

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION
ESCUELA DE POSGRADUADOS

Comemorativo
RCA - CATIE
13 DIC 2000

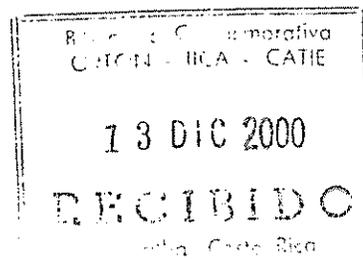
PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE DOS ESPECIES DIOICAS,
***Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl., EN UN PAISAJE**
FRAGMENTADO DE LA ZONA NORTE DE COSTA RICA

POR

JOHN MARIO RODRIGUEZ P.

CATIE

Turrialba, Costa Rica
2000



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

✓ PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE DOS ESPECIES DIOICAS, *Virola koschnyi*
Warb. y *Simarouba amara* Aubl., EN UN PAISAJE FRAGMENTADO DE LA
ZONA NORTE DE COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, programa de
Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical
de Investigación y Enseñanza como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister Scientiae

Por

✓
John Mario Rodríguez P.

Turrialba, Costa Rica
2000

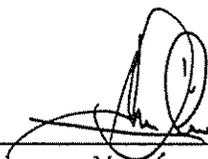
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgraduados del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

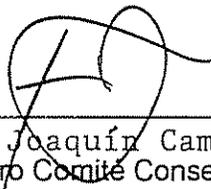
FIRMANTES:



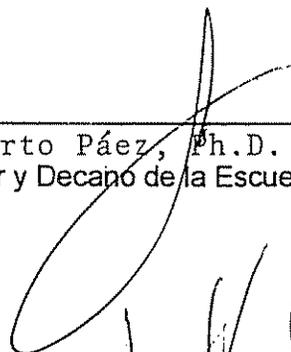
Manuel Guariguata, Ph.D.
Consejero Principal



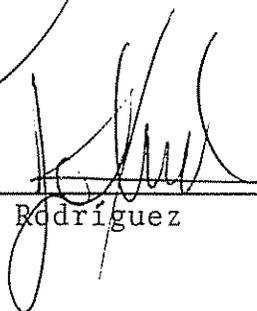
Francisco Mesén, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



José Joaquín Campos, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Gilberto Páez, Ph.D.
Director y Decano de la Escuela de Posgraduados



John Mario Rodríguez
Candidato

DEDICATORIA

A mi esposa quien sacrifico su tiempo y su trabajo en Colombia para brindarme su apoyo en estos dos años de estudios en Costa Rica.

A la luz de mi vida, mi hija Manuela.

A mis padres un ejemplo de honestidad y amor al trabajo bien hecho.

A mis amigos ya idos, Hector, Germán, Carlos Alberto, cuya luz me ilumina por siempre.

Entender la naturaleza no es suficiente.
Los científicos tienen la obligación moral
de salvar lo que ellos estudian.
George Scaller
Biólogo

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Ambientales que me brindó un apoyo incondicional durante los dos años de maestría.

A Samuel Ospina, Decano de la Facultad de Ciencias Ambientales y Michael Tistl, Director del Convenio UTP-GTZ, quienes me dieron apoyo moral y financiero de manera amplia para que mi permanencia en CATIE y mi investigación se realizara de la mejor forma posible.

Al Manuel Guariguata, quien más allá de su deber como Consejero Principal, me brindó su valioso tiempo, consejo y amistad.

A Diego Delgado quien no dudó en dedicar parte de su tiempo a discutir los resultados de esta investigación.

A José Joaquín Campos quien, en largas y provechosas reuniones, aportó invaluable conceptos a los resultados de esta investigación.

A Marvin Zamora mi invaluable compañero de campo, cuya dedicación y conocimiento taxonómico fue de gran utilidad.

A Don Edwin y "Toño", guardias forestales de la Estación Biológica La Selva, que nos ayudaron en la localización de árboles.

A FUNDECOR por su apoyo técnico y logístico.

A Andrés Sanchun, Ingeniero forestal de FUNDECOR, quien dedicó largas jornadas para la localización de árboles en las fincas.

A Germán Obando, jefe del área de investigación de FUNDECOR, por su permanente ayuda en la logística y la financiación del asistente de campo.

A Diana Lieberman y David Lieberman por permitirme hacer uso de sus inventarios de especies y permitirme trabajar en sus parcelas de investigación.

A Deborah Clark y David Clark por la invaluable información obtenida de sus datos sobre la distribución de árboles en la Estación Biológica La Selva.

A los miembros de mi comité de tesis Dr. José Joaquín Campos y Dr. Francisco Mesén por sus valiosos aportes.

A Johnny Pérez por su ayuda en la programación de los análisis SAS y por el tiempo dedicado a discutir los resultados estadísticos.

A Edwin Pereira y Lidieth Marín quienes me brindaron su permanente colaboración en la logística de la investigación.

A los proyectos :

Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA)

Proyecto de Cooperación Técnica GTZ – Universidad Tecnológica de Pereira – Facultad de Ciencias Ambientales

Organización de Estudios Tropicales (OTS). Estación Biológica La Selva.

En general a todos aquellos que de una u otra manera colaboraron en la realización de esta tesis.

BIOGRAFIA

Biólogo, graduado de la Pontificia Universidad Javeriana de Santafé de Bogotá (Colombia) en 1989.

Desde 1988 hasta 1992 se desempeñó como monitor de Biología en la Escuela Colombiana de Medicina en Santafé de Bogotá. Posteriormente, hasta 1994, como instructor en Biología Molecular de la misma Universidad.

En junio de 1994 fue nombrado como consultor ambiental del Grupo de Evaluación y Monitoreo Ambiental de la Corporación Autónoma Regional de Risaralda. En ese mismo año ingresó como catedrático de la Facultad de Ciencias Ambientales de la Universidad Tecnológica de Pereira (Risaralda) y en 1996 ganó, en concurso, la plaza como profesor en propiedad de esta misma Facultad.

Fue elegido, por dos años, director del Departamento de Recursos Naturales y como tal, coordinó la creación de la Red de Reservas de la Sociedad Civil y el establecimiento de las líneas de investigación de este departamento.

Se desempeña actualmente como Profesor Asistente, en ecología y ecosistemas de la Universidad Tecnológica de Pereira.

CONTENIDO

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
BIOGRAFIA	vi
CONTENIDO	vii
RESUMEN	ix
SUMMARY	xi
LISTA DE CUADROS	xiii
LISTA DE FIGURAS	xvii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Problema	1
1.1.1 Fragmentación en el Norte de Costa Rica	1
1.2 Fragmentación y especies dióicas	2
1.3 Objetivo general	3
1.4 Objetivos específicos	4
1.5 Hipótesis	4
2. REVISION DE LITERATURA	5
2.1 Dioicismo	5
2.2 Morfología floral y biología de la polinización	8
2.3 Efectos de la fragmentación	13
2.4 Historia natural de <i>Virola koschnyi</i>	20
2.5 Historia natural de <i>Simarouba amara</i>	21
3. METODOLOGIA	23
3.1 Descripción del área y selección de muestra	23
3.2 Muestreo	25

3.2.1 Muestreo para bosques fragmentados	25
3.3.2 Muestreo para bosque continuo	26
3.3 Análisis de los datos	33
4. RESULTADOS Y DISCUSION	35
4.1 Muestreo y selección de árboles	35
4.2 Producción de frutos	36
4.2.1 Producción de frutos de <i>Simarouba amara</i> y distancia al coespecífico macho más cercano	37
4.2.2 Producción de frutos de <i>Virola koschnyi</i> y distancia al coespecífico macho más cercano	40
4.2.3 Producción de frutos y diámetro de las hembras	42
4.2.3.1 Producción de frutos de <i>Simarouba amara</i> y diámetro de las hembras	43
4.2.3.2 Producción de frutos de <i>Virola koschnyi</i> y diámetro de las hembras	46
4.3 Germinación	48
4.3.1 Germinación de <i>Simarouba amara</i>	49
4.3.2 Germinación de <i>Virola koschnyi</i>	50
4.4 Regeneración	54
4.4.1 Regeneración en <i>Simarouba amara</i>	55
4.4.2 Regeneración en <i>Virola koschnyi</i>	59
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	63
5.1 Conclusiones	63
5.2 Recomendaciones	66
LITERATURA CITADA	68
ANEXOS	76

Rodríguez, J.M. 2000. Producción de frutos en dos especies dióicas, *Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl. en bosques fragmentados de la zona norte de Costa Rica. Tesis M.Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 128 p.

RESUMEN

Palabras claves: Dióicas, producción de frutos, fragmentación, bosques húmedos tropicales, regeneración, bosques manejados.

La fragmentación de los bosques tiene el potencial de actuar indirectamente sobre las interacciones interespecíficas que afectan directamente los eventos de reproducción de las plantas como: polinización, fructificación, producción, dispersión y germinación de semillas adicionalmente produce efectos al nivel de la regeneración. Se examinó si árboles dióicos, *Virola koschnyi* y *Simarouba amara*, en bosques primarios de la zona norte de Costa Rica, ven disminuida la producción de frutos. Se estudió el efecto sobre esta producción, de la distancia entre árboles hembra y el coespecífico macho más cercano y se evaluó la viabilidad de las semillas provenientes de hembras productoras. El estudio se llevó a cabo en tres diferentes fragmentos boscosos (117, 344.2 y 137.2 ha) y como bosque control se utilizó la Estación Biológica La Selva (1510 ha). Para evaluar las diferencias en producción de frutos y distancias entre sexos, para los dos tipos de bosque se realizaron análisis de covarianza, con el dbh como covariable. Para los análisis de germinación se aplicaron pruebas chi-cuadrado y para evaluar la regeneración pruebas de Kruskal-Wallis.

Se determinó que la distancia entre coespecíficos de sexo opuesto no estaba correlacionada con la producción de frutos. También se encontró que el diámetro del árbol hembra es un buen estimador de la producción de frutos, en ambas especies. Lo anterior no aplicó a los árboles de *Virola koschnyi* ubicados en fragmentos.

No se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos entre tipos de bosque, lo que sugiere que los posibles efectos adversos sobre el flujo de polen, del que depende la calidad y cantidad de producción de frutos, no están actuando en los fragmentos boscosos estudiados.

La regeneración de brinzales solo presentó diferencias en la especie *Simarouba amara*, siendo mayor en bosques fragmentados, lo que está de acuerdo a lo esperado para una especie que se beneficia de la alta dinámica de claros. Para *Virola koschnyi* no se encontraron diferencias, una respuesta que puede estar relacionada con la ubicación de los individuos en las zonas interiores de los fragmentos.

La germinación no presenta diferencias entre tipos de bosque para las dos especies, evidenciando que la viabilidad de las semillas no es afectada por la fragmentación.

Los resultados suponen que los bosques estudiados sometidos a presiones de aprovechamiento y de fragmentación parecen permitir que individuos de especies dióicas puedan mantener adecuados niveles de producción de frutos y además mantener los procesos de germinación y regeneración, importantes para la viabilidad de la especie en paisajes fragmentados. Probablemente esto pueda deberse a que se mantienen poblaciones de polinizadores capaces de moverse a distancias < 300 m, dentro de los fragmentos de manera que no se afecten los procesos reproductivos.

Rodríguez, J.M. 2000. Fruit production in two dioecious tree species, *Virola koschnyi* Warb. and *Simarouba amara* Aubl. in forests fragments in north of Costa Rica. M.Sc Thesis. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 119 p.

SUMMARY

Key words: Dioecious, fruit production, fragmentation, wet tropical forest, regeneración, management forest .

The fragmentation of the forests has the potential of acting indirectly on the interespecific interactions that directly affect the events of reproduction of plants like: pollination, fructification, production, dispersion and germination of seeds, additionally to produce effects at the level of the regeneration. I analyzed if dioecious trees , *Virola koschnyi* and *Simarouba amara*, in primary forests of the north of Costa Rica are diminishing the fruits production. I evaluated the effect of the distance between trees female and the nearest male conspecific on this production and the viability of the seeds from female producers. The study carries out in three different forests fragments (117, 344.2 and 137.2 ha) and I used forest control the Biological Station La Selva (1510 ha). To evaluate the differences in fruits production and distances among sexes, for the two forest types, I carried out covariance analysis, with the diameter at breath high as a covariable. For the analyses of germination I applied chi-square tests and evaluated the germination tests of Kruskan-Wallis.

I determined that the distance among conspecific opposite sex was not correlated with fruits production. It was also found that the diameter of the female tree is a good estimator of fruits production, in both species. The above-mentioned doesn't apply to the trees of *Virola koschnyi* located in fragments, that can probably be influenced by the sample size, because it didn't allow to have individuals of different diameters.

They were no significant differences in the fruits production among forest types, what suggests that the possible adverse effects on the flow of pollen, on what depends the quality and quantity of set fruits, are not working in the forests fragments studied .

The regeneration of seedlings of *Simarouba amara* is bigger in fragments forests, according to that waited for a species that benefits of the high gap dynamic. I didn't find differences in seedlings of *Virola koschnyi* .

The germination has no differences among forest types for the two species, evidencing that the viability of the seeds is not affected by the fragmentation.

The results indicate that the logged an fragmented forest can maintain appropriated levels of fruits production, germinative process and regeneration being these vital processes for the maintance of viable population in fragmented landscapess.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1	Area de bosque en las fincas bajo estudio	25
Cuadro 2	Resumen del muestreo de producción de frutos en las especies <i>Simarouba amara</i> y <i>Virola koschnyi</i>	29
Cuadro 3	Análisis de covarianza. Producción de frutos. <i>Simarouba amara</i>	98
Cuadro 4	Análisis de covarianza. Producción de frutos. <i>Virola koschnyi</i>	99
Cuadro 5	Medias y desviación estándar de las variables de producción	99
Cuadro 6	Coeficientes de correlación de Pearson	100
Cuadro 7	Estadística descriptiva. Producción de frutos. <i>Simarouba amara</i>	100
Cuadro 8	Estadística descriptiva. Producción de frutos. <i>Virola koschnyi</i>	101
Cuadro 9	Análisis de regresión para bosque continuo. <i>Simarouba amara</i>	101
Cuadro 10	Análisis de regresión para bosque Fragmentado. <i>Simarouba amara</i>	102
Cuadro 11	Análisis de regresión para la producción de frutos. Bosque continuo. <i>Virola koschnyi</i>	102
Cuadro 12	Análisis de regresión para la producción de frutos. Bosque continuo. <i>Simarouba amara</i>	103

Cuadro 13	Análisis de regresión para la producción de frutos. Bosque fragmentado. <i>Simarouba amara</i>	104
Cuadro 14	Análisis de regresión para la producción de frutos. Bosque continuo <i>Virola koschnyi</i>	105
Cuadro 15	Análisis de regresión para la producción de frutos. Bosque fragmentado <i>Virola koschnyi</i>	106
Cuadro 16	Distancia al coespecifico más cercano y producción de frutos. <i>Simarouba amara</i>	107
Cuadro 17	Correlación de Pearson. Distancia al coespecifico <i>Simarouba amara</i>	107
Cuadro 18	Distancia al coespecifico más cercano y producción de frutos. <i>Virola koschnyi</i>	108
Cuadro 19	Correlación de Pearson. Distancia al Coespecifico. <i>Virola koschnyi</i>	108
Cuadro 20	Análisis de varianza. Ensayo N° 1	109
Cuadro 21	Análisis de varianza. Ensayo N° 2	109
Cuadro 22	Análisis de varianza. Ensayo N° 3	109
Cuadro 23	Análisis de varianza. General	110
Cuadro 24	Análisis de varianza. Parcelas divididas	110
Cuadro 25	Variabilidad y medias por tipo de bosque	110
Cuadro 26	Variabilidad y medias por ensayo	111
Cuadro 27	Variabilidad y medias por ensayo por tipo de bosque	111
Cuadro 28	Tabla de estadísticos de germinación 1° ensayo	111

Cuadro 29	Tabla de estadísticos de germinación 2° ensayo	112
Cuadro 30	Tabla de estadísticos de germinación 3° ensayo	112
Cuadro 31	Tablas de contingencia. Ensayo N° 1	112
Cuadro 32	Tablas de contingencia. Ensayo N° 2	113
Cuadro 33	Tablas de contingencia. Ensayo N° 3	113
Cuadro 34	Análisis de varianza. Ensayo N° 1,2 y 3	114
Cuadro 35	Análisis de varianza. General	115
Cuadro 36	Análisis de varianza para parcelas divididas	115
Cuadro 37	Variabilidad y medias por tipo de bosque	115
Cuadro 38	Variabilidad y medias por ensayo	116
Cuadro 39	Variabilidad y medias por ensayo por tipo de bosque	116
Cuadro 40	Tabla de estadísticos de germinación 1° ensayo	116
Cuadro 41	Tabla de estadísticos de germinación 2° ensayo	117
Cuadro 42	Tabla de estadísticos de germinación 3° ensayo	117
Cuadro 43	Tabla de estadísticos de germinación por tipo de bosque. General	117
Cuadro 44	Tabla de contingencia. Ensayo N° 1	118
Cuadro 45	Tabla de contingencia. Ensayo N° 2	118
Cuadro 46	Tabla de contingencia. Ensayo N° 3	119
Cuadro 47	Tabla de contingencia. General	119
Cuadro 48	Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. densidad de brinzales.	120
Cuadro 49	Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. densidad de latizales.	120

Cuadro 50	Comparación de medias de rangos. densidad de brinzales y latizales	121
Cuadro 51	Estadística descriptiva. Densidad brinzales	121
Cuadro 52	Estadística descriptiva. Densidad latizales	121
Cuadro 53	Prueba de Bartlett. Densidad brinzales	122
Cuadro 54	Prueba de Bartlett. Densidad latizales	122
Cuadro 55	Prueba no paramétrica Kruskan-Wallis. densidad de brinzales.	123
Cuadro 56	Prueba no paramétrica Kruskan-Wallis. densidad de latizales.	123
Cuadro 57	Comparación de medias de rangos. densidad de brinzales	124
Cuadro 58	Comparación de medias de rangos. densidad de latizales	124
Cuadro 59	Estadística descriptiva. Densidad brinzales	124
Cuadro 60	Estadística descriptiva. Densidad latizales	124
Cuadro 61	Prueba de Bartlett. Densidad brinzales	125
Cuadro 62	Prueba de Bartlett. Densidad latizales	125

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Muestreo de frutos	27
Figura 2	Diagrama de transectos para muestreo de regeneración	30
Figura 3	Producción de frutos en función del diámetro de la hembra.	76
Figura 4	Producción de frutos en función de la distancia al coespecífico macho más cercano.	76
Figura 5	Producción de frutos y distancia al coespecífico más cercano	77
Figura 6	Producción de frutos en árboles ubicados en bosques fragmentados bajo manejo	78
Figura 7	Producción de frutos en árboles ubicados en bosque continuo	79
Figura 8	Producción de frutos y diámetro. Bosque continuo.	80
Figura 9	Producción de frutos y diámetro. Bosque fragmentado.	80
Figura 10	Comparación de diámetros en árboles de <i>Simarouba amara</i>	81
Figura 11	Producción de frutos en función del diámetro.	82
Figura 12	Producción de frutos en función de la distancia	82

Figura 13	Producción de frutos en función de diámetro y distancia.	83
Figura 14	Producción de frutos en árboles ubicados en bosque continuo.	84
Figura 15	Producción de frutos en árboles ubicados en bosque fragmentado.	85
Figura 16	Producción de frutos y diámetro. Bosque fragmentado.	86
Figura 17	Producción de frutos y diámetro. Bosque continuo.	87
Figura 18	Comparación de diámetros de árboles de <i>Virola koschnyi</i>	87
Figura 19	Germinación <i>Simarouba amara</i>	88
Figura 20	Germinación <i>Simarouba amara</i>	89
Figura 21	Germinación <i>Virolola koschnyi</i>	90
Figura 22	Germinación <i>Virola koschnyi</i>	91
Figura 23	Densidad latizales y brinzales. <i>Virola koschnyi</i>	92
Figura 24	Densidad de brinzales. <i>Virola koschnyi</i>	93
Figura 25	Densidad de latizales. <i>Virola koschnyi</i>	94
Figura 26	Densidad de brinzales y latizales	95
Figura 27	Densidad de brinzales. <i>Simarouba amara</i>	96
Figura 28	Densidad de latizales. <i>Simarouba amara</i>	97
Figura 29	Foto inflorescencia perteneciente a hembra de <i>Simarouba amara</i>	126
Figura 30	Foto frutos de <i>Virola koschnyi</i> en diferentes estados de maduración	126
Figura 31	Foto frutos de <i>Virola koschnyi</i> mostrando el arilo color rojo	127

Figura 32	Foto frutos de <i>Simarouba amara</i> , presentando la cascara de color morado	127
Figura 33	Mapa conteniendo los fragmentos y el bosque Continuo donde se llevo a cabo el estudio	128

1. INTRODUCCION

La fragmentación del bosque puede afectar la reproducción de las plantas en diferentes maneras. Se presentan cambios en las comunidades de animales (Ambrecht y Ulloa-Chacon 1999, Dooley y Bowers 1998, Bender et al. 1998) incluidos los que están implicados en la polinización (Becker et al 1991). Dentro de los efectos que pueden sufrir los polinizadores están la extinción local (Washitani 1996, Allen- Wardell et al. 1998), debida a la fragmentación física y en algunos casos la llamada fragmentación química, aunque una declinación efectiva de la polinización cruzada como resultado de una declinación en los invertebrados ha sido solo documentada en casos específicos (Meffe 1998).

