.62	1.19	2.60	1	4.6
IH1	11	13	8.57	12	0	30
IH2	11	12.54	12.11	10	0	45
IH3	11	12.91	12.05	16	-10	29
IH4	11	19.36	8.82	20	8	40
IHT	11	57.82	25.95	55	20	90
ICPT	11	10.13	5.43	12.50	2.2	17.1
IHPT	11	15.71	6.89	16.30	6	28.1

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 25A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales altos de *Virola koschnyi* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	8	65.69	14.89	61.35	52.30	95
H1	8	64.12	15.00	61.50	500	930
CLUZ	8	4.62	0.91	5	3	6
FARB	8	1.25	0.46	1	1	2
IC1	8	0.84	0.38	0.95	0.20	1.30
IC2	8	0.86	0.64	0.95	0	1.90
IC3	8	1.04	0.34	0.15	0.30	1.40
IC4	8	0.62	0.50	0.65	0	1.20
ICT	8	3.36	1.28	3.50	1.50	4.80
IH1	8	26.25	15.98	25	10	50
IH2	8	21.25	12.46	20	0	40
IH3	8	31.25	9.91	30	20	50
IH4	8	17.50	11.64	15	0	30
IHT	8	96.25	27.74	100	40	130
ICPT	8	4.36	2.13	4.4	1.80	8.20
IHPT	8	14.26	3.48	15.7	7.40	17.10

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 26A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los brinzales de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	25	9.88	3.52	9	5.10	17.50
H1	25	8.75	4.43	6.7	26	148
CLUZ	25	4.28	1.06	4	2	6
FARB	25	1.56	0.91	1	1	4
IFS	25	4	1.37	4.17	1.67	7.05
DFS	25	1.87	0.61	1.75	1.12	2.44
TFS	25	5.87	1.79	5.76	2.81	9.60
IC1	25	0.75	0.53	0.70	0.10	1.90
IC2	25	0.84	0.38	0.30	0	1.30
IC3	25	0.74	0.34	0.80	0	1.6
IC4	25	0.71	0.63	0.50	0	2
ICT	25	2.68	1.18	2.80	0.50	4.50
IH1	25	10.16	10.73	6	1	43
IH2	25	6.60	6.26	5	-2	22
IH3	25	7.04	10.79	5	-13	34
IH4	25	5.84	5.72	5	0	20
IHT	25	29.64	20.59	28.00	5	90
ICPT	25	23.88	14.28	22.70	4.40	63.10
IHPT	25	30.58	15.08	26.30	7.20	60.40

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 27A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales bajos de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	17	22.36	8.92	19	11.3	41.5
H1	17	28.45	8.35	30.5	151	450
CLUZ	17	2.88	1.11	3	1	5
FARB	17	1.29	0.50	1	1	2
IFS	17	5.85	2.25	5.49	1.14	9.45
DFS	17	2.72	0.96	2.50	1.28	4.23
TFS	17	8.58	3.11	7.81	2.42	13.61
IC1	17	0.72	0.34	0.80	0.20	1.40
IC2	17	0.83	0.48	0.80	0	60
IC3	17	0.60	0.32	0.60	0.30	1.80
IC4	17	0.68	0.49	0.50	0.10	1.90
ICT	17	2.83	1.21	2.60	0.90	5
IH1	17	27.12	16.87	30	1	60
IH2	17	28.65	15.59	26	0	0.60
IH3	17	22.53	15.64	21	0	68
IH4	17	21.71	9.73	20	5	40
IHT	17	100	41.61	112	12	163
ICPT	17	14.14	9.71	10.60	2.40	38.70
IHPT	17	32.42	14.60	31.80	5.40	68.40

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.

Cuadro 28A. Valores de tamaño de muestra, media, desviación estándar, mediana, máximo y mínimo de variables biológicas y microambientales de los latizales altos de *Virola sebifera* en el bosque secundario.

VRBLE	N	MEDIA	DVSTND	MDANA	MIN	MAX
D1	15	53.41	18.99	51.60	21.30	91.30
H1	15	64.26	19.27	65	38	103
CLUZ	15	4.07	1.22	4	2	6
FARB	15	1.53	0.64	1	1	3
IC1	15	0.82	0.42	0.80	0.10	1.60
IC2	15	0.83	0.38	0.70	0.30	1.50
IC3	15	0.85	0.39	0.90	0.30	1.80
IC4	15	0.68	0.50	0.60	0.10	1.60
ICT	15	3.19	1.30	3.40	1.30	5.40
IH1	15	29.33	12.80	30	0	50
IH2	15	29.33	16.68	30	0	60
IH3	15	11	22.74	30	-30	60
IH4	15	21.33	14.07	20	0	50
IHT	15	102	37.26	90	30	160
ICPT	15	5.51	2.03	5.70	1.60	7.90
IHPT	15	15.64	6.04	16.40	6.50	24.70

Nota: abreviaturas en el Cuadro 12A.