1.1 Problema

1.1.1 Fragmentación en el Norte de Costa Rica

El proceso de deforestación debido el desarrollo agrícola ha sido particularmente rápido en el sureste asiático y en Sur América, especialmente en áreas de bosques tropicales lluviosos (Myers 1988). La conversión de bosques primarios en tierras agrícolas o ganaderas ha sido en Costa Rica una constante desde 1950 (Sanchez- Azofeifa 1996). A pesar de esfuerzos de conservación la tasa anual de deforestación llegó a ser del 3.6%, llegando a perderse las dos terceras partes de la cobertura boscosa entre 1950 y 1990 (Sánchez- Azofeifa 1996). El estudio de Guindon (1996), sobre fragmentación en el norte de Costa Rica muestra la magnitud de la deforestación. El gran avance de la deforestación es notorio en algunas zonas de Costa Rica, en la zona que rodea a la reserva de Monteverde, ubicada al noroeste de Costa Rica, existen fragmentos entre 0.30 y 7.92 hectáreas (sumando solo 72.56 ha) para un área total de 28,000 ha (Sanchez- Azofeifa 1996). Los estudios de imágenes satelitales mostraron que, en Costa Rica, en el periodo comprendido

entre 1986 y 1991 la cobertura boscosa paso de 1'044191 ha a 819291 ha, significando una pérdida de 224970 ha en un periodo de 5 años (Sanchez-Azofeifa 1996).

1.2 Fragmentación y especies dióicas

En bosques tropicales, ricos en especies, la mayoría de especies de árboles se encuentran a muy bajas densidades (Ackerly et al. 1990, Clark y Clark 1992). Hubbell y Foster (1983) (citados por Clark y Clark 1987) encontraron que, para árboles >20 cm de diámetro (árboles maduros), más del 82% de las 186 especies en 50 ha de bosque tropical húmedo tenían densidades de ≤ 1 individuo/ha. En comparación con los bosques templados una gran proporción de los árboles tropicales son de fecundación cruzada obligada (Bawa y O'Malley 1987) y el éxito reproductivo de éstos árboles esta ligado a su amplia dependencia de la polinización animal (Ackerly 1990).

Ante éstas bajas densidades de árboles reproductivamente maduros y su dependencia de polinizadores, las poblaciones pueden ser propensas a una pérdida de variabilidad genética por una reducción del número de individuos reproductivos y a una reducción en la producción de semilla al nivel de individuo (Mack 1997) ya que los potenciales donantes de polen más cercanos han podido ser extraídos de las zonas. De acuerdo a la sexualidad floral las especies se han clasificado como hermafroditas, si tienen flores bisexuales (flores perfectas), monóicas si tienen flores macho y hembra en la misma planta y dióicas si tienen flores macho y hembra en plantas separadas (Givnish 1980). Las bajas densidades de individuos reproductivos, que pueden llegar a 0.33 árboles ha^{-1} , también son frecuentes en especies dióicas, donde por otra parte se encontraron razones de sexo desbalanceadas (Thomas y LaFrankie 1993), con más machos que hembras, reduciendo el tamaño efectivo de población y

haciéndolas particularmente sensibles a la fragmentación del hábitat (Ackerly et al. 1990).

Las especies dióicas, con flores pistiladas y estaminadas en diferentes individuos, han sido poco consideradas al momento de evaluar los efectos de la fragmentación y más aún, se desconoce la distribución de sexos en fragmentos. Es probable que los sexos no estén representados equitativamente en los fragmentos, lo que significaría encontrar fragmentos con solo machos y solo hembras, afectando esto la reproducción y siendo un factor clave al momento de realizar los conteos e inventarios con fines variados como manejo o aprovechamiento de bajo impacto.

Por otro lado en el campo de criterios e indicadores para el manejo forestal no se han hecho consideraciones relacionadas al sexo y a las distancias entre coespecíficos de diferente sexo, llegándose únicamente a considerar el dejar árboles semilleros. Es especialmente importante recordar que en un contexto genético y de conservación, la razón de sexos puede operar para reducir el tamaño efectivo de las poblaciones (Ackerly et al. 1990).

Este estudio busca colaborar con elementos ecológicos sobre el estado de las especies *Simarouba amara* y *Virola koschnyi* en el Norte de Costa Rica, proporcionar datos que permitan refinar las pautas de manejo de estas especies comerciales y contribuir al desarrollo de criterios e indicadores en este campo específico, tanto para bosques manejados por comunidades como por ONG's que manejan el recurso bosque.

1.3 Objetivo general

Evaluar el efecto de la fragmentación en la producción de frutos de las especies dióicas, *Virola koschnyi* y *Simarouba amara*, de interés forestal.

1.4 Objetivos específicos

- Evaluar si la producción y viabilidad de frutos en fragmentos es menor respecto a bosque continuo.
- Estimar el efecto de la distancia al coespecífico macho más cercano a la hembra sobre la producción de frutos en cada tipo de bosque.
- Describir el estado de la regeneración natural alrededor de los árboles hembra y describir su relación con la producción de frutos en cada tipo de bosque.

1.5 Hipótesis

- La producción de frutos en especies dióicas se ve afectada debido a la fragmentación de áreas boscosas.
- La distancia entre árboles macho y hembra afecta la producción de frutos de manera diferente en bosques continuos que en bosques fragmentados.
- La densidad de plántulas (brinzales y latizales), en bosques continuos y bosques fragmentados, presenta diferencias.
- La germinación de semillas provenientes de bosques fragmentados presenta diferencias con respecto a las provenientes de bosques continuos.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Diocismo

La biología reproductiva de las especies arbóreas, de bosques tropicales de tierras bajas, ha sido un tema de enorme interés por varias razones; en primer lugar porque en las bajas densidades poblaciones correlacionadas, en parte, con la extraordinaria riqueza de especies que es característica de muchos bosques tropicales, los coespecíficos están frecuentemente espaciados (Bawa et al. 1985). Otra razón es que los sistemas reproductivos influyen el flujo de genes y la diferenciación genética de poblaciones, además los sistemas de intercambio de genes tienen considerable influencia en la riqueza de especies en los bosques tropicales (Kress y Beach 1994).

Los dos extremos de los sistemas de cruzamiento son la auto-compatibilidad y la auto-incompatibilidad, con especies en ambos extremos y otras presentando una variedad de sistemas entre estos dos. Hay dos tendencias cuando se trata de explicar el sistema de reproducción de las plantas, una que arguye que los árboles de bosques tropicales se autopolinizan en su mayoría debido al florecimiento asincrónico y a la movilidad limitada a cortas distancias de los polinizadores (Corner 1954). Adicionalmente se ha pensado (Fedorov 1966) que las bajas densidades y el aislamiento espacial de los individuos coespecíficos favorecen la endogamia y el autocruzamiento. La otra tendencia está apoyada en investigaciones que han demostrado que muchas especies de árboles tropicales son de fertilización cruzada obligada (Bawa 1987, Thomas y LaFrankie 1993). Igualmente en bosques tropicales de bajura se ha encontrado que una mayoría de los árboles son xenógamos y que al menos el 76% de las especies (56% auto-incompatibles y 22% dióicas) son de fertilización cruzada obligada (Bawa 1987).

La distribución de los sistemas sexuales varía entre especies y familias, así las especies hermafroditas y las dióicas presentan una mayor distribución en familias que las monóicas. De una muestra de 333 especies analizadas en la Estación Biológica La Selva, el 65.5% fueron hermafroditas, el 23.1% fueron dióicas y el 11.4% monóicas (Bawa et al. 1985). Sin embargo a diferencia de lo reportado por Kress y Beach (1994) no se encontraron diferencias significativas en la distribución de los diferentes sistemas sexuales en los estratos del bosque.

Como reportan Kress y Beach (1994), en el bosque primario de La Selva, la distribución de los sistemas sexuales en los diferentes estratos del bosque es marcada, en el sotobosque predominan el monoicismo y el hermafroditismo mientras que en el dosel y subdosel es común el dioicismo, aunque no predominante. En cuanto a los sistemas de cruzamiento la autoincompatibilidad es más frecuente en el dosel (75%) y en el subdosel (90%), mientras que en el sotobosque predomina la autocompatibilidad (65.8%). De manera general lo encontrado en bosques tropicales, como el caso de los ubicados en la zona norte de Costa Rica, revelan que el sistema reproductivo que conduzca a la fertilización cruzada parece ser el predominante tanto en plantas ubicadas en el dosel como en el sotobosque. En el estrato alto del bosque la fertilización cruzada obligada esta asegurada por el dioicismo o por barreras de auto incompatibilidad. En el sotobosque la polinización cruzada puede ser común debido, al menos, a dos síndromes reproductivos: 1) la baja producción diaria de flores que garantice un lugar seguro para los polinizadores de largas distancias (abejas euglossinas, colibríes) y 2) monoicismo y la polinización por escarabajos (Kress y Beach 1994). El favorecimiento y la prevalencia de la autoincompatibilidad indican que las barreras a la autocompatibilidad son genéticas y no morfológicas (Bawa 1987).

Los porcentajes de sistemas reproductivos en bosque tropicales pueden en algunos casos desconocer que algunas especies pueden ser difásicas, esto es, cambian de sexo al alcanzar cierta edad, este argumento se ha expuesto para explicar el mayor número de hembras en las clases de tamaño mayor. (Lloyd y Bawa 1984). Posiblemente el factor que activa el cambio de sexo tenga que ver con que el árbol alcance una determinada posición en el dosel (Ackerly et al 1990)

Los componentes de los sistemas reproductivos de las plantas como sistema sexual y patrones fenológicos, tienden a estar asociados de manera no aleatoria en los bosques con clases específicas de polinizadores (Frankie 1975, Gentry 1974). Existe una relación entre sistemas de cruzamiento, sistemas sexuales y sistemas de polinización tanto en plantas herbáceas como arbóreas distribuidas en todos los estratos del bosque. La mayoría de las especies de plantas en los estratos alto y bajo son polinizadas por pequeñas y grandes abejas (67% y 93% de las especies respectivamente), las mariposas (100% de las especies), los murciélagos (80% de las especies y colibríes (100% de las especies) polinizan flores perfectas (Kress y Beach 1994). En este mismo estudio se detectó que el grupo, que más comúnmente es polinado por diversos insectos pequeños fue el de las plantas dióicas. El 46% de estas especies, en todos los estratos, tienen sistemas (20 especies) con polinización por insectos generalistas, a diferencia de las hermafroditas donde solo se presentó en un 3% de las especies.

Las especies dióicas son plantas que generalmente llevan cualquier tipo de flor, macho o hembra, a lo largo de todo su ciclo de vida (Bawa 1980). Es una condición extendida en las angiospermas, conocida en 37 de 51 ordenes.

El diocismo está bien representado en todos los bosques tropicales (Bawa 1980), aunque la evidencia sugiere que son especialmente prevalentes en el

sureste Asiático, donde se han reportado estimaciones del 26% al 28% (Thomas y LaFrankie 1993). Por otro lado las estimaciones de los porcentajes de especies dióicas en los bosques tropicales del nuevo mundo, entre árboles y arbustos, varían entre 16 y 24% (Bawa et al.1982, Ramírez y Brito 1990, Bullock 1985).

La verdadera frecuencia del dioicismo es difícil de determinar, en la mayoría de los casos las flores tienen partes estaminadas y pistiladas aunque solo una de ellas es funcional, subsecuentemente éstas plantas presentan flores bisexuales o flores del sexo opuesto en bajo número (Bawa y Opler 1975).

La incidencia del dioicismo fué revisada por Bawa y Opler (1975) mostrando que ésta puede, a nivel de individuos, ser tan alta como del 38% del total de árboles de un área. En su estudio se presentan, entre otros, datos provenientes de bosque semidecíduo de la provincia de Guanacaste, en parcelas desde 1000 m² hasta 4000 m². Esto contrasta con la situación de los bosques templados donde la incidencia de especies monóicas e individuos es más alta que la de especies dióicas (Bawa y Opler, 1974; Bawa, 1980; Florez y Schemske, 1984).

La representación de especies dióicas es alta en familias como *Meliaceae*, *Ebeneceae* (Bawa y Opler 1974) y en géneros como *Virola*, *Iryanthera* y *Ostehphloeum* (Ackerly et al. 1990)

2.2 Morfología floral y biología de la polinización

La morfología floral es un factor básico para entender aspectos como el dimorfismo sexual en las especies dióicas y por otro lado la biología de la polinización es importante al momento de entender los fenómenos de distribución de sexos y de coespecíficos más cercano (Ackerly, et al. 1990; Bawa y Opler 1974).

Varias especies, de los géneros *Aporusa* y *Baccaurea* (Euphorbiaceae) presentan un alto grado de dimorfismo sexual en la frecuencia de floración y también exhiben una fuerte prevalencia de árboles macho en las categorías de tamaño pequeñas en ciertas especies (Thomas y LaFrankie 1993). Mientras que se ha reportado un incremento de la frecuencia de hembras en las clases de mayor tamaño posiblemente debido a la mortalidad diferencial (Ackerly 1990). Las razones para estos marcados dimorfismos pueden incluir efectos genéticos de determinación primaria de sexo, selección gamética, apomixis como también diferencia determinadas ecológicamente entre los sexos por mortalidad, crecimiento, maduración y periodicidad reproductiva (Thomas y LaFrankie 1993)

Las plantas macho y hembra de las angiospermas dióicas son conocidas por presentar un número de características sexuales secundarias, frecuentemente muestran pronunciadas diferencias intersexuales, específicamente los machos tienen más altas tasas de crecimiento, supervivencia y frecuencia reproductiva que las hembras (Opler y Bawa 1978 Llyod y Webb 1977). También se reportan diferencias entre machos y hembras en la fenología de floración, especialmente en la duración, número de individuos floreciendo (Bullock y Bawa 1981), las diferencias pueden ser notables como en el caso de *Jacaratia dolichaula*, una especie dióica de la familia Caricaceae en donde para machos se reportan hasta 20 veces más número de flores que para hembras. Bawa y Opler (1974), por su parte, reportan que el número de flores estaminadas es mayor que el número de pistiladas, para la mayoría de las especies dióicas estudiadas en una zona del norte de Costa Rica.

Se ha propuesto que estas diferencias sexuales secundarias están relacionadas con los altos costos en recursos y energía que las hembras tienen que invertir por gameto en sus funciones reproductivas (Llyod y Webb 1977).

Igualmente existen diferencias en la floración: 1) los machos florecen más frecuentemente que las hembras y 2) las flores de los machos son más pequeñas que las de las hembras (Thomas y LaFrankie 1993). Ackerly (1990) también encontró que los machos de *Virola calophylla* comenzaron a florecer más temprano, sin embargo hay que anotar que en este estudio 2/3 partes de los árboles no florecieron.

Se reporta un sesgo en la razón de sexos, encontrándose desviaciones significativas de la razón de sexos 1:1 de machos y hembras en dos especies dióicas (*Iryanthera macrophylla* y *Virola calophylla*) de 5 estudiadas (Ackerly et al. 1990). Los estudios en 55 especies dióicas en la Península Malaya mostraron que existen diferencias significativas en la distribución de machos y hembras, que se alejan de la esperada razón de 1:1 (Thomas y LaFrankie 1993).

El sesgo del número de machos se manifestó en la razón de sexos y la clara influencia de la mortalidad diferencial, que beneficia la presencia de hembras en las clases mayores, precisamente en las clases diamétricas más útiles para efectos del aprovechamiento forestal, es importante al momento de evaluar la pérdida de individuos de ambos sexos. Si la mortalidad se presenta en un árbol macho esta puede afectar la probabilidad de extinción local de una población únicamente si la reproducción de la hembra depende de una limitada provisión de polen, tanto espacial como temporalmente. Pero si la mortalidad se da en una hembra el efecto sobre el futuro demográfico potencial de la población es directo e inevitable (Thomas y LaFrankie 1993)

No solo se encuentran diferencias en el número de flores, sino que se han reportado un grupo de características, denominadas el síndrome del dioicismo, que muestran una marcada constancia (Bawa y Opler 1975) en las especies dióicas, tanto en tamaño como en color de flores. Casi todas las especies tienen

flores relativamente pequeñas (<1.0 cm en longitud) y con colores desde blanco a amarillo o verde pálido. Existe además un dimorfismo sexual en el tamaño de las flores dentro de las especies. Es así como 14 (70%) de 20 especies mostraron que las flores estaminadas son más pequeñas que las pistiladas (Bawa y Opler 1975). Existe una relación entre tamaño de la flor y la forma de dispersión del polen, ya sea anemófilia o zoófilia, ya que de ello depende la cantidad de néctar que la flor pistilada contenga, desde estar ausente (anemófilia) hasta estar presente (zoófilia).

En cuanto a la polinización la gran mayoría de las especies dióicas son zoófilas, aunque varias de las presentes en bosque templados son anemófilas, casi todas las especies dióicas son entomófilas (Bawa, 1980). La relación entre entomofilia y dioicismo es también fuerte al nivel de familia, esto se observa en familias completas como el caso de la Loranthaceae, en las Simaroubaceas del norte de Costa Rica existen cuatro géneros con especies dióicas y todas ellas son entomófilas. Las abejas son el más común polinizador en todos los estratos del bosque tropical (Kress y Beach 1994). Muchas especies dióicas son polinizadas por pequeñas abejas, que incluyen especies de Meliponinae, Anthophoridae, Halactidae y Megalhilidae (Bawa y Opler 1975). Los escarabajos contribuyen significativamente a la polinización en el sotobosque y subdosel pero no en el dosel que es donde se encuentran la mayoría de especies dióicas. El grupo de "diversos insectos pequeños" es la segunda mayor categoría de polinizadores en el dosel, siendo menos dominantes en el subdosel y relativamente poco importantes en el sotobosque (Kress y Beach 1994).

La asociación entre dioicismo y entomofilia es importante al considerar los efectos de la fragmentación. La distancia media al coespecífico florecido más cercano es un factor limitante para la polinización por pequeños insectos (Ackerly et al. 1990). En la provincia de Guanacaste, Costa Rica, la distancia

media al coespecífico de sexo opuesto reportada, para cinco especies dióicas, fue de 3.9 a 9.8 m (Bawa y Opler 1977). El factor de mayor relevancia puede ser la distancia al coespecífico más cercano del sexo opuesto, la cual está en un rango de 57 a 147 m. La distancia media y la entomofilia unidas a las bajas densidades hacen especialmente sensibles a las especies dióicas a la fragmentación y al aprovechamiento forestal.

Los patrones de dimorfismo sexual y las marcadas diferencias en la razón de sexos han mostrado estar asociados con dos factores de importancia, el primero es que éstos son más pronunciados en especies que habitan ambientes con hábitats de fuertes limitaciones energéticas, es el caso de los bosques tropicales donde existe un sistema de dosel cerrado caracterizado por fuertes gradientes verticales en la disponibilidad de luz, son las especies de menor altura las que presentan el más alto grado de dimorfismo sexual en la frecuencia de floración y exhiben una fuerte prevalencia de árboles machos en las categorías de tamaño pequeño (Thomas y LaFrankie 1993); el segundo a la utilización diferencial de recursos por machos y hembras. Sin embargo éstas observaciones se han realizado en especies dióicas polinizadas a través del viento (Freeman et al. 1976), lo que puede no aplicarse a especies polinizadas por animales, que son la mayoría. El estudio de Freeman y colaboradores en cinco especies dióicas se realizó en hábitats que mostraban fuertes gradientes ambientales y además con muestreo diferencial, pues se tenían diferentes terrenos. Se demostró que la razón de sexos cambia significativamente en cortas distancias y que está relacionada con marcados cambios ambientales. Los machos fueron más abundantes en sitios secos, en general se encontró que los machos se distribuyen espacialmente en ambientes marginales y las hembras en ambientes más benéficos, lo cual puede tener relación con los costos energéticos que las hembras deben enfrentar. Ellos proponen que los mecanismos para la diferencial razón de sexos, pueden ser dos: los machos responden menos sensiblemente a los cambios ambientales de manera

consistente y segundo es probable que el sexo no esté irrevocablemente determinado de manera genética (Arnoux y Mathiev 1969 en Freeman 1976), sino que responda a presiones ambientales.

En todo caso existe una tendencia fuerte en los árboles de bosques tropicales hacia la auto – incompatibilidad, el dioicismo en una proporción apreciable, y en que la fertilización cruzada se haya visto beneficiada por selección natural especialmente en ambientes donde las interacciones bióticas con competidores, patógenos, parásitos y depredadores son intensas (Janzen 1970, Levin 1975, Lloyd 1980). Por otro lado la tendencia a separar los sexos y a que en algunos casos esto esté asociado a gradientes ambientales puede significar reducciones en la competencia intraespecífica entre individuos reproductivamente activos (Freeman et al. 1976).

2.3 Efectos de la fragmentación

La fragmentación es el proceso por el cual áreas relativamente continuas de hábitat son reducidas a pequeñas parcelas o fragmentos (Dooley y Bowers 1998) o, desde una perspectiva funcional, la fragmentación es una interrupción de la continuidad (Lord y Norton 1989). Por definición, es un evento que crea un gran número de hábitats en parches que son más pequeños en tamaño que el hábitat original del cual provienen (Schelhas y Greenberg 1996, Bender et al. 1998). La fragmentación es entonces una reducción en el tamaño de hábitats que viene concomitantemente acompañada del aislamiento de parches de bosque. Esta fragmentación resulta generalmente en terrenos que consisten de áreas remanentes de vegetación nativa rodeada de una matriz de tierras agrícolas u otras formas de uso de la tierra.

La fragmentación produce efectos sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas alterados, con declinación tanto en el número de especies en los

fragmentos remanentes (Murcia^a1995) como en la diversidad (Margules et al. 1994, Simberloff 1988).

En general se ha sugerido que las poblaciones en ecosistemas fragmentados son susceptibles a la extinción por efectos asociados con el pequeño tamaño de los hábitats remanentes, el alto grado de aislamiento de poblaciones vecinas y el incremento del efecto de borde (Simberloff 1988)

Sobre el componente biótico se incluyen varios efectos, una generalidad puede resumirse así: para especies generalistas el tamaño del fragmento no parece ser un factor determinante del tamaño de la población. Para especies del interior los efectos sobre la declinación del tamaño de población son mayores a los esperados por la sola pérdida de hábitat, esto en parte debido a la razón núcleo - tamaño del fragmento, mientras que las especies del borde pueden ver incrementadas sus poblaciones en el período subsiguiente a la fragmentación. Los patrones de remoción de vegetación son importantes toda vez que si se remueven pequeños fragmentos la pérdida de hábitat, por si sola, puede tener grandes efectos sobre las especies de borde que sobre las del interior. Por otro lado si lo que se remueve son los grandes fragmentos la pérdida de hábitat puede ejercer grandes efectos sobre las especies del interior del fragmento. Finalmente en un paisaje fragmentado las especies migratorias pueden sufrir menos, en cuanto a declinación de poblaciones, que las residentes (Bender et al. 1998).

Cambios en la composición y abundancia de especies (Lombart et al. 1997, Bierregaard et al 1992), como el caso de mariposas (Lovejoy 1986), abejas, donde las tasas de visitación declinaron en todos los bosques aislados (Powel y Powel 1987), escarabajos, donde se encontró que distancias de 100 m afectaron el desplazamiento (Klein 1989), en este grupo se reportó que la densidad de poblaciones, en 15 de las 22 especies estudiadas, se vio

significativamente afectada por la fragmentación del bosque, siendo especialmente bajas cerca al borde o en fragmentos muy pequeños (Didham et al 1998). Sin embargo en los mismos fragmentos estudiados por Powel y Powel (1987) no se encontraron evidencias de disminución en la abundancia de abejas al compararlos con bosque continuo (Becker et al. 1991). También se ha reportado que en bosques aprovechados y fragmentados no se han encontrado evidencias de disminución de recursos florales y en la composición de abejas (Rincón et al. 1999), al igual que en la composición en especies de mariposas (Willot et al. 2000).

En aves se ha demostrado que raramente éstas cruzan un claro para llegar a un fragmento desde un bosque continuo (Bierregaard y Lovejoy 1988)

En mamíferos hay reportes que en algunos casos muestran un efecto significativo sobre el tamaño de población, reclutamiento y tasas de emigración (Diffendorfer et al 1995) o efectos no significativos (Johannesen y Ims 1996).

La fragmentación también está asociada con cambios en la estructura genética de ciertas poblaciones, por ejemplo de aves, y en el decrecimiento de ciertas especies vegetales (Stouffer y Bierregaard 1995, Bender et al. 1998). La pérdida de especies se incrementa abruptamente con el decrecimiento del área fragmentada, en especies de invertebrados (Didham et al 1998).

Los dos efectos primarios de la fragmentación son: 1) la alteración microclimática dentro y alrededor del fragmento y 2) el aislamiento de cada fragmento de otros parches en el paisaje circundante. Debido a esto se presentan una serie de consecuencias para la biota: a) reducción en el área total de hábitat disponible y b) el hábitat es fragmentado en remanentes que estas aislados en diferente grado (Saunders et al. 1991).

Efectos sobre el componente físico incluyen cambios cuantitativos en los ciclos de nutrientes, debido a incrementos en la temperatura del suelo y alteraciones en el número y actividad de microorganismos (Klein 1989).

Siendo más específicos sobre los dos efectos primarios, microclima y aislamiento, Saunders et al (1991) presentan una especial revisión. Los cambios en el microclima se relacionan con diferencias marcadas del balance energético en comparación con áreas continuas de vegetación nativa, esto debido a la remoción y reemplazo de las especies, lo que altera la arquitectura del bosque y la fenología. Se presenta un incremento en la radiación que llega a la superficie, cambiando el albedo. La temperatura se ve aumentada en el borde con respecto al interior de manera significativa (Kapos 1989).

El efecto más obvio de la fragmentación del paisaje es el incremento a la exposición al viento, especialmente cerca de los bordes (Saunders et al 1991), lo que resulta en daños a la vegetación, aumento en la tasa de mortalidad de árboles y aumento de los claros en el dosel del bosque (Laurance et al 1997, Laurance 1991).

Como resultado de la fragmentación se modifican los regímenes locales de agua, debido a la alteración de varios componentes del ciclo hidrológico (Saunders et al 1991), especialmente las tasas de interceptación del agua de lluvia y la evapotranspiración.

En cuanto a la biota los efectos principales se relacionan con la reducción en el área habitable, con incrementos de la fauna superviviente en los fragmentos y el aislamiento, que se presenta en una variedad o grados de aislamiento. Se espera que una proporción de especies se extinga localmente y que el fragmento aumente en especies invasoras. Sin embargo existe evidencia de

que en la fragmentación de grandes poblaciones en subpoblaciones puede conducir a reducir el riesgo de este tipo de extinciones (Saunders et al 1991).

En plantas los cambios que se esperan se produzcan debido a la fragmentación se manifiestan en la mortalidad diferencial, el crecimiento de individuos establecidos y el reclutamiento diferencial de plántulas (Bierregaard et al. 1992).

Las plantas reaccionan rápida y dramáticamente a la fragmentación (Bierregaard y Dale 1996), reportándose efectos adversos en el reclutamiento, en la germinación, en la mortalidad de semillas de las especies arbóreas situadas cerca del borde. La fragmentación, que incluye hábitats boscosos, puede también resultar en pérdida de variación genética por causa de la extinción de poblaciones localmente adaptadas, por la reducción del flujo genético (Ackerly et al. 1990) y por el tamaño efectivo de la población (Hall et al. 1996).

Los efectos de la reducción y aislamiento pueden actuar indirectamente sobre las interacciones interespecíficas que afectan directamente los eventos de reproducción de las plantas como: polinización, fructificación, producción, dispersión y germinación de semillas (Murcia 1996). Se han reportado cambios relacionados con la supervivencia de plántulas y una reducción en la producción de semillas en los bordes del fragmento (Jules 1998). Se afirma que la destrucción y fragmentación de los bosques incrementa la vulnerabilidad de las comunidades de árboles a los disturbios, aunque poco se conoce de cómo las alteraciones ambientales producidas por la fragmentación afectan a la comunidad de plántulas en las fases de bosque maduro (Benitez-Malvido 1998).

Las plántulas son probablemente el más importante potencial regenerativo que poseen las especies de árboles de larga vida, o de las especies llamadas tolerantes de sombra o no pioneras (Whitmore 1989) y este "nicho regenerativo"

es además la fuente que podría promover la coexistencia de muchas especies de árboles de todos los gremios en los bosques tropicales. La fragmentación y el efecto de borde consecuente pueden alterar condiciones ambientales que son críticas para la regeneración, como la intensidad de luz, la calidad de luz, el nivel de competencia de raíces, pulsos de nutrientes, la textura del suelo y la evasión de depredadores y patógenos (Benitez-Malvido 1998, Laurance et al. 1998, Bierregaard et al. 1992, Clark y Clark 1992, Augspurger 1983). Se encontraron evidencias de que la densidad de plántulas disminuye únicamente cuando se compararon fragmentos de 1 ha con bosque continuo (Benitez-Malvido 1998).

Por otro lado en bosques recién fragmentados los efectos de borde parecen ser la mayor causa de cambio en las comunidades de plantas. Aunque dentro de la dinámica alterada por la fragmentación, la mortalidad de árboles y los daños no varían significativamente con la edad del fragmento, sugiriendo que estos efectos no son meramente a corto plazo, sino que es un proceso recurrente (Laurance et al. 1998).

Así por ejemplo en los bosques lluviosos los cambios radicales del clima externo son amortiguados por la cobertura del dosel, pero esta capacidad amortiguadora se deteriora rápidamente cerca del borde del bosque, en bosques fragmentados. Los efectos sobre la comunidad se centran sobre las plantas sensibles a la desecación quienes aumentan su tasa de mortalidad (Laurance et al. 1998).

A nivel de comunidad Laurance et al (1998) condujeron un estudio que es especialmente interesante por el tiempo que permaneció la investigación (6 años), y el amplio número de parcelas utilizadas (66 parcelas de 1 ha). La tasa de mortalidad, daños en las plantas y la tasa de recambio disminuyen a medida que se profundiza en el interior del fragmento, en los primeros 60 m los efectos

son severos y van moderándose paulatinamente, los efectos de borde son fuertes hasta 100 m dentro del bosque luego estos se hacen difícilmente detectables. Igualmente hay una mayor mortalidad, daños y recambio en fragmentos de 1 ha y de 100 ha y fueron mas moderados en fragmentos de 10 ha.

Los efectos de la fragmentación sobre la dinámica del bosque son irregulares debido a la distribución de claros generados por la caída de los árboles, estos efectos parecen ser, desde el punto de vista estadístico, poco significativos en relación con la edad del fragmento, pero existe una tendencia a que la tasa de mortalidad y de daño, disminuyen con los años. La tasa de recambio, por el contrario, muestra un incremento con la edad del fragmento. Por el contrario la tasa de mortalidad, daño y recambio se ven significativamente alterados por el área del fragmento y por la proximidad al borde del fragmento.

Finalmente la fragmentación no solo se ha conducido en fragmentos surgidos de fuerzas fuera del control de los investigadores, sino que una parte de los resultados en este campo se han obtenido de fragmentos formados deliberadamente para la investigación. En 15 experimentos de fragmentación, los resultados tuvieron una considerable falta de consistencia entre los grupos estudiados y entre los experimentos (Bebinski y Holt 2000). Las dos hipótesis más frecuentemente probadas fueron que la riqueza y abundancia de especies se incrementa con el área, sin embargo los resultados son muy variados. Una de las hipótesis probadas con más consistencia fue el hecho de que los corredores entre fragmentos incrementó la riqueza de estos y aumentó, para muchas especies, la frecuencia de movimientos entre los parches (Bebinski y Holt 2000).

2.4 Historia natural de *Virola koschnyi*

La especie *Virola koschnyi* está presente en América Central, distribuyéndose en Costa Rica en la zona norte. Es una especie del dosel superior del bosque húmedo tropical y muy húmedo de bajura. El rango altitudinal se extiende de los 10 a los 1200 msnm. La especie se encuentra en la parte baja de las faldas de las colinas y en las orillas de ríos y quebradas, crece muy bien en suelos aluviales o arenosos. Alcanza de 30 a 40 m de altura y 1,0 a 1,5 m de diámetro. Tiene fuste recto, cilíndrico, con lenticelas blancas alargadas, evidentes en la base del fuste. Las gambas son medianamente desarrolladas, la corteza externa es pardo rojiza, y la corteza interna es blanca-rojiza, sin estípulas. Es un árbol con ramificación verticilada a gran altura. Las hojas son simples alternas, pubescentes, con nervios secundarios muy juntos y evidentes, savia rojiza abundante.

Floración y Fructificación

La floración se presenta en los meses de agosto a diciembre en la zona norte. La época de producción de semillas es variable. En Sarapiquí se ha recolectado semilla entre enero y mayo (González 1991). La frecuencia de fructificación es de dos cosechas por año. Sin embargo dos de los árboles que se encontraron bajo evaluación de fructificación comenzaron a producir frutos en febrero y estos solo maduraron y comenzaron a caer al suelo en julio. Las flores son unisexuales, actinomorfas, agrupadas en racimos o panículas cortas, pubescentes y deciduas, miden de 4 a 5 mm de largo.

Descripción de fruto y semilla

El fruto es una cápsula con una semilla. El fruto maduro de color café dorado. Es carnoso, bivalvo, elipsoide y dehiscente, de 22 a 30 mm de diámetro y 30 a 35 mm de longitud. La semilla es de forma ovalada con estrías de color café a

negro. La semilla es grande con un arilo rojo. Tiene dos cotiledones de color claro. La cubierta seminal, embrión rudimentario, los cotiledones haustoriales y la formación de peciolos cotidelonares se combinan para que el proceso de germinación sea muy lento (Flores 1992).

Se ha informado de una cantidad de 122 frutos por kilo y de 325 semillas por kilo. El número de semillas por kilo puede ser de 590 a un contenido de humedad del 28% (González 1991). El tamaño de la semilla no es uniforme y afecta el vigor de la plántula (González 1993). La semilla es recalcitrante y cuando poseen menos del 30% de humedad pierden su poder germinativo.

2.5 Historia natural de *Simarouba amara*

Es conocida con el nombre común de aceituno. Se extiende a lo largo de América Central, Panamá y Suramérica, desde Belice hasta el norte de Venezuela, Guyana, Trinidad y Tobago, Las Antillas, Perú y la Amazonía, creciendo en esta última hasta altitudes de 600 m. En suelos fértiles o moderadamente fértiles (Salazar y Pérez 1997). Es heliófita común en bosques secundarios (Colan 1995). El árbol alcanza hasta 35 m de altura y 50 cm de diámetro, su fuste es recto, cilíndrico y libre de gambas; la copa es de forma irregular, la corteza es lisa de color blanco con lenticelas grisáceas y sabor amargo. Las hojas son compuestas, alternas imparipinadas, glabras de 10 a 30 o más foliolos.

Floración y fructificación

Se observa floración desde febrero hasta abril (Colan 1995), Salazar y Pérez (1997) reportan floración entre enero y marzo. Las flores son panículas terminales de color verde pálido, acampanuladas con 5 pétalos, de 7 mm de ancho con 9 estambres. La fructificación se da de abril a junio (Colan 1995),

mientras que Salazar y Pérez (1997) reportan fructificación entre diciembre y marzo.

Descripción de fruto y semilla

Los frutos son drupas oblongas u ovals (Holdridge y Poveda 1975) de aproximadamente 17 mm de largo, comienzan a madurar entre abril y julio, adquiriendo un color morado o negro púrpura; el exocarpo y mesocarpo son suaves. Se reportan hasta 2700 frutos por kilogramo (Colan 1995).

3. METODOLOGIA

3.1 Descripción del área y selección de la muestra

Se llamara fragmento a cualquier parche o remanente de vegetación nativa (bosque primario) alrededor del cual mucha o toda la vegetación original ha sido removida (Saunders et al. 1987 citado por Saunders et al. 1991).

Las condiciones de fragmentación de la zona norte han conformado un paisaje de bloques de bosque en que las especies se encuentran distribuidas. Algunos de estos bloques o fragmentos se encuentran manejados por la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) y en ellos se han realizado inventarios. Son estos inventarios la fuente primaria de información sobre las especies en estudio y los que se usaron en la selección de los fragmentos.

El proyecto se llevó a cabo en el nor-este de Costa Rica, Cantón de Sarapiquí, específicamente en fragmentos de bosque primario intervenido, manejados por la FUNDECOR, bajo criterios de sostenibilidad. Los fragmentos utilizados, en el caso de *Simarouba amara*, fueron dos, denominados el uno fragmento N° 10 (517 ha) y el otro fragmento N° 14(300 ha) (ver mapa 1), para la especie *Virola koschnyi* se utilizaron los fragmentos N° 10 y N° 7 (ver mapa 1).

Como bosque continuo se utilizó el ubicado en la Estación Biológica La Selva. La Estación esta localizada en la confluencia de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo en el Cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia (10° 26' n, 83° 59' W). La reserva tiene 1536 ha, cerca del 55% son bosques primarios, 7% bosques primarios con tala selectiva, 11% de bosque secundario joven, 18% de pasturas jóvenes en sucesión y 8% en plantaciones de cacao abandonadas. La precipitación media anual es de 3912 mm; la máxima precipitación mensual ocurre en junio (500 mm) y la mínima en marzo (150 mm). La temperatura

media anual es de 24°C y la zona se clasifica como bosque húmedo tropical (Holdridge et al. 1971).

Universos

Inicialmente se evaluaron tres posibles escenarios:

- Fragmentos con las dos especies de interés
- Fragmentos con una sola de las especies de interés
- Fragmentos con presencia escasa de cada una de las especies de interés (como condición extrema)

De ésta evaluación resultó un universo conformado por fragmentos conteniendo las dos especies en parcelas permanentes, de los que se seleccionaron dos fragmentos que contuvieron la especie *Virola koschnyi* y dos fragmentos que presentaron la especie *Simarouba amara*. La selección de los fragmentos estuvo, además, condicionada por los siguientes factores:

- El fragmento debió estar aislado por una matriz de formas de usos de la tierra diferentes a bosque. Es decir, la matriz que rodeara al fragmento debía permitir claramente definir el fragmento y diferenciarlo en arreglo espacial del paisaje en la zona de estudio (ver mapa 1).
- Las condiciones de accesibilidad a los fragmentos
- La presencia de individuos en floración

Con base en el inventario de especies por fincas y del diámetro a la altura del pecho (DAP), lo que nos permite estimar si el árbol es adulto o juvenil, se produjo una primera selección de los fragmentos.

3.2 Muestreo

3.2.1 Muestreo para bosques fragmentados

Se muestrearon todas las fincas con parcelas que tenían inventariadas las especies *Simarouba amara* y *Virola koschnyi* (Cuadro 1). En los fragmentos de bosques manejados, seleccionados de la base de datos de FUNDECOR, se censaron todos los árboles de *Simarouba amara*. Se revisaron un total de 17 parcelas, distribuidas en 12 parcelas permanentes de 3000 m² (3.6 ha) y 5 parcelas de 50 m² (0.025 ha). Los censos muestran, en parcelas, un total de 13 árboles macho, 10 árboles a los que no fue posible determinar el sexo (indeterminados) y 3 árboles hembras de *Simarouba amara*.

Adicionalmente se seleccionaron sitios al azar, en cada fragmento, completando un total de 55 árboles en los que se comprobó si presentaban floración; en caso positivo se determinó el sexo.

Para *Virola koschnyi* se revisaron fincas que presentaban características de bosque fragmentado encontrándose que dentro de parcelas existieron 3 árboles macho y 15 árboles a los que no fue posible determinar el sexo, debido a que no presentaron floración. Por otra parte dentro de las parcelas no se encontraron hembras floreciendo o fructificando. Fuera de parcelas, en sitios seleccionados aleatoriamente en las fincas, se encontraron 6 árboles hembra, 6 árboles macho y 1 árbol al que no fue posible determinarle el sexo.

Se revisaron un total de 10 parcelas (3.0 ha) en 3 diferentes fincas y se ubicaron 31 árboles, incluyendo a los que estuvieron fuera de parcela (Cuadro 1).

Cuadro 1. Area de bosque en las fincas bajo estudio

Tipo de bosque	N° finca	Area bosque (ha)
Primario intervenido	7	117
Primario intervenido	10	344.2
Primario intervenido	14	137.3

Tomado de Planes de Manejo FUNDECOR

3.3.2 Muestreo para bosque continuo

Para el caso del bosque continuo (Estación Biológica La Selva), se utilizaron los inventarios (102 árboles de *Simarouba amara*) proporcionados por los investigadores David Clark y Deborah Clark. Aunque se trató de aplicar un muestreo aleatorio simple, seleccionando los árboles de *Simarouba amara* al azar, sin reemplazamiento, finalmente se decidió no utilizar todos los árboles listados pues solo el 29.4% de los árboles había sido sexado como hembra entre los años 1991 a 1997. De estos últimos el 63.3% (19 árboles) habían sido sexados como hembras en más de un año. Esto redujo el universo muestral a solo este 63.3%, de los que se seleccionó, aleatoriamente, un total de 11 árboles. Sin embargo de estos últimos solo 3 árboles se encontraron en floración. De manera que se seleccionaron, sobre el mapa de la Estación Biológica, tres sectores o sitios al azar (ver mapa 2) para completar un total de 11 árboles. Uno de ellos resultó ser una plantación de cacao abandonada hacia 30 años. Otro sitio permitió ubicar 6 árboles hembra de los 11 necesarios y en un sector ubicado en la zona oriental de la estación se seleccionaron los otros dos árboles.

Para el caso de *Virola koschnyi* se seleccionaron aleatoriamente sectores o senderos de la estación biológica y se procedió a ubicar árboles en ellos, así se seleccionaron 10 árboles hembra.

El tamaño de flor se utilizó como criterio de carácter sexual primario toda vez que este parece no estar fuertemente relacionado con el tamaño del árbol (Bullock y Bawa 1981). Adicionalmente varias especies dióicas muestran flores estaminadas más pequeñas que las pistiladas (Bawa y Opler 1975, Ackerly et al. 1990). Los árboles que no presentaron flores se clasificaron como indeterminados. La identificación de los árboles hembra no enfrentó problemas, en *Simarouba amara*, pues la morfología floral y la estructura de las inflorescencias es bien diferenciada (foto F1). Es posible observar los ovarios de las flores hembras, agrupados en dos pares por flor. Para el caso de *Virola koschnyi* no fue posible observar la floración, en algunos casos, ya que los árboles se encontraban en diferentes estados de avance de la fructificación (foto 2), de manera que la identificación de las hembras se hizo en base a la presencia de frutos tanto en el árbol como en el suelo.

Para la estimación del número de frutos, éstos se colectaron en ocho trampas (0.8 m x 0.9 m) de 0.72 m² colocadas en transectos radiales originados en el árbol. Las trampas consistieron en cuadros de madera que sostenían una malla o cedazo, que a su vez se soportaba por cuatro estacas de madera que alzaron la trampa a 1.30 m del nivel del suelo, con el fin de evitar problemas de pérdida de frutos o semillas por depredadores. Cada trampa se marcó con una placa metálica que contenía un número consecutivo de trampa y un número que identificaba el cuadrante donde estaba ubicada. El área total de trampas por árbol fue de 5.76 m².

Se estableció un círculo cuyo radio estuvo determinado por el borde de la copa. Las trampas se colocaron al azar en los cuatro cuadrantes imaginarios del círculo usando una tabla de número aleatorios y seleccionando la posición sobre una cuadrícula del cuadrante(ver figura 1). Para estimar la producción de frutos que caen bajo la copa en cada árbol se aplicaron las siguientes fórmulas y procedimientos:

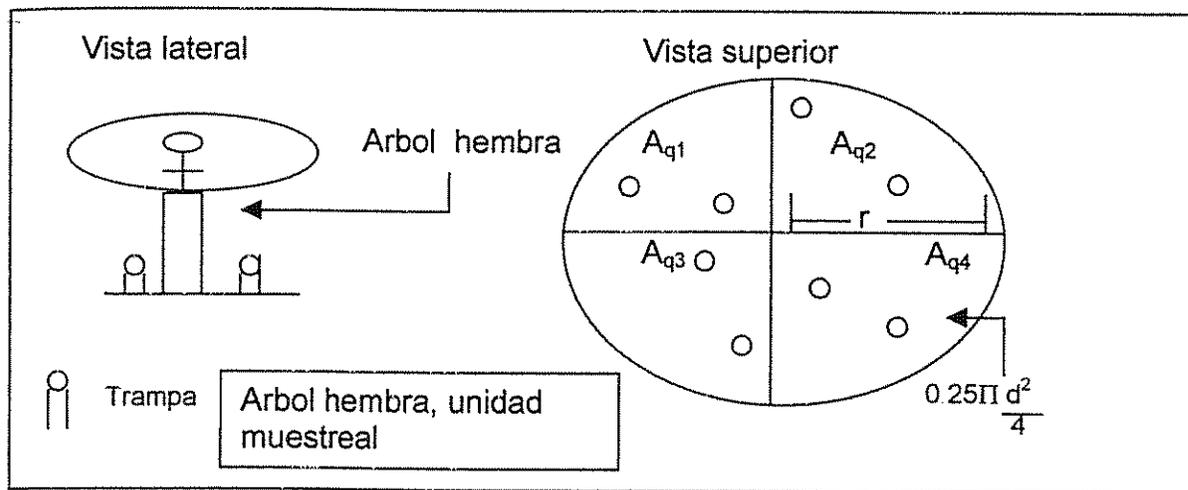


Figura 1. Muestreo de frutos, colocando trampas bajo la cobertura de copa

Calculo del número de frutos:

$$1) \quad A_{q1} + A_{q2} + A_{q3} + A_{q4} = \frac{\pi d^2}{4} \quad (\text{Area total bajo copa})$$

donde

A_{q1} = área q_1

A_{q2} = área q_2

A_{q3} = área q_3

A_{q4} = área q_4

$\pi = 3.1416$

d = diámetro

$$2) \quad A_q = 0.25 \pi \left(\frac{d^2}{4} \right) \quad (\text{área de cuadrante})$$

donde A_q = área cuadrante q

0.25 = constante

d = diámetro

$$3) \quad YA_{q1} = N^{\circ} \text{ frutos en trampas} * A_{q1}$$

$$YA_{q1} = N^{\circ} \text{ frutos en trampas} * 0.25 \left(\frac{\pi d^2}{4} \right)$$

donde YA_{q1} = producción de frutos en el cuadrante

$$4) \quad YA_{q1} + YA_{q2} + YA_{q3} + YA_{q4} = \sum_{i=q1}^{q4} \left(N^{\circ} \text{ frutos en trampas} * 0.25 \frac{\pi d^2}{4} \right)$$

donde $\sum \left(N^{\circ} \text{ frutos en trampas} * 0.25 \frac{\pi d^2}{4} \right)$ producción total de frutos en cada cuadrante

La producción de frutos por individuo se examinó por un análisis de covarianza (Modelo 1), incorporando el diámetro a la altura del pecho (dap) como una covariable (Nason 1997, Chapman et al. 1991, Nason comunicación personal). Se utilizó el procedimiento estadístico proc GLM (SAS) y para análisis adicionales los software Statistix y Estadistical.

$$\text{Modelo 1} \quad Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta (\phi) + E_{ip}$$

donde

- μ media
- T tratamientos (tipos de bosque)
- β coeficiente de regresión
- ϕ diámetro de árbol hembra
- E error

En la evaluación de la producción de frutos de las especies se incluyeron tres posibles casos:

- Cáscaras completas (dos vainas), teniendo en cuenta la predación de semillas en la copa de los árboles.
- Semillas con o sin arilo (*Virola koschnyi*)
- Cáscaras separadas, en cuyo caso siempre se buscó formar un par, si no se encontraba se omitía en el conteo.

El esfuerzo de muestreo y las áreas efectivas muestreadas variaron por especie, además del área cubierta por las trampas, que dependió de la forma de copa de cada árbol individual (tabla3).

Cuadro 2. Resumen del muestreo de producción de frutos en las especies *Simarouba amara* y *Virola koschnyi*

Especie	Tiempo estudio (meses)	Area estudio (hectáreas)	Intervalos de conteo (semanas)	N° trampas	Tamaño de trampa (m ²)	Total de muestreo (m ²)	Promedio del % de área muestreada
Muestreo en bosques fragmentados manejados							
<i>Simarouba amara</i>	5	600	1	80	0.72	57.6	19.16
<i>Virola koschnyi</i>	7	363	1	56	0.72	40.32	9.71
Muestreo en bosque continuo							
<i>Simarouba amara</i>	5	1537	1	88	0.72	63.36	12.34
<i>Virola koschnyi</i>	7	1537	1	80	0.72	57.6	5.79

Las trampas para el muestreo de frutos, en *Simarouba amara*, se colocaron cuando los árboles estaban aun en época de florecimiento. De manera que el muestreo abarcó todo el tiempo de producción de frutos. Los tiempos de muestreo abarcaron desde el mismo momento de la caída de frutos hasta el momento de terminación definitiva de la caída. Para determinar la terminación del muestreo se utilizó como criterio el que durante tres semanas consecutivas no se encontrara ningún fruto en las trampas. De los diez árboles muestreados, en bosques fragmentados, cinco tuvieron un seguimiento de nueve semanas,

dos de siete semanas y los tres restantes tuvieron menos de seis semanas de muestreo. Para los once árboles muestreados en bosques continuos, cuatro fueron evaluados durante 10 semanas, dos árboles durante ocho semanas, tres durante siete semanas y solo un árbol se muestreo durante seis semanas.

En los fragmentos que estuvieron bajo estudio para la producción de frutos también se evaluó la densidad de plántulas al nivel de brinzales y latizales. Para ello se trazaron cuatro transectos lineales (50 m x 4 m) por árbol. Cada transecto se trazó siguiendo los rumbos 0°Norte, 90°Este, 180°Sur y 270°Oeste, desde el tronco del árbol (esquema 3).

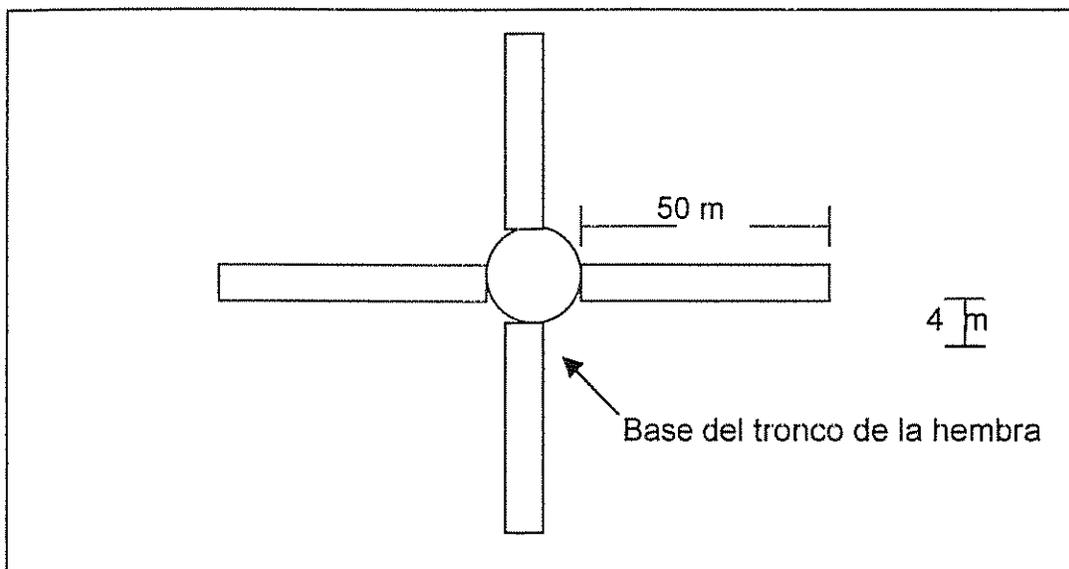


Figura 2. Diagrama de transectos para muestreo de regeneración

Por otro lado se utilizó el universo conformado por los fragmentos mencionados en las tablas 1 y 2 para evaluar la razón de sexos, con base en la morfología floral y/o presencia de frutos. También se evaluó la razón de sexos en bosque continuo, para ello se contó con el inventario de árboles de dos parcelas permanentes, en bosque primario, de investigación de la estación Biológica La Selva y que están bajo estudio por Diana Lieberman y Milton Lieberman. Se identificó cada uno de los árboles de las especies *Virola koschnyi* y *Simarouba*

amara y se determinó el sexo. Para ello se determinó si existían flores o en su defecto frutos. También se revisó el suelo en busca de cáscaras que dieran indicios de anteriores fructificaciones.

Los muestreos de frutos se hicieron una vez semanalmente y en los mismos se recogieron semillas para realizar pruebas de germinación bajo condiciones controladas. Debido a la alta depredación de semillas de *Virola koschnyi*, tanto en la copa de los árboles como en el suelo, las semillas recogidas para dichas pruebas se ajustaron a los siguientes criterios:

- Se consideraron semillas sanas y viables aquellas que presentaban el arilo unido a la testa.
- También se utilizaron semillas que no presentaban signos de haber sido atacadas por curculiónidos (*Conotrachelus sp. Nov.*)

Para las pruebas de germinación, las semillas fueron recogidas en campo, utilizando solo semillas que presentaran arilo si éstas estaban en el suelo, como criterio de semilla recién caída, también se recolectaron las semillas que caían dentro de las trampas, para posteriormente ser transportadas al laboratorio de semillas del CATIE. El tiempo entre la recolección y la siembra no fue mayor de 3 días en todos los casos. Para las dos especies se montaron tres ensayos, en tres diferentes semanas, con dos repeticiones de 20 semillas cada uno por árbol.

Las semillas se transportaron en bolsas de papel abiertas y conteniendo aserrín húmedo. Las bolsas se marcaron con placas metálicas. En las placas de identificación se anotaba el número identificador del árbol, el número de semillas y la fecha de recolección. Para el caso de *Simarouba amara*, la recolección de semillas no presentó dificultades, excepto para dos árboles en la Estación La Selva donde el número de semillas producidas fue insuficiente para

los tres ensayos programados. Las semillas de *Simarouba amara* se sembraron previa remoción de la cubierta carnosa, para esto las semillas se colocaron en un cedazo y con la ayuda de agua se retiró la cáscara madura y las de *Virola koschnyi*, se sembraron luego de la remoción manual del arilo.

Como sustrato para la germinación se utilizó arena esterilizada en autoclave. Las semillas provenientes de fragmentos y bosque continuo se colocaron a germinar simultáneamente, en cajas plásticas transparentes y provistas de tapas herméticas, y distribuidas aleatoriamente. Siempre que el número de semillas recogidas lo permitiera en cada caja se colocaron un total de 20 semillas. Las cajas con semillas se colocaron dentro de una cámara con temperatura de 30° centígrados y luz blanca las 24 horas del día.

Se midió el número de semillas que germinaban, considerando a ésta como la emergencia de cualquier parte de una plántula desde la semilla, fruto o superficie del suelo (Garwood 1983). Debido al número variable y a veces escaso de semillas producidas o que era posible recoger por árbol no se aplicó la metodología sugerida por la International Seed Testing Association (1976) de tomar ocho muestras de 100 semillas por cada especie (Colan 1995, Salazar y Pérez 1997). Las evaluaciones se realizaron cada día de por medio.

La alta depredación de semillas en la copa de los árboles, lo que resultaba en la caída de cáscaras sin semillas, y la alta depredación de frutos en el suelo, debido principalmente a mamíferos como el saíno (*Tayassu tajacu*) limitó fuertemente la disponibilidad de semillas para los respectivos ensayos.

3.3 Análisis de los datos

Para el análisis de los datos, tanto para producción, germinación y densidad de brinzales y latizales, se probó la normalidad con una prueba de Wilks-Shapiro

(Cuadro 63) y se comprobó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Bartlett (Cuadro 62 y 63).

Para los análisis de la relación entre producción de frutos y la distancia al coespecífico macho más cercano en los dos tipos de bosque y en las dos especies se utilizó la prueba de correlación de Pearson. También se hicieron análisis del efecto puro, sobre la producción de frutos, de las variables diámetro y distancia al coespecífico macho más cercano. Posteriormente se realizaron ANCOVAS, covariable diámetro, de la producción de frutos y se generaron los respectivos modelos de regresión, para determinar la forma y grado de relación entre las variables significativas.

Para el análisis de los datos de germinación se realizaron ANOVAS y pruebas de independencia Chi-cuadrado para cada uno de los tres ensayos y para la prueba en general. Se consideraron tres repeticiones separadas temporalmente, tanto para *Simarouba amara* como *Virola koschnyi*. Los ensayos se hicieron en diferentes tiempos, considerándose entonces un análisis de varianza para parcelas divididas.

Para el análisis estadístico de los datos de regeneración de las dos especies, provenientes de bosques fragmentados manejados y bosque continuo, se procedió primero a comprobar la normalidad de los datos del muestreo con una prueba Wilk-Shapiro y también se aplicó la prueba de Bartlett para homogeneidad de varianzas.

En los datos de densidad de brinzales y latizales, se comprobó una tendencia a la no-normalidad por tanto se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal -- Wallis.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Muestreo y selección de árboles

Como en muchas investigaciones relacionadas con hábitats fragmentados se enfrentaron una serie de hechos ineludibles y que eventualmente afectan los resultados. Aunque Debinski y Holt (2000), mencionan las dificultades de manipular paisajes (crear fragmentos deliberadamente), también es cierto que cuando se trabaja en fragmentos generados por presiones antrópicas y cuya estructura y distribución espacial no fueron planeadas se enfrentan problemas de muestreo. Uno de los más comunes es la dificultad de contar con adecuadas replicaciones de los parches o fragmentos de bosque, pues se está investigando sobre fragmentos que no han sido creados deliberadamente o fragmentos experimentales. En este tipo de estudios de fragmentación los investigadores no pueden controlar atributos como tamaño del fragmento, grado de replicación y posición en el paisaje, precisamente por que no se han tenido influencias en el avance de la frontera agrícola o en los procesos de tala sin planificación, conducidos por otros (Debinski y Holt 2000).

Al realizar los muestreos en fragmentos de bosque, actualmente bajo planes de manejo forestal, que fueron sometidos a intervenciones anteriores a la implementación de dichos planes, se encontró un efecto no esperado, más si se tiene en cuenta que los bosques han estado sometidos a manejo desde hace 15 años, antes de lo cual no hay registros sobre el tipo de aprovechamiento que se llevó a cabo. Es decir a la muy baja densidad de individuos hembra de las dos especies, en las parcelas de investigación de FUNDECOR. Es probable que los fragmentos hayan sido sometidos a una tala selectiva, previa al manejo forestal que dejó muy pocos individuos de las especies de interés en esta investigación. Es también notorio, aunque no inesperado debido a los diámetros de corta, que se hayan encontrado pocos individuos de diámetros mayores,

situación observada principalmente en *Virola koschnyi*, lo que redujo el tamaño de muestra, pues éste dependió del número de individuos en edad reproductiva que se encontraran en las parcelas. Las hembras tienden a ser más frecuentes en las clases diamétricas mayores (Thomas y LaFrankie 1993) que son precisamente las más llamativas al momento de la tala.

Además de lo anterior es claro que la razón de sexos en especies dióicas se aleja de la relación 1:1, generando una mayor proporción de machos que de hembras (Bullock y Bawa 1981, Opler y Bawa 1978, Thomas y LaFrankie 1993), lo que también puede colaborar al escaso número de hembras encontradas en parcelas.

Para *Simarouba amara* las hembras se encontraron en cercanías a los bordes de los fragmentos, lo cual era de esperarse en una especie heliófita, que se establece bien en zonas recién perturbadas y con buena iluminación, altamente demandante de luz, y con preferencias de micrositios en claros o en regeneración activa (Clark y Clark 1992). Tanto en bosque fragmentado como en bosque continuo tendieron a presentarse agrupadas, lo cual puede ser debido a la utilización diferencial de recursos que hace que las hembras tengan preferencias por determinados hábitats (Freeman et al 1976) y a las ventajas que provee el dioicismo en la división de labores entre sexos (Charnov et al 1976), a su vez puede estar relacionado con el hecho de los costos e inversiones que deben enfrentar las hembras en la producción de frutos y semillas que las obligaría a disponer de determinadas ventajas en cuanto a recursos disponibles.

4.2 Producción de frutos

Cuando se habla de producción de frutos en especies dióicas son varios los factores que influyen sobre la calidad y cantidad de esta producción. En primer lugar hay que referirse a los síndromes, en segundo lugar a la serie de

características que parecen compartir las especies dióicas y en tercer lugar a las relaciones que las especies dóicas tienen con su medio abiótico y biótico.

Por que es importante mencionar estas generalizaciones en cuanto a las especies dióicas y sus flores, en primer lugar por que están directamente relacionadas con la biología de la polinización y consecuentemente con la producción de frutos y semillas.

La fertilización cruzada crea, como es obvio, una total dependencia de los polinizadores y de las distancias que estos pueden recorrer entre machos y hembras. En el caso de las especies estudiadas se encontró que la producción de frutos y su relación con la distancia al coespecífico del sexo opuesto más cercano no es significativa en los dos tipos de bosque analizados.

4.2.1 Producción de frutos de *Simarouba amara* y distancia al coespecífico macho más cercano

La producción de frutos de árboles muestreados se comporto de diferente forma, en relación a la distancia al coespecífico de sexo opuesto más cercano (realizando el análisis de la variable simple), según el tipo de bosque en el que se encuentren. Se comprobó que no existió una correlación significativa ($P_r = -0.363$ $p < 0.272$ $n=11$) entre la producción de frutos de *Simarouba amara* y la distancia al coespecífico macho más cercano, para el caso de bosques continuos (figura 4). Una proporción de estos árboles (3 árboles) con diámetros mayores a 60.0 cm estuvo ubicada a distancias < 50 m del coespecífico macho más cercano. Los árboles (8 árboles) de diámetros < 60 cm, se distribuyeron en distancias entre los 12 m y los 150 m.

Para el caso de bosques fragmentados la correlación es positiva pero no es estadísticamente significativa ($P_r = 0.128$ $p < 0.723$ $n= 10$). Existieron árboles,

entre los 80 m – 200 m, que produjeron mayor cantidad de frutos que árboles ubicados a distancias <70 m, estos tuvieron mayores diámetros que arboles cercanos ($d < 50$ m) al coespecífico macho. En distancias ($d > 250$ m) superiores se encontraron árboles donde la producción fue baja (figura 4).

En bosques continuos la producción correlacionada, negativamente, con la distancia estuvo de acuerdo con la idea de que los polinizadores, los pequeños insectos, no tienen éxito al enfrentarse a distancias mayores de 100 m, al menos en bosques continuos, sin embargo en bosques fragmentados se presentó una mayor producción en arboles que estaban alejados del macho en más de 150 m, pero la prueba de Pearson comprobó que esta relación no es significativa. Es de anotar que los árboles con diámetros mayores (>60 cm) fueron los que se ubicaron a menores distancias del macho. En fragmentos hubo necesidad de recorrer mayores distancias para encontrar el coespecífico macho y además las hembras produjeron menos frutos, pero de nuevo esta condición no fue estadísticamente diferente a lo encontrado en bosque continuo. En todo caso siempre se encontraron árboles macho dentro de los fragmentos y a distancias ($\bar{y} = 172$ m) de las hembras no muy diferentes de las reportadas para otras especies dióicas en bosques tropicales (Ackerly 1990).

La producción de frutos en bosque continuo fue mayor, que en bosque fragmentado, en distancias menores a 100 m. En distancias entre 100 y 150 la producción de frutos no presentó diferencias. Por otro lado la producción fue mayor para bosques fragmentados en distancias mayores a 150 m y menores a 250 m (figura 5).

Para bosques fragmentados se encontró que los machos se distribuyeron entre un rango de 15 m y 300 m, mientras que para bosque continuo la distancia mínima fue de 12 m y la máxima de 150 m. Las distancias a las que el

coespecífico macho más cercano se encontraba (Cuadro 16) de la hembra son mayores en bosques fragmentados ($\bar{y}= 172$) que en bosques continuos ($\bar{y}= 65$).

En todos los casos siempre se encontraron machos en los fragmentos a distancias menores de 300 m, con lo cual las hembras tenían asegurada una fuente de polen ubicada en el mismo fragmento. Esto además se ajusta a la evidencia indirecta, proveniente de las altas tasas de cruzamiento en especies de árboles de bajas densidades (e.g. *Bertholettia excelsa*), de que los polinizadores pueden dispersar a grandes distancias entre árboles florecidos. La distancia tampoco restringe la polinización en varias otras especies de árboles de bosques tropicales (Stacey et al. 1996, Hamrick y Muranski 1990 citados por Nason et al. 1997) polinizadas por pequeñas abejas y las cuales pueden desplazarse a distancias mayores de 300 m o 350 m.

El modelo de regresión múltiple, considerando las variables distancia y diámetro, para *Simarouba amara*, mostró que el diámetro es una variable significativa $F_{1,17} p < 0.0001$ y la distancia, no $F_{1,17} p < 0.85$.

$$Y = -65.25 + 208.68 (\phi) + 0.78 (d) \text{ para } \textit{Simarouba amara}$$

$$(R^2 = 0.58)$$

donde

- y = producción de frutos
- ϕ = dap
- d = distancia al macho más cercano
- n = 11

4.2.2 Producción de frutos de *Virola koschnyi* y distancia al coespecífico macho más cercano

Para *Virola koschnyi* resultó que en bosques fragmentados no existió correlación ($P_r = -0.689$ $p < 0.129$ $n = 6$) entre la producción de frutos y la distancia al coespecífico macho más cercano. Se observa una tendencia a una correlación negativa (figura 12 y 13), donde existió una menor producción conforme la hembra se encuentra más alejada del macho. Lo que podría sugerir que la distancia tiene un efecto en la producción de frutos, de manera que puede ser relevante para la producción de frutos la distancia que existe al donador de polen. La correlación no fue significativa ($P_r = -0.289$ $p < 0.416$ $n = 10$) en bosque continuo.

En ambos tipos de bosque se encontraron árboles hembras de diámetros mayores en una variedad de distancias diferentes con respecto al coespecífico del sexo opuesto más cercano (Figura 13), aunque en bosque continuo se encontraron árboles adultos de diámetros mayores con respecto a bosque fragmentado (Figura 14).

Para bosques fragmentados los machos se ubicaron en un rango de distancias que abarcan desde 50 m hasta 200 m. A excepción de un solo árbol, los demás árboles muestreados se apegaron a la tendencia de producir menos cuanto más alejado se encontraba el coespecífico del sexo opuesto.

Para bosque continuo las distancias estuvieron entre 40 m y 200 m mostrando una semejanza con las distancias observadas en bosques fragmentados. La distancia promedio entre hembras y machos son mayores en fragmentos ($\bar{y} = 117$) que en bosque continuo ($\bar{y} = 105$).

El hecho de que la distancia no este correlacionada con la producción y no contribuya a explicarla coincide con lo sugerido por O'Malley et al. (1988) en el sentido de que la dispersión de polen, en una especie de árbol, (*Pithecellobium pedicellare*) colonizadora de claros y con densidades de 2 individuos maduros por hectárea, no esta restringida a las distancias entre árboles. También cabe pensar que *Virola koschnyi* tiene densidades muy bajas¹ (0.11 ind. ha⁻¹) en otros bosques fragmentados y aprovechados de la zona norte en donde además no se encontraron evidencias de declinaciones de polinizadores ni de recursos florales (Rincón et al. 1999), lo que hace suponer que la especie puede recibir polen de polinizadores presentes en estos fragmentos aun a bajas densidades.

Se ha demostrado que en bosque continuo existe una alta tasa de fertilización cruzada incluso a bajas densidades, dando evidencia de que el movimiento de polen puede hacerse a grandes distancias. La homogeneidad genética y las altas tasas de flujo de genes entre poblaciones (Nason y Hamrick 1997), unida a la prevalencia de la fertilización cruzada en árboles tropicales (Bawa 1987) es un indicio de que las especies rutinariamente pueden dispersar su polen a distancias desde pocos metros hasta cientos, lo que en ocasiones es comparable a las distancias que separaran a los fragmentos de bosque o a los árboles dentro de fragmentos.

El modelo de regresión múltiple para *Virola koschnyi*, considerando las variables distancia y diámetro, mostró que el diámetro es una variable significativa, $F_{1,12} p < 0.001$, y la distancia es en este caso no significativa $F_{1,12} p < 0.60$.

¹ Datos provenientes de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN), CATIE. Datos sin publicar

$$Y = -478.79 + 16.21 (\phi) - 1.41 (d) \text{ para } \textit{Virola koschnyi}$$

$$(R^2 = 0.21)$$

donde y = producción de frutos
 ϕ = dap
 d = distancia al macho más cercano
 n = 6

Finalmente no hay evidencias de que la producción de frutos, en las dos especies, esté ligada significativamente a la distancia al coespecífico macho más cercano. Esto sugiere que, en este caso particular, la fragmentación no es una barrera a la polinización, toda vez que en ambos tipos de bosque se están produciendo cantidades semejantes de frutos. Es decir hay árboles a distancias suficientes para ser polinizadas.

4.2.3 Producción de frutos y diámetro de las hembras

En bosque continuo las dos especies mostraron diferencias en la correlación entre diámetro y producción de frutos. Para *Simarouba amara* (figura 3) existió una altamente significativa correlación positiva, en ambos tipos de bosque, entre diámetro y producción, ($P_r = 0.838$ $p < 0.001$ bosque continuo, $P_r = 0.804$ $p < 0.005$ bosque fragmentado), presentandose los mayores diámetros de hembras en bosque continuo (figura 6). Para el caso de *Virola koschnyi* (figura 11) no se encontró ninguna correlación ($P_r = 0.21$ $p < 0.68$ entre el diámetro de la hembra y la producción de frutos en árboles ubicados en bosque fragmentado. Contrariamente en bosque continuo existió una correlación positiva altamente significativa ($P_r = 0.80$ $p < 0.005$) entre el diámetro de la hembra y la producción de frutos.

Por su parte en el muestreo de la producción de frutos en árboles de *Virola koschnyi* se enfrentó el hecho de que varios árboles ya habían comenzado efectivamente su producción de frutos, de manera que las trampas se colocaron asumiendo que de hecho se tendría un subestimado de la producción total.

Los árboles de *Virola koschnyi*, en general, tuvieron tiempos más prolongados de fructificación en bosques continuos (Figura 14), que en ningún caso fue menor a seis semanas, mientras que en bosques fragmentados la producción de frutos se extendió hasta únicamente nueve semanas en algunos árboles y hasta 16 y 23 semanas en dos individuos. Los árboles de *Simarouba amara* tuvieron tiempos de fructificación de máximo nueve semanas, en bosque fragmentado (Figura 6), mientras en bosque continuo la fructificación se prolongo hasta por once semanas (Figura 7).

4.2.3.1 Producción de frutos de *Simarouba amara* y diámetro de las hembras

Tal como se presenta frecuentemente en varias especies de árboles (Bullock y Bawa 1981), para la especie *Simarouba amara*, se comprobó la correlación positiva entre el diámetro y la producción de frutos.

Se demostró que el diámetro está fuertemente correlacionado con la producción de frutos, tanto en bosque continuo ($p < 0.001$) como en bosque fragmentado ($p < 0.001$). Siendo un buen método para estimar la producción de frutos (Chapman et al. 1992).

Al combinar la distancia al coespecífico de sexo opuesto con el diámetro, en un modelo de regresión múltiple, el efecto de tratamientos fue fuertemente reducido a niveles no significativos por la covariable diámetro en los dos tipos de bosque. Y es aquí donde se probó que no existió diferencia significativa en la

producción de frutos entre los dos tipos de bosque ($p < 0.86$), aunque existió una tendencia, a que se produjeran más frutos en bosque continuo que en bosque fragmentado. Esto se debió al diámetro de los árboles, que es un reflejo de la edad de los mismos. El modelo ($p < 0.006$) de regresión múltiple explicó hasta un 65% de la producción de frutos en función de la distancia y el diámetro, pero siempre manteniendo una mayor significancia para la variable diámetro.

Es probable que la ubicación de los árboles de *Simarouba amara* en los fragmentos, específicamente en los bordes, hubiera favorecido a polinizadores provenientes de la matriz (Aizen y Feisinger 1994) o bien el flujo de polen se hace entre individuos espaciados por apreciables distancias (Nason y Hamrick 1997).

También la observación de hembras agrupadas, pudo responder al hecho observado en especies dióicas, de una mayor densidad de hembras en las clases diamétricas mayores, a la mortalidad diferencial y a la distribución espacial determinada por el factor de inversión energética en procesos reproductivos. Esto es las hembras pueden verse limitadas a ocupar ciertos microhábitats debido a los costos energéticos de la reproducción. Mientras los machos son más versátiles ya que dedican mas energía al crecimiento vegetativo (Bawa y Opler 1975).

Según el análisis de covarianza existen diferencias significativas en la producción de frutos de *Simarouba amara*, entre los dos tipos de bosque, $F_{1,18} = 4.59$ $p < 0.046$. Sin embargo al observar la prueba tipo III (Cuadro 3) se comprobó que el ajuste de las medias, debido a la covariable diámetro ($F_{1,18} = 23.15$ $p < 0.0001$), conllevó a aceptar que no existen diferencias estadísticamente significativas en la producción entre los dos tipos de bosque ($F_{1,18} = 0.08$ $p < 0.777$).

Al comprobar que la covariable diámetro afecta significativamente la producción de frutos en los tipos de bosque, se obtuvieron los modelos de regresión (ajustados por la covariable diámetro $p < 0.0012$ y con $p < 0.01$ para el intercepto) para los efectos de los tratamientos en bosque continuo. Igualmente se obtuvieron modelos ajustados por la covariable diámetro ($p < 0.005$ y con $p < 0.05$ para el intercepto) para los efectos de los tratamientos en bosque fragmentado.

Bosque continuo

$$P = a + \beta(\phi)$$

donde

ϕ = diámetro

P= producción de frutos

$$\text{Producción} = -93940 + 2685.26 * \text{diámetro hembra}$$

El modelo de regresión explicó la producción de frutos en función del diámetro en un 67.1%.

Bosque fragmentado

$$P = a + \beta(\phi)$$

donde

ϕ = diámetro

P= producción de frutos

$$\text{Producción} = -13817 + 598.75 * \text{diámetro hembra}$$

El modelo de regresión explicó la producción de frutos en función del diámetro en un 60.25%.

La producción en bosque continuo tuvo un mínimo de 531 frutos y un máximo de 188128 frutos. Los once árboles muestreados tuvieron una media de producción de $\bar{y} = 33\ 927$ frutos.

Para los árboles ubicados en bosques fragmentados la producción semanal tuvo un mínimo de 322 frutos y un máximo de 32589 frutos. La producción para los diez árboles tuvo una media de $\bar{y} = 7978$ frutos.

Gráficamente (figura 7) es posible apreciar que los árboles del fragmento de bosque más alejado de la Estación Biológica La Selva, que son además los de mayor área, tuvieron una producción de frutos mayor que aquellos ubicados en el bosque fragmentado más cercano de la estación Biológica. En el fragmento más cercano se ubicó el árbol con mayor producción de todos los muestreados, también fue el de mayor diámetro, 61.2 cm (figura 8).

4.2.3.2 Producción de frutos de *Virola koschnyi* y diámetro de las hembras

Para el caso de *Virola koschnyi* no se encontró ninguna correlación, como en otras especies dióicas (Mack 1997), entre el diámetro de la hembra y la producción de frutos en árboles ubicados en bosque fragmentado.

Contrariamente en bosque continuo existió una correlación positiva altamente significativa entre el diámetro de la hembra y la producción de frutos, pero la distancia al coespecífico de sexo opuesto no ejerce ninguna influencia en dicha producción.

En bosque continuo se observaron árboles ubicados a distancias mayores a 100 m, que a pesar de su tamaño ($d_{ap} > 60$ cm) producían menos frutos que otros de igual o mayor tamaño, pero ubicados a cortas distancias (< 50 m) del

macho más cercano, lo que podría sugerir que, además, la distancia tiene un efecto en la producción de frutos, sin embargo no existió evidencia estadística que soportara este resultado.

Si este fuera el caso la producción de frutos entonces podría depender más de los polinizadores que del tamaño de la hembra. *Virola koschnyi* es un árbol de dosel que se encuentra en el gremio de las especies tolerantes a la sombra y que en nuestro caso se encontró siempre en el interior del bosque, lo que puede suponer que si los polinizadores, en este caso particular, fueron afectados, la producción de frutos debió disminuir. Aunque esta fue una tendencia no se tuvieron evidencias estadísticamente significativas. Por otro lado al ser una especie con preferencia por sitios de buena cobertura boscosa, en el caso de fragmentos, esto sería en el interior del bosque, donde los efectos de borde son atenuados por su distancia al mismo, lo que nos llevaría a pensar que los polinizadores pueden estar sufriendo menos en estas condiciones.

El hecho de tener individuos portadores de semillas en bajas densidades es una condición presente en muchas especies dióicas (Janzen 1971) por lo que los polinizadores pudieron evolucionar concomitantemente en el sentido de adaptarse a las distancias a recorrer para encontrar flores pistiladas, debido a esto es probable que las distancias entre sexos no muestren efectos sobre la producción de frutos.

Se encontró que la producción de frutos de *Virola koschnyi* no es estadísticamente diferente en bosques fragmentados y bosque continuo, $F_{1,13} = 1.75$ $p < 0.208$.

Los árboles muestreados en bosque continuo presentaron una producción mínima de 260 frutos y un máximo de 7709 frutos. Para bosques fragmentados se presentaron un mínimo de producción de frutos de 289 frutos y

un máximo de 5015 frutos. La producción de frutos en bosque continuo fue de $\bar{y} = 3143$ frutos y para bosques fragmentados $\bar{y} = 2814$ frutos.

Para *Virola koschnyi* solo se generó el modelo de regresión para bosque continuo, teniendo en cuenta que solo en este tipo de bosque se encontró correlación entre diámetro y producción de frutos:

$$P = a + \beta(\phi)$$

donde

ϕ = diámetro

P= producción de frutos

$$\text{Producción} = -18258 + 306.81 * \text{diámetro hembra}$$

El modelo de regresión explicó la producción de frutos en función del diámetro en un 59.68%.

4.3 Germinación

Al realizar las pruebas de germinación se esperó encontrar diferencias en los porcentajes de germinación y con una probabilidad de encontrar efectos sobre las semillas que afectaran la germinación, especialmente, en semillas provenientes de árboles ubicados en bosques fragmentados. Lo anterior debido al posible efecto que las densidades distribución de árboles hembra pudieran tener en el parentesco con árboles macho cercanos. Los datos de germinación se comportaron de manera normal, según la prueba de Wilk-Shapiro, tanto para *Simarouba amara* ($W= 0.93$) como para *Virola koschnyi* ($W= 0.89$).

4.3.1 Germinación de *Simarouba amara*

Se realizaron tres ensayos o replicas separadas temporalmente por una semana. Las medias para bosque continuo son mayores en los ensayos N° 1 y N° 2 y menores para bosque fragmentado. El ensayo N° 3 mostró un comportamiento diferente siendo la media del porcentaje de germinación mayor en bosque fragmentado que para bosque continuo (Cuadro 27).

La prueba de hipótesis F demuestra que no hay diferencias significativas ($F_{1,20} = 0.28$ $P < 0.605$) entre tipos de bosque, viendo cada ensayo como una parcela en el tiempo. Aunque existió una tendencia a que en el primer (primera semana) y tercer (tercera semana) ensayos se mostrara menos germinación que en el ensayo de la segunda semana.

Los ensayos muestran diferencias en los porcentajes de germinación, con un porcentaje mayor en bosque continuo, que en bosque fragmentado (figura 20), en los ensayos 1 y 2, sin embargo las diferencias (tablas S1.1 y S1.3) entre bosque continuo y fragmentos no alcanzan a ser significativas ($F_{1,19} = 0.19$ $p < 0.663$ para el 1° ensayo; $F_{1,19} = 0.41$ $p < 0.527$ para el 2° ensayo). El tercer ensayo presentó mayores porcentajes de germinación en bosques fragmentados pero las diferencias (Cuadro 22) con la germinación de semillas provenientes de bosque continuo tampoco son estadísticamente significativas ($F_{1,19} = 0.14$ $p < 0.712$)

Prueba chi-cuadrado para semillas germinadas vs. no germinadas por tipo de bosque.

Al comparar los dos tipos de bosque, la tabla de contingencia muestra que la mayor proporción (54.7%) de semillas germinadas se encuentra en bosque continuo. La proporción de no germinadas también es mayor dentro de bosque

continuo (50.3%) en comparación con el número de no germinadas dentro de bosque fragmentado (49.6%). Por otro lado el porcentaje de semillas no germinadas dentro de cada bosque es alto siendo de 76.5% para bosque continuo y 79.57% bosque fragmentado.

La prueba chi-cuadrado (χ^2) da como resultado que es necesario aceptar la no asociación entre los tipos de bosque y la germinación de semillas ($\chi^2 = 1.567$ $p = 1.198$ $gl = 1$).

4.3.2 Germinación de *Virola koschnyi*

Para cada uno de las tres repeticiones se trató en lo posible de conservar el mismo número de semillas, sin embargo por tres razones esto no fue posible: a) los altos niveles de depredación de semillas en las copas de los árboles, por aves frugívoras como *Ramphastos swainsonii*, *Ramphastos sulfuratus* (obs. personal) y en el suelo por mamíferos como *Tayassu tajacu* (obs. personal) b) el área efectiva de copa cubierta por las trampas colocadas bajo el árbol. Esta tuvo valores entre 2.8% al 12.4% para un total de 16 árboles muestreados y c) la fenología de los árboles posee dos épocas de floración, una que va de noviembre y marzo y una segunda entre mayo y finales de agosto. Por ello una parte de la producción de 12 árboles ya había comenzado al momento de poner las trampas.

Los tres ensayos o replicas se realizaron separadas temporalmente por varios días (8 a 12 días). Las medias de porcentajes de germinación para bosque continuo son mayores en los tres ensayos y menores para bosques fragmentados (Cuadro 39). Fue el ensayo N° 3 quien mostró la media del porcentaje de germinación mayor de los tres ensayos (Cuadro 39).

En el análisis de varianza, para parcelas divididas, la prueba de hipótesis F demuestra que no hay diferencias significativas entre tipos de bosque ($F_{1,13} = 0.34$ $p < 0.570$).

Los ensayos muestran diferencias en los porcentajes de germinación entre tipos de bosque (Figura 21), sin embargo las diferencias entre bosque continuo y fragmentos no alcanzan a ser significativas (Cuadro 34,35 y 36) en ninguno de los ensayos ($F_{1,10} = 0.00$ $p < 0.98$ para el 1° ensayo; $F_{1,9} = 0.60$ $p < 0.45$ y $F_{1,7} = 1.37$ $p < 0.27$ para el 3° ensayo). El tercer ensayo mostró un mayor porcentaje de germinación en semillas provenientes de bosques continuos (80%), comparado con el porcentaje en bosques fragmentados de (69.6%). A pesar de estas diferencias entre los tipos de bosque, estadísticamente, tampoco hay diferencias ($F_{1,7} = 1.37$ $p < 0.27$).

En general, podemos decir que existe una tendencia a que la germinación bajo condiciones controladas sea mayor en semillas provenientes de bosques continuos, pero en las tres repeticiones o ensayos esta diferencia en la germinación no es estadísticamente significativa (figura 22).

Prueba Chi-cuadrado para semillas germinadas vs. no germinadas por tipo de bosque.

Se aplicó una prueba chi - cuadrado general (Cuadro 47) con un $n = 593$ semillas. Los porcentajes en columnas mostraron que el número de semillas germinadas fue alto, tanto dentro de bosque continuo (66.6%) como para bosques fragmentados (61.5%). De la misma manera los porcentajes en filas indicaron que el número de semillas provenientes de bosque continuo germinaron en mayor número (54.5%) que las semillas provenientes de bosques fragmentados (45.4%).

En general se puede decir que hay una tendencia a que las semillas provenientes de bosque continuo germinen en mayor número que aquellas que provenían de árboles ubicados en fragmentos de bosque, sin embargo esta diferencia no es estadísticamente significativa ($\chi^2 = 1.675$ $p = 0.196$ $gl=1$).

Para las dos especies los coeficientes de variación, semejantes en los tres ensayos, mostraron que la variabilidad entre ensayos debido a fuentes como manipulación, diferencias de tiempo, etc. fueron mínimas. Esto probablemente se debió a que se mantuvieron constantes las condiciones de temperatura y luminosidad y que además el transporte se rigió a un protocolo destinado a mantener la viabilidad de estas semillas recalcitrantes.

Los porcentajes de germinación pueden haberse visto afectados negativamente por las condiciones microambientales donde se manejaron las semillas (León 1955, Moreno-Casasola 1976, Vásquez-Yanes y Orozco- Segovia 1987 en González 1991), siendo crítico el contenido de humedad que estas semillas recalcitrantes requieren para su viabilidad. La fuente de la semilla, trampas o suelo, pudo afectar la germinación (González 1991), es decir no se tuvo control sobre la fuente de las semillas y sus efectos sobre la germinación bajo condiciones controladas. En especies dióicas una cantidad de frutos, especialmente al comienzo de la fructificación, son frutos abortados y no viables, además de que un gran número de flores son abortadas un día o dos después de la fertilización (Bawa et al. 1987).

De manera que la depredación y la posibilidad de frutos abortados pudieron combinarse para que en las trampas y en el suelo, dependiendo de la época, cayeran frutos cuyas semillas no son viables o no son las más vigorosas, es posible que las aves depreden frutos vigorosos, con grandes semillas y arilos, que le son más atractivos y nutritivos.

De aquí se desprende que todos estos factores pudieron influir en los mayores porcentajes de semillas no germinadas observadas en ambos tipos de bosque (83.2% bosque continuo y 86.7% bosque fragmentado). Aunque para evitar, en parte, el efecto de tiempo se realizaron muestreos en tres diferentes semanas.

En *Simarouba amara* se observó una tendencia a una mayor germinación de semillas provenientes de bosques continuos, pero esta no fue estadísticamente significativa, en comparación a las provenientes de bosques fragmentados.

En dos de tres ensayos los mayores porcentajes de germinación se dieron en semillas provenientes de bosque continuo, pero a pesar de esto en todos los ensayos se debió aceptar que no existió relación entre la germinación y los tipos de bosque. Además en todos los ensayos el número de semillas no germinadas, dentro de cada bosque, fue mayor que el de germinadas.

Consecuente con lo expresado por González (1991) los porcentajes de germinación, tanto de semillas provenientes de bosque continuo como fragmentado fueron altos. El porcentaje de semillas germinadas fue mayor que el de no germinadas en cada ensayo. A pesar de estas tendencias los análisis de la prueba chi-cuadrado no proporcionan evidencia de que haya asociación entre el tipo de bosque y la germinación. Es necesario recordar que en el caso de pruebas de germinación llevadas a cabo en la Estación Biológica La Selva con *Simarouba amara* y *Virola koschnyi* el autor aclara que algunas semillas se recogieron del suelo y otras fueron recolectadas en las copas.

La germinación se ha asociado con los tamaños de poblaciones remanentes en los fragmentos (Menges 1991), siendo el porcentaje de germinación directamente proporcional al tamaño de la población. Lo anterior puede estar relacionado con el hecho de que la producción de semillas depende de polinizadores, cuya variedad y estilo de vida, como las abejas, esta íntimamente

ligado a la riqueza y variedad de la vegetación que ellos polinizan (Aizen y Feisinger 1994). La disminución o extinción local de polinizadores consecuente con la fragmentación (Jennersten 1988) puede afectar la calidad genética de la polinización y reducir la producción de semillas viables (Menges 1991).

La tendencia a mayores porcentajes de germinación encontrados en bosque continuo probablemente tienen que ver con lo anterior, es decir se podrían tener más polinizadores en bosques continuos. Aunque por otra parte se ha propuesto que la pérdida de polinizadores, que sigue a la fragmentación (Cunningham 2000), puede ser compensada numéricamente por insectos exóticos, como el caso de las abejas en fragmentos pequeños (Aizen y Feisinger 1994).

La mayoría de los estudios de germinación se han llevado a cabo en campo (González 1991) y en ellos se ha propuesto que la fragmentación cambia la comunidad de animales y que esto afecta la tasa de depredación de estructuras reproductivas, como flores, frutos y semillas. Estos cambios también afectan a los polinizadores nativos afectando las tasas de visitación y la efectividad en la polinización. Pero bien podría presentarse que en la variedad de pequeños insectos que están implicados en la polinización de estas dos especies auto – incompatibles, los insectos exóticos pueden jugar un papel compensatorio y disminuir los efectos sobre la calidad y cantidad de semillas producidas en fragmentos.

4.4 Regeneración

Los niveles de regeneración estudiados fueron brinzales ($1.30 \text{ cm} < h < 30 \text{ cm}$) y latizales ($h^2 > 1.30 \text{ cm}$ $d^3 < 5 \text{ cm}$). En este estudio se consideró a las plántulas, brinzales y latizales, en dos tipos de bosque, un bosque continuo que es un

² Altura

³ Diámetro

bosque primario con una dinámica de claros muy alta (Lieberman et al. 1990) y bosques fragmentados con un manejo forestal sostenible y certificado⁴.

La selección de la distancia, 50 m, para el establecimiento de los transectos se realizó con base en experiencias con otras especies del género *Virola* en donde se observó que las aves llevan las semillas a distancias >45 m y que la sobrevivencia de las semillas está relacionada positivamente con esta distancia (Howe y Schupp 1985). Es importante, para *Virola koschnyi* como especie de larga vida y tolerante a la sombra y para *Simarouba amara* como especie pionera, recalcar que al menos en uno de los fragmentos hay evidencia de tala no planificada hace posiblemente 20 años (FUNDECOR), lo que creó especiales condiciones de perturbación y por tanto incide directamente en la aceleración de los procesos de reclutamiento y crecimiento (Chapman y Chapman 1997).

4.4.1 Regeneración en *Simarouba amara*

Normalidad y homogeneidad de varianzas

Para la especie *Simarouba amara* se muestrearon un total de 11 árboles en la Estación Biológica La Selva y 10 árboles en bosques fragmentados sometidos a manejo. De estos últimos 4 se encontraron en un fragmento de 300 ha y 6 en un fragmento de 400 ha. El muestreo de plántulas, brinzales y latizales, se realizó en un área de 800 m²/árbol. Se muestrearon en total de 0.88 ha en bosque continuo y de 0.80 ha en bosque fragmentado.

Para la densidad de brinzales se comprobó la no-normalidad, prueba mediante la prueba Wilk-Shapiro ($W= 0.70$). La prueba de homogeneidad de varianzas

⁴ Sello verde QUALIFOR. Société Generale de Surveillance

para brinzales por tipo de bosque concluyo en un rechazo de la hipótesis nula de igualdad de varianzas ($\chi^2= 25.21$ $p= 0.000$ $gl= 1$).

Para el caso de la densidad de latizales se estableció la ausencia de normalidad ($W= 0.45$). La prueba de homogeneidad de varianzas concluyó que estas no eran homogéneas ($\chi^2= 15.34$ $p= 0.0001$ $gl= 1$).

Debido a la falta de normalidad de las densidades de brinzales y latizales se decidió aplicar la prueba de Kruskal - Wallis. Para el caso de la densidad de brinzales la prueba concluyó que existieron diferencias significativas ($p= 0.02$) entre bosques fragmentados y bosque continuo. El análisis de comparación (Cuadro 50) de medias mostró que existieron diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) entre la densidad en bosque continuo y la de bosques fragmentados siendo mayor, la media de rangos, en este último caso. Los fragmentos mayores tenían, adicionalmente, la característica de estar a su vez fragmentados en dos parches o remanentes más pequeños, lo que hace suponer que se incrementó el efecto de borde.

Teniendo en cuenta que en los fragmentos los individuos hembra se encontraron al borde de caminos (9 individuos) o al borde de trochas de extracción (1 individuo) era de esperarse un efecto de borde (Benitez-Malvido 1998, Murcia 1995). En nuestro caso se encontraron diferencias significativas entre los tipos de bosque en la densidad de brinzales. Los efectos de borde incluyen una mayor apertura de claros, especialmente debido a la influencia del viento en la caída de árboles. También es cierto que es inadecuado caracterizar a los micrositios de los árboles juveniles en claros y no claros, pues una gran cantidad de luz proviene de los lados de la copas (Clark y Clark 1992). En este sentido podríamos pensar que la mayor densidad de brinzales encontrada en fragmentos ($\bar{y} = 64.1$ ind/ha) contra la encontrada en bosque continuo ($\bar{y} = 9.8$ ind/ha) está relacionada con el efecto de borde y el efecto de luminosidad, en

este caso mayor en fragmentos, en un ambiente perturbado y con árboles muy cerca del borde.

Al encontrarse cerca al borde es probable que la persistencia y el tamaño de los claros, debido a la caída de árboles, sea mayor que en un bosque continuo (Laurance et al 1998, Ferreira y Laurance 1997), además de que solo en claros pequeños y elongados es posible que la apertura se cierre antes, por efecto del crecimiento de ramas laterales (Clark y Clark 1987), de que los árboles juveniles alcancen el dosel. Esta situación de claros puede beneficiar la mayor densidad de brinzales en fragmentos que en bosque continuo para una especie altamente demandante de luz.

La especie *Simarouba amara* ha sido clasificada como altamente demandante de luz y como la mayoría de las especies pioneras exhibe, en estados sucesionales tempranos, una gran plasticidad a diferentes gradientes ambientales que en estados sucesionales tardíos o que las especies clímax (Osunkoya et al. 1993). El análisis de la densidad de latizales mostró que no hay razones estadísticas para pensar que existen diferencias ($p= 0.24$) entre las densidades en bosques fragmentados y bosque continuo (Cuadro 49). Para la densidad de latizales el análisis de varianza, indicó de igual manera, que no hubo diferencias estadísticamente significativas entre tipos de bosque ($F_{1,19} = 1.81$ $p < 0.19$).

Esto sugiere que las tasas de sobrevivencia de brinzales pueden decrecer con el tiempo, dejando, para el caso de fragmentos un limitado número de plántulas que pueden continuar su desarrollo. Es probable que en este caso el tiempo de la perturbación tenga influencia en la densidad de latizales, toda vez que en fragmentos maduros que han sido perturbados, son menos los efectos sobre la estructura y composición que en fragmentos en formación o recientemente formados (Alvarez-Buylla y García-Barrios 1991).

Esto es consecuente con el hecho de que gran parte del reclutamiento de plántulas de especies pioneras tropicales, que tienen semillas de corta duración en el suelo, provienen de la lluvia anual de semillas, lo que además es corroborado por lo encontrado por Gauriguata (1999) para *Simarouba amara*, en cuanto a la longevidad de las semillas.

Finalmente la densidad de brinzales fue mayor en fragmentos, pero no la de latizales, esto probablemente quiere decir que las tasas de reclutamiento de plántulas entre los dos tipos de bosque son diferentes, y que los requerimientos para brinzales están favoreciendo la densidad en bosques fragmentados, estos requerimientos tienen relación principalmente con la luminosidad. Es evidente que a pesar de que se debería esperar que los latizales tuvieran mayor densidad en fragmentos, toda vez que es una especie pionera, existen factores que determinan que no se presente de esta manera. Uno de ellos puede relacionarse con el hecho de que nos encontramos en dos fragmentos de tamaño entre 300 ha y 500 ha, que pueden mantener alguna cantidad de herbívoros que afecten la sobrevivencia de las plántulas y por ende la densidad. Igualmente el bosque control, de la Estación Biológica La Selva, es muy dinámico (Clark y Clark 1992) y en este sentido la frecuencia de claros que se forman es alta (Lieberman et al. 1990), estos claros se han propuesto como la condición para que muchos, sino la mayoría, de los árboles del dosel puedan regenerar (Clark y Clark 1987)

De manera que es probable ver disminuida la depredación de semillas y aumentada la herbívora, aunque para fragmentos pequeños se ha reportado un incremento de la depredación de semillas (Laurance 1994) y una disminución de la herbívora (por insectos y vertebrados) en comparación a bosque continuo (Benitez-Malvido 1995 en Benitez-Malvido 1998).

La figura 26 corroboró lo anterior, mostrando que la mediana en bosques fragmentados es mayor que la de bosques continuos y que la densidad en fragmentos manejados es estadísticamente diferente y mayor a la observada en bosque continuo. La variabilidad de los datos provenientes de bosques fragmentados es mayor que la de los provenientes de bosque continuo (Cuadros 50 y 51).

En conclusión, como se desprende de la figura 26, la densidad de brinzales fue mayor en bosques fragmentados que en bosque continuos, aunque se presenta una variabilidad mayor en los datos provenientes de estos últimos, la prueba de Kruskal – Wallis apoya el resultado de diferencias significativas entre los dos tipos de bosque.

Tanto para la densidad de brinzales (figura 27) como la de latizales (figura 28) existe una correlación positiva con el diámetro de la hembra.

4.4.2 Regeneración en *Virola koschnyi*

Normalidad y homogeneidad de varianzas

Para la especie *Virola koschnyi* se muestrearon un total de 10 árboles en la Estación Biológica La Selva y 6 árboles en bosques fragmentados sometidos a manejo. De estos últimos 4 se encontraron en un fragmento de 300 ha y 2 en un fragmento de 85 ha. El muestreo de brinzales y latizales, se realizó en un área de 800 m²/árbol. Para el bosque continuo se muestrearon un total de 0.80 ha y 0.48 ha para bosque fragmentado.

Los datos de densidad de brinzales mostraron un comportamiento alejado de la normalidad, prueba Wilks-Shapiro ($W= 0.7414$ $n= 16$). La prueba de Bartlett mostró que las varianzas de las densidades en ambos tipos de bosque son desiguales ($\chi^2= 12.88$ $p= 0.0003$ $gl= 1$). Para el caso de latizales estos

mostraron ausencia de normalidad, prueba Wilks-Shapiro ($W= 0.5165$ $n= 16$). La prueba de homogeneidad de varianzas condujo a rechazar la hipótesis nula ($\chi^2= 9.28$ $p= 0.0023$ $gl= 1$).

La prueba no paramétrica de Kruskal – Wallis (Cuadro 56) nos condujo a aceptar la hipótesis nula de que no hay diferencias ($p= 0.51$) en la densidad de brinzales en bosque continuo y la observada en bosques fragmentados. Tal como se aprecia en la figura 23, las medianas difieren, pero al mismo tiempo las densidades observadas en bosque continuo presentan una gran variabilidad. La situación anterior es inversa para las densidades observadas en bosques fragmentados, donde existió poca variabilidad.

Las densidades de latizales no son, estadísticamente, diferentes en bosque continuo y en bosques fragmentados (Cuadro 57), según se desprende de la prueba de Kruskal – Wallis ($p= 0.55$). La figura 23 muestra que las densidad de latizales fue baja para ambos tipos de bosque. Tanto para la densidad de brinzales (figura 24) como la de latizales (figura 25) existe una correlación positiva con el diámetro de la hembra

En conclusión, hay una tendencia a que la densidad de brinzales sea mayor que la de latizales en ambos tipos de bosque. También se observó que en el caso de brinzales la densidad en bosques continuos supera en cuatro veces la densidad en bosques fragmentados. Sin embargo debido al amplio rango de variabilidad presentada en las densidades de bosques continuos para ambos tipos de regeneración, estas tendencias no son estadísticamente significativas.

La falta de diferencias significativas en las densidades de brinzales, en *Virola koschnyi*, se puede atribuir al hecho de que los dispersores pueden tener gran movilidad entre fragmentos, como el caso de tucanes y tucanetas y a que estas pueden tener una abundancia y diversidad dependiente de la abundancia y

densidad de las fuentes alimenticias (Guindon 1996). Es verdad que la abundancia de frugívoros está correlacionada positivamente con el tamaño del fragmento (Guindon 1996), así que podríamos pensar que: a) existe un área suficiente para mantener ciertos frugívoros dentro de los fragmentos b) las aves se están moviendo entre fragmentos de manera que la dispersión de semillas es suficiente para conservar densidades semejantes de brinzales en comparación a las encontradas en bosque continuo.

Para el caso de *Virola koschnyi* es vital la distancia a la cual es dispersada la semilla, puesto que se ha demostrado en otras especies del mismo género, que la supervivencia de las semillas que caen directamente bajo la copa del árbol es casi nula, con tasas de mortalidad del 99.96%, principalmente debido al ataque de curculiónidos.

Se esperaba que en el bosque continuo, que además está bajo el régimen de área protegida, el papel de los dispersores fuera importante en determinar la dinámica de la regeneración y contribuyera a marcadas diferencias con los bosques fragmentados, sin embargo, no fue el caso. Aunque en bosque continuo se observaron densidades de brinzales de cuatro veces a las observadas en bosques fragmentados, no existieron diferencias significativas en brinzales y latizales. Pueden existir varias explicaciones, una es que la fauna de dispersores del fragmento es comparable a la del bosque continuo, lo cual contradice lo encontrado en experimentos de fragmentación (Laurance 1994, Debinski y Holt 2000). Otra posibilidad es que la mayoría de los árboles de la muestra (4 árboles) provenían del fragmento de bosque más cercano al bosque continuo y en el que al menos cualitativamente se observaron indicios de fauna de monos y tucanes. Por otro lado Chapman y Chapman (1997) encontraron que entre bosques talados y no talados no existían diferencias entre la densidad de plántulas, más aun, el número de plántulas que emerge de suelos perturbados (banco de semillas+llovizna de semillas) es mayor que las que

emergen en suelos inicialmente libres de semillas (es decir donde solo vienen de la lluvia de semillas).

Guillespi (1999) encontró que, para bosque seco, no existe correlación entre el área de fragmentos y el número de especies o individuos zoocóricos, lo que podría suponer que los frugívoros (aves, murciélagos y roedores) son capaces de dispersar semillas, cuyos frutos tengan un exocarpo carnoso, entre pequeños y grandes fragmentos de bosque.

Finalmente las barreras a la regeneración en fragmentos de bosques, esto es, dominancia de lianas y bejucos, falta de polinizadores y dispersores, excesiva depredación y condiciones microclimáticas desfavorables, que se reportan en fragmentos < 100 ha, parecen no estar funcionando en los fragmentos estudiados.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

5.1 Conclusiones

- La producción de frutos, en árboles de *Simarouba amara*, está correlacionada positivamente con el dap de la hembra tanto en bosque continuo como en bosque fragmentado.
- La producción de frutos, en *Virola koschnyi* también esta correlacionada positivamente con el dap, pero solo en el bosque continuo.
- La distancia al árbol coespecífico macho más cercano no tiene correlación con la producción de frutos. Aunque existe una tendencia a la correlación negativa y a una mayor producción de frutos a distancias < 100 m, no se obtuvo evidencia estadística.
- Para ninguna de las especies fue posible comprobar que existían diferencias en la producción de frutos entre bosque continuo y bosque fragmentado.
- No se encontraron diferencias en la producción de frutos entre hembras de *Virola koschnyi* ubicadas en fragmentos y en bosque continuo. Es probable, que esto se deba a dos factores: a) el encontrarse las hembras y los machos en el interior de los fragmentos (a distancias > 100 m del borde) b) El macho más cercano siempre estuvo a distancias < 300 m.
- En todos los casos los machos de las dos especies se encontraron a distancias < 300 m, lo que significa que los polinizadores no requieren recorrer grandes distancias dentro de los fragmentos para encontrar flores pistiladas.

- La viabilidad de las semillas se usó como indicador de la calidad de la polinización, encontrando que no existen diferencias estadísticas entre los porcentajes de germinación de semillas provenientes de bosque continuo y las que provienen de bosque fragmentado.
- De la misma manera la producción de frutos se usó como indicador de la cantidad de polinizaciones, o de efectividad de polinización, encontrando que no existen diferencias entre bosque fragmentado y bosque continuo.
- Tal como se esperaba la regeneración de *Simarouba amara*, respondió a las condiciones de claros y perturbación de los bordes de los fragmentos. Por tanto la densidad de brinzales fue significativamente mayor en fragmentos que en bosque continuo.
- En las dos especies existió una baja densidad de latizales, lo que probablemente indica la baja sobrevivencia de las plántulas en ambos tipos de bosque. Para *Simarouba amara* es probable que exista un aumento de herbivoría, por pequeños mamíferos, en los bordes y para *Virola koschnyi*, como otras tolerantes a la sombra, es probable que requiera alguna influencia de claros para mantenerse en el sotobosque. Sin embargo, como se ha reportado, es probable que sean precisamente estos juveniles los que estén destinados a ser árboles adultos.
- Las dos especies mostraron comportamientos disimiles en regeneración. *Simarouba amara* mostró mayor densidad de brinzales en fragmentos, mientras que *Virola koschnyi* tuvo una condición similar en bosque continuo.
- Igualmente la densidad de latizales fue mayor en fragmentos, para *Simarouba amara*, mientras fue mayor en bosque continuo para *Virola koschnyi*.

- Es claro que los fragmentos objeto de este estudio aun mantienen machos con capacidad de producir polen en suficiente calidad y cantidad para generar producción comparable a la de bosque continuo. Esto se deduce de las distancias que separan a los árboles de ambos sexos, a los porcentajes de germinación y la producción de frutos.
- En general se puede decir que en base a la regeneración, las distancias que separan a los coespecíficos mas cercanos a las hembras, la germinación de semillas y la producción de frutos, los fragmentos estudiados están ofreciendo una oportunidad de supervivencia a las especies dióicas. Es probable que con el manejo forestal se haya garantizado que los individuos adultos reproductivos mantuvieran características vitales para tal supervivencia.

5.2 Recomendaciones

- Las investigaciones, que como esta, están ligadas a la fenología y a la variabilidad inter e intraespecífica de las especies, requieren disponer de tiempos mayores para el muestreo que incluso abarquen periodos de fructificación en años diferentes, como en *Virola koschny*.
- Es claro que investigaciones de fragmentación enfrentan problemas de muestreo muy difíciles de superar. Para minimizarlos o superarlos se deben optar por mayores costos económicos, mayor inversión en equipo y mayor disponibilidad de tiempo.
- Sería deseable, en este caso específico, disponer de mayor número de replicas (fragmentos), y de fragmentos de bosque que no estén sometidos a planes de manejo como bosque comparativo. De esta manera se dispondría de una mejor visión del efecto del manejo en las variables a analizar.
- Es imperativo mantener este tipo de estudios y convertirlos en elementos para el monitoreo del manejo forestal. Pues mediante ellos se mantiene una evaluación permanente de los efectos de los tratamientos silviculturales sobre las especies dióicas. Especialmente en lo referentes a las densidades de hembras y machos y las distancias entre coespecíficos de sexo opuesto.
- Es imperativo que los bosques manejados levanten información de los sexos de árboles dióicos y mantengan un estricto control sobre las clases diamétricas y sobre la razón de sexos.

- Los manejadores de bosques podrían, como un primer paso, reunir información sobre el sexo de los árboles dióicos, su abundancia y distribución, información que sería recogida durante los inventarios forestales. Esto es indispensable si se tiene en cuenta que las especies dióicas representan el segundo grupo más numerosos de plantas en bosques tropicales.

Literatura citada

- Ackerly, D.D., Rankin de Merona J.M., Rodriguez, W.A. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology* 6:239-248
- Aizen, M.A., Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentina "chaco serrano". *Ecological Applications* 4(2): 378 – 392
- Allen-Wardell. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 378 - 392
- Alvarez-Buylla , R.E., García-Barríos, R. 1991. Seed and forest dynamics: A theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137(2): 133- 154
- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review Ecology Systematics* 11:15-39
- Bawa, K.S., O'Malley, D.M. 1987. Estudios genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35 (supl.1): 117 – 188
- Bawa, K.S., Opler, P.A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179
- Bawa, K.S., Opler, P.A. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution* 31: 64-68

- Bawa, K.S., Perry, D.R., Beach, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72: 331-345
- Becker, P., Mouse, J.S., Peralta, F.J. 1991. More about Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 23(4b): 586 - 591
- Bender, D.J., Contreras, T.A., Farihg, L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*. 79(2). p. 517-533
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2): 380 - 389
- Bierregaard, R.O., Dale, V.H. 1996. Islands in an ever-changing sea: The ecological and socioeconomic dynamics of Amazonian rainforest fragments. In *Forest patches in tropical landscapes*. Schelhas, J, Greenberg, R. Ed. Island Press. Washington D.C., p. 187-204.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Kapos, V., dos Santos, A.A., Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42(11): 859 - 866
- Buckley, D.P., O'Malley D.M., Apsit, V., Prance, G.T., Bawa, K.S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). *Theoretical Applied Genetics* 76: 923 - 928.
- Bullock, S.H., Bawa, K.S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) woodson (Caricaceae) in Costa Rican rain forest. *Ecology* 62(6): 1494-1504
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29(4): 396 - 412

- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Wingham, R., Hunt, K., Gebo, D., Gardner, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24(4): 527 - 531
- 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
- Colan, V.B. 1995. Ecología de frutos y semillas de seis especies maderables en un bosque húmedo tropical secundario de Costa Rica y posibilidades de conversión del rodal en fuente semillera. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE p. 81.
- Diffendorfer, J.E., Gaines, M.S. y Holt, R.S. 1995. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology* 76: 827 - 839
- Dooley, J.L., Bowers, M.A. 1998. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology*. 79(3), p. 969-980
- Ferreira, L., Laurance, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 7: 797-801
- Flores, S., Schemske, D.W. 1984. Dioecy and Monoecy in the flora of Puerto Rico and Virgin Islands: Ecological correlates. *Biotropica* 16(2): 132-139
- Freeman, C.D., Klikoff, G.L., Harper, T.K. 1976. Differential resource utilization by sexes of dioecious plants. *Science* 193: 597 - 599
- Givnish, T.J. 1980. Ecological constraints in the evolution of breeding system in seedplants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959 - 972

- González, E.J. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Biotropica* 39: 47 - 51
- Guariguata, M.R. 1999. Biología de semillas y plántulas de nueve especies arbóreas en bosques secundarios de bajura en Costa Rica. Implicaciones para el manejo forestal basado en la regeneración natural. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales N° 6. Informe técnico N° 309. CATIE
- Guindon, F.C. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. En *Forest patches in tropical landscapes*. Schelhas, J, Greenberg, R. Ed. Island Press. Washington D.C., p. 168-186
- Hall, P., Walker, S., Bawa, K. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology*. 10(3), p. 757-768
- Howe, H.F., Schupp, E.W. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66(3): 781 - 791
- Howe, H.F., Vande Kerckhove, G.A. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62(4): 1093 - 1106
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501 - 528
- Jennersten, O. 1988. Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359 - 366
- Johannsen, E., Ims, R.A. 1996. Modeling survival rates: habitat fragmentation and destruction in root vole experimental populations. *Ecology* 77: 1196 - 1209

- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: Trillium in old-growth forest. *Ecology* 79(5), p. 1645-1656
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173 – 185
- Klein, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715 – 1725
- Kress, W.J., Beach, J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. p. 161 – 182 en McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespdenheide, H.A., Hartshorn, S. (ed). *La Selva. Ecology and natural history of neotropical rain forest.*
- Lawton, R.O., Putz, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764 - 777
- Laurance, W.F. 1991. Edge effects in tropical forest managements: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57:205 – 219
- Laurance, W.F. 1994. Rainforests fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69: 23 - 32
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., De Merona, J.R., Laurance, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology* 79(6), p. 2032-2040
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Ferreira, L.V., De Merona, J.R., Gascon, C., Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117

- Levin, D.A. 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *American Naturalist* 190: 437 – 451
- Lieberman, D., Hartshorn, G.S, Lieberman, M., Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985 p. 509 – 521 en *Four Neotropical Rain Forests*, Gentry, A.H. (ed). Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA
- Lloyd, D.G. 1980. Benefits and handicaps of sexual reproduction. *Evolution Biology* 13: 69 – 111
- Lloyd, D.G., Bawa, K.S. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology* 17: 255-388
- Lombart, A.T., Cowling, R.M., Pressey, R.L., Mustard, P.J. 1997. Reserve selection in a species-rich and fragmented landscape on the Agulhas plain, South Africa. *Conservation Biology*. 11(5): 1101-1116
- Lord, J.M., Norton, D.A. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197 - 202
- Mack, A.L. 1997. Spatial distribution, fruit production and seed removal of a rare, dioecious canopy tree species (*Aglaia* aff. *Flavida* Merr. et Perr.) in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 13: 305 - 316
- Margules, C.R., Milkovits, G.A., Smith, G.T. 1994. Contrasting effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonius squama* and an amphipod. *Ecology* 75: 2033 – 2042
- Menges, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5(2): 158 - 164
- Murcia, C^a. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58 – 62

- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. En *Forest patches in tropical landscapes*. Schelhas, J, Greenberg, R. Ed. Island Press. Washington D.C. p. 19-36
- Nason, J.D., Hamrick, J.L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: Two cases studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264 – 276
- Nason, J.D., Aldrich, P.R., Hamrick, J.L. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En *Tropical Forest Remnants*. Laurance, W.F., Bierregaard, R.O. 1997. The University Chicago Press. P. 304 -320
- O'Malley D.M., Bawa, K.S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74(8): 1143 - 1149
- Opler, P.A., Bawa, K.S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32(4): 812-821
- Powel, A.H. y Powel G.V.N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176 – 179
- Ramírez, N., Brito, T. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany* 77: 1260-1271
- Reed, R.A., Barnard-Johnson, J., Baker, W.L. 1996. Fragmentation of a forested rocky mountain landscape, 1950 -- 1993. *Biological Conservation* 75: 267 -- 227
- Rincón, M., Roubik, D.W., Finegan, B., Delgado, D., Zamora, N. 1999. Understory bees and floral resources in logged and silvicultural treated Costa Rican rainforest plots. *Journal of Kansas Entomological Society* 72: 379 – 393

- Salazar, R., Pérez, L.D. 1997. Almacenamiento de las semillas de aceituno (*Simarouba amara*). Mejoramiento genético y semillas forestales. Revista Tropical Centroamericana N° 26.
- Sánchez-Azofeifa, G.A. 1996. Assessing land use/cover change in Costa Rica. Tesis de Doctorado. Universidad de Costa Rica, p. 181.
- Schelhas, J, Greenberg, R. 1996. Introduction: The value of forest patches. En Forest patches in tropical landscapes. Schelhas, J, Greenberg, R. Ed. Island Press. Washington D.C., p. xv-xxxvi.
- Simberloff, D.S. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Annual Review of Ecology and Systematics 19: 473 - 511
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in amazonian Brazil. Conservation Biology. 9(5), p. 1085-1094
- The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. 1998. Meffe, G.K. (ed.) Conservation Biology 12(1): 8 - 17
- Thomas, S.C., LaFrankie, J.V. 1993. Sex, size, and interayer variation in flowering among dioecious trees of the malayan rain forest. Ecology 74(5): 1529-1537
- Washitani, I. 1996. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. Conservation Biology 10: 59 - 64
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538

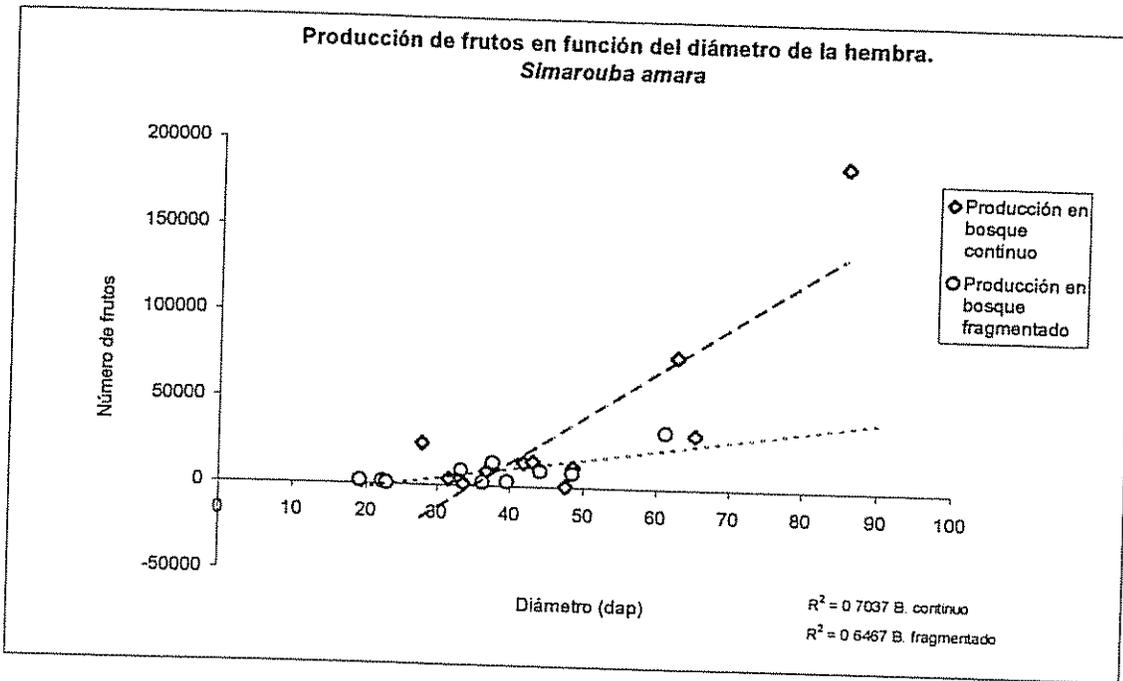


Figura 3. Producción de frutos en función del diámetro en dos tipos de bosque para árboles de *Simarouba amara*. La línea a rayas indica la tendencia en bosque continuo. La línea punteada indica la tendencia en bosque fragmentado

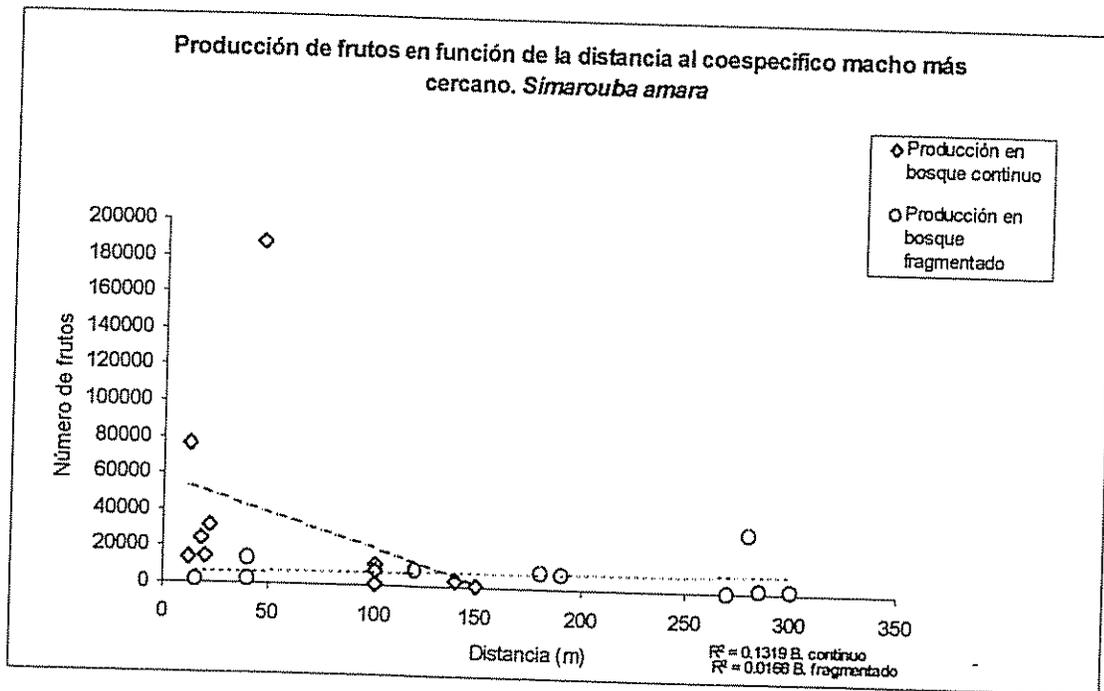


Figura 4. Producción de frutos en función del diámetro en dos tipos de bosque para árboles de *Simarouba amara*. La línea a rayas indica la tendencia en bosque continuo. La línea punteada indica la tendencia en bosque fragmentado

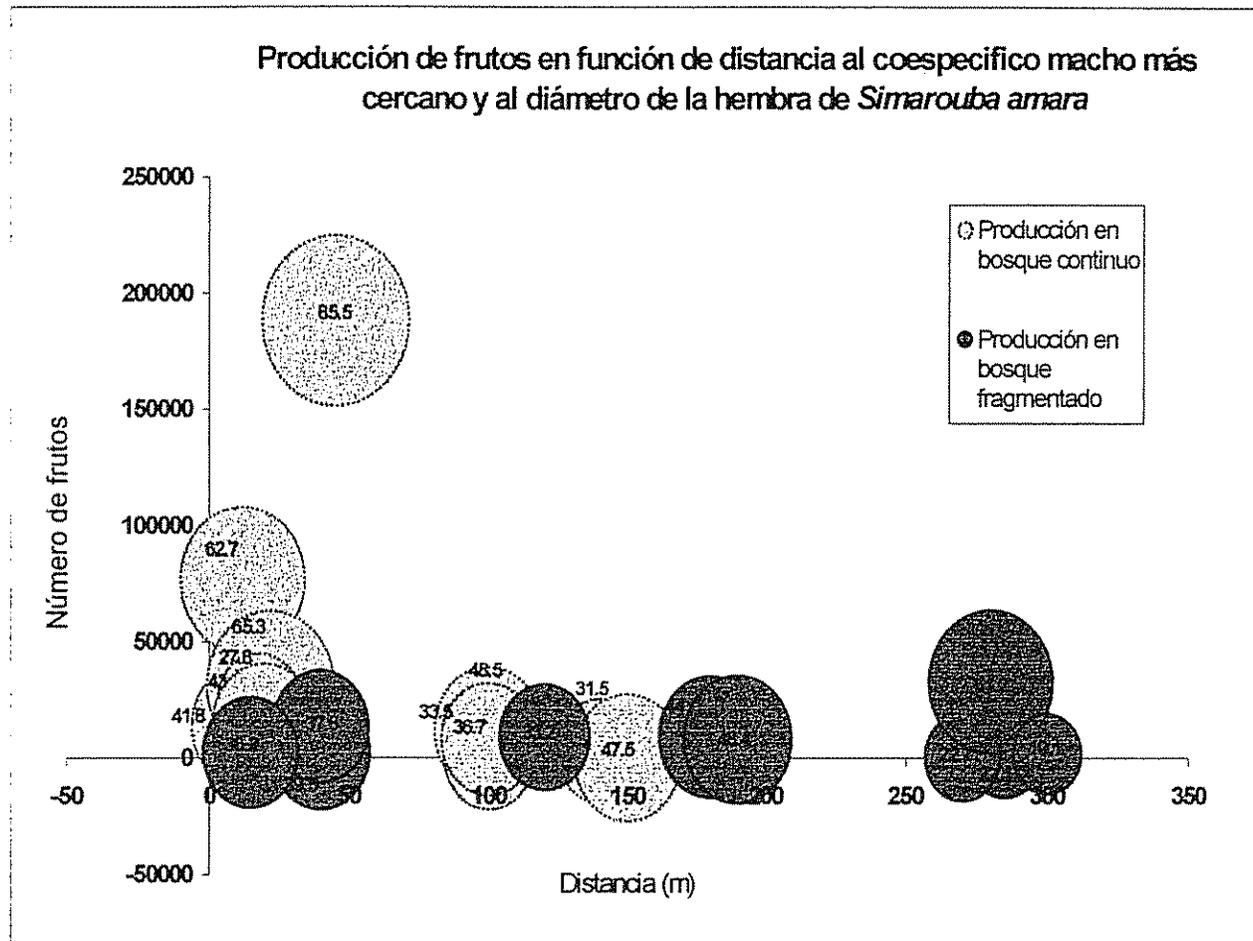


Figura 5. Relación entre la producción de frutos, la distancia al coespecífico macho más cercano y el diámetro de la hembra. El tamaño del círculo indica el diámetro de la hembra

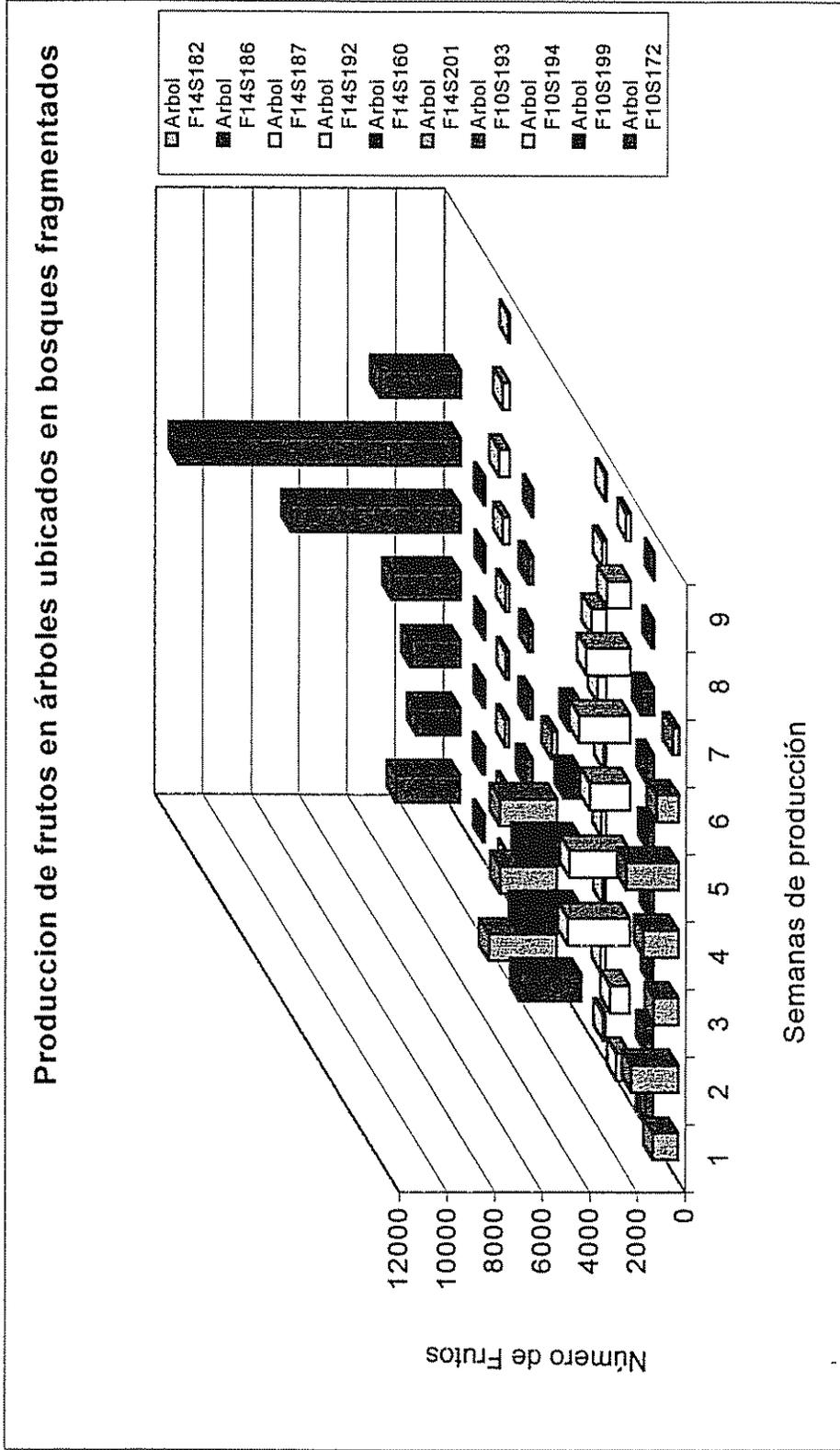


Figura 6. Producción de frutos de *Simarouba amara* en bosques fragmentados. Las semanas de producción se refieren a semanas de muestreo efectivo.

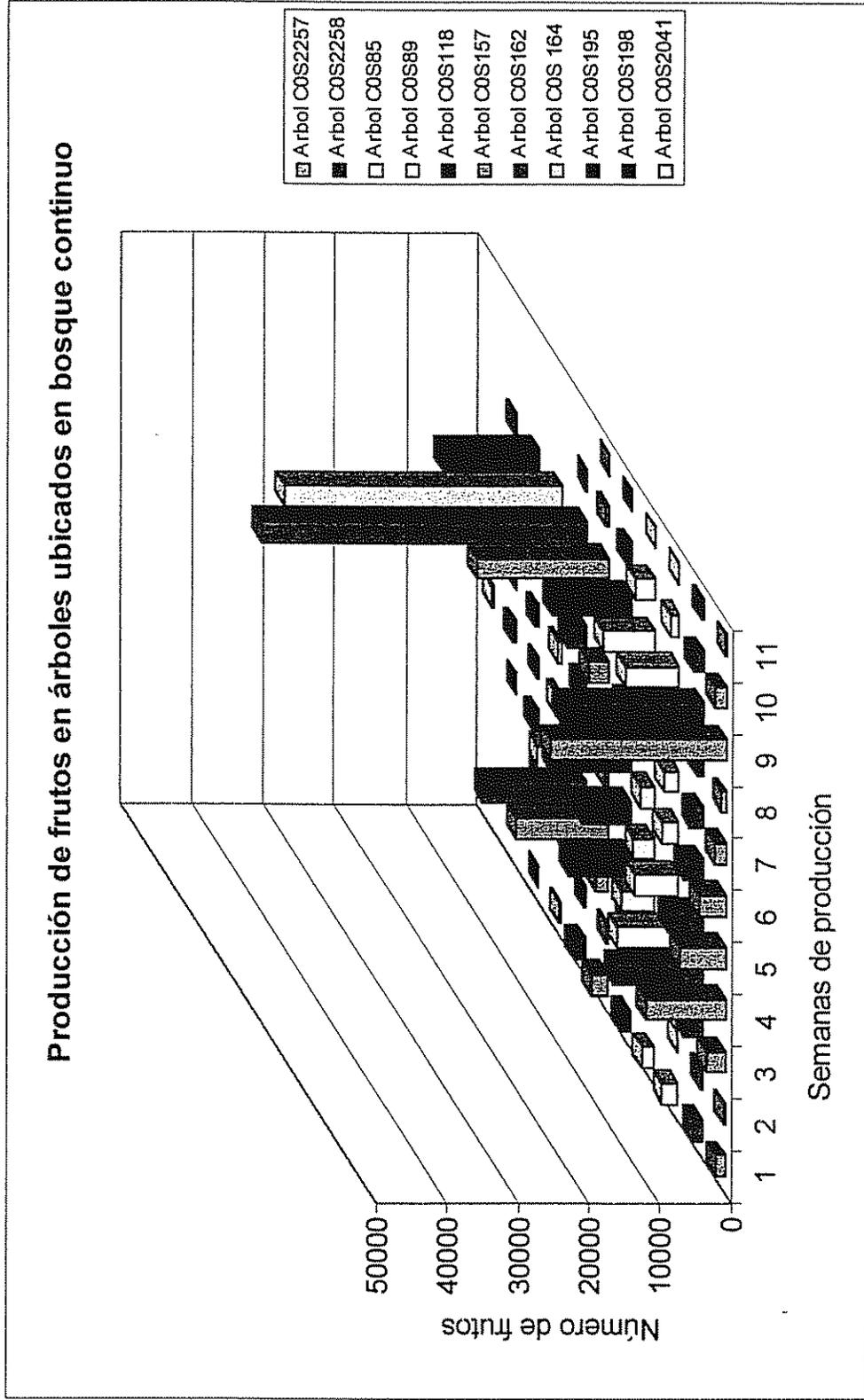


Figura 7. Producción de frutos de *Simarouba amara* en bosque continuo. Las semanas de producción se refieren a semanas de muestreo efectivo.

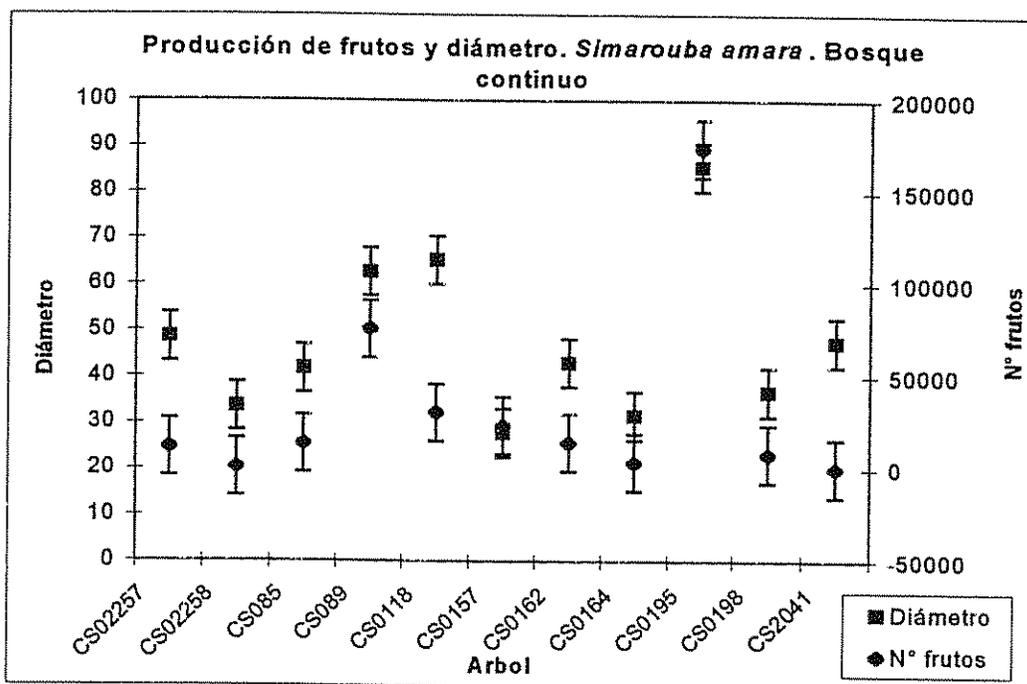


Figura 8. Producción de frutos con relación al diámetro en cada árbol en bosque continuo. Medias y desviación estándar

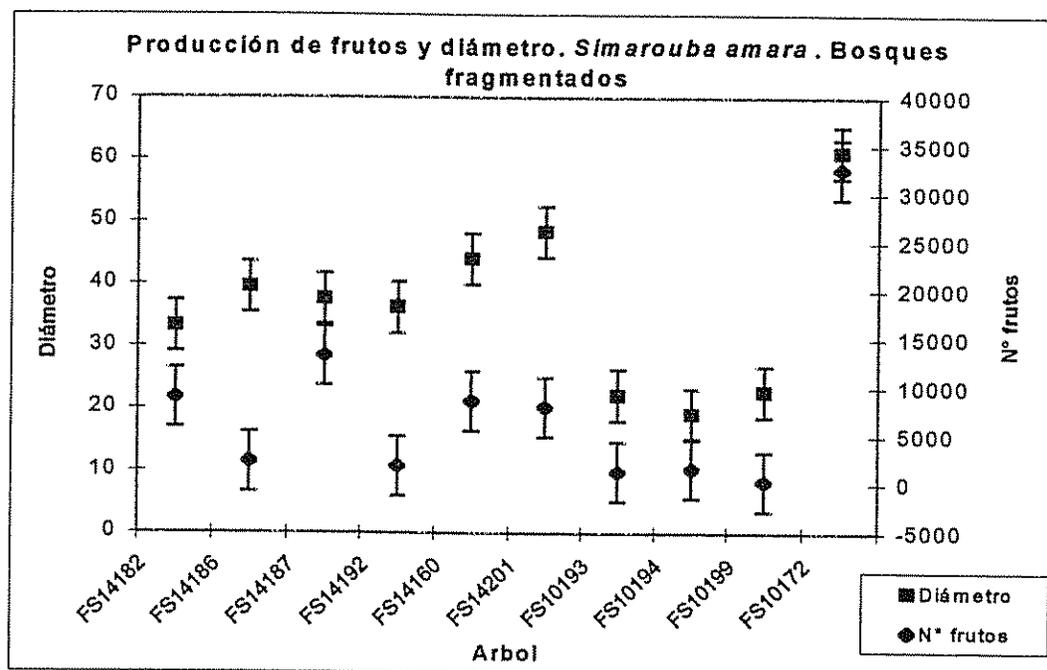


Figura 9. Producción de frutos con relación al diámetro en cada árbol en bosque fragmentado. Medias y desviación estándar

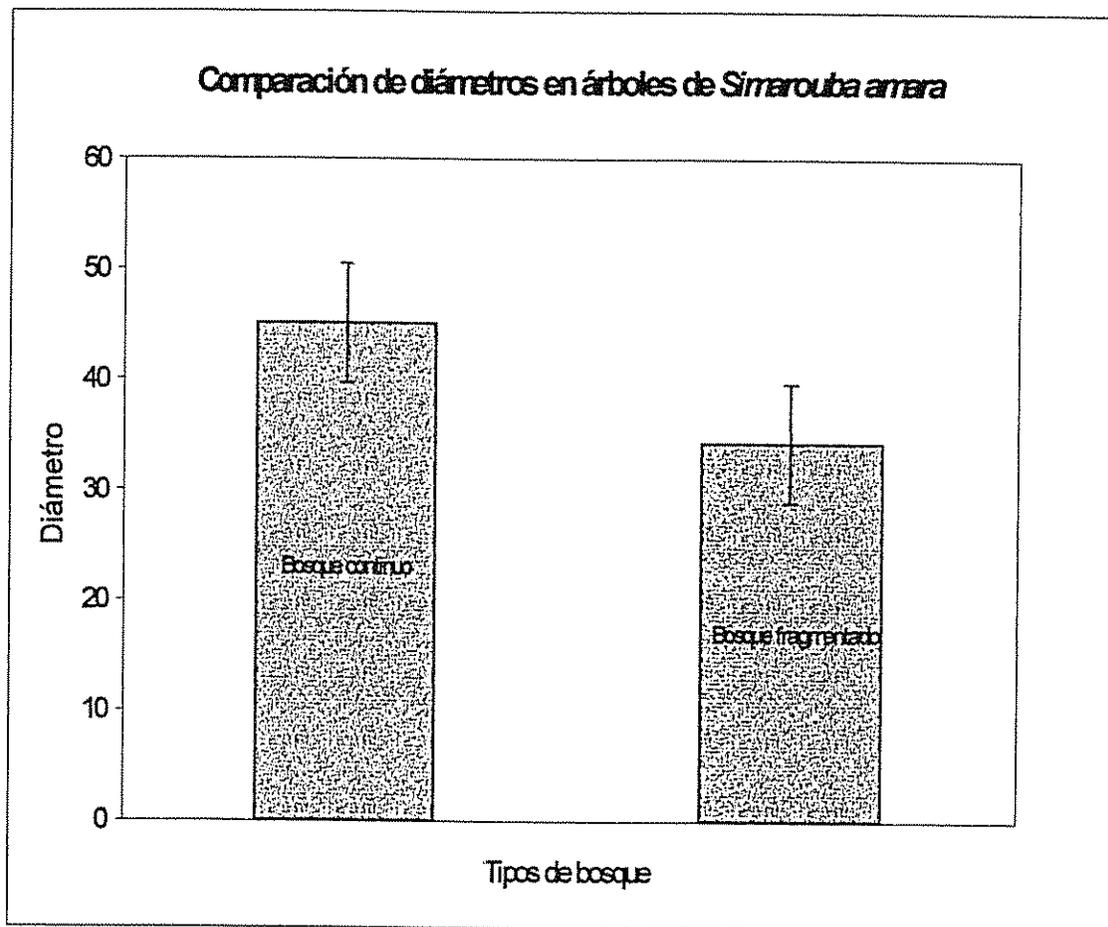


Figura 10. Diámetros de los árboles hembras de *Simarouba amara* en dos tipos de bosques

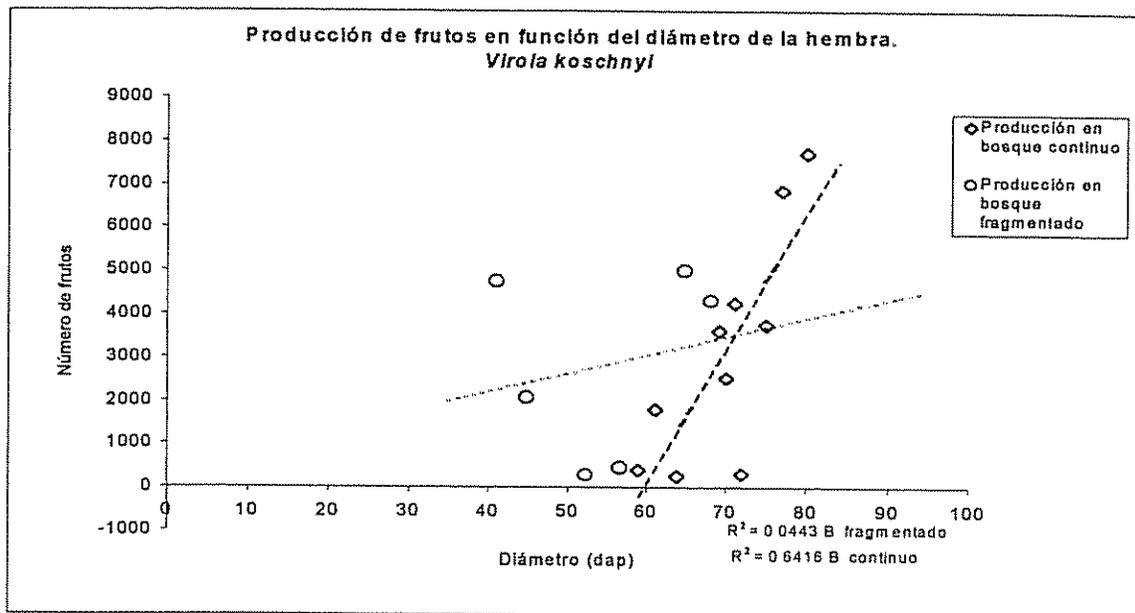


Figura 11. Producción de frutos en función del diámetro en dos tipos de bosque para árboles de *Virola koschnyi*. La línea a rayas indica la tendencia en bosque continuo. La línea punteada la tendencia en bosque fragmentado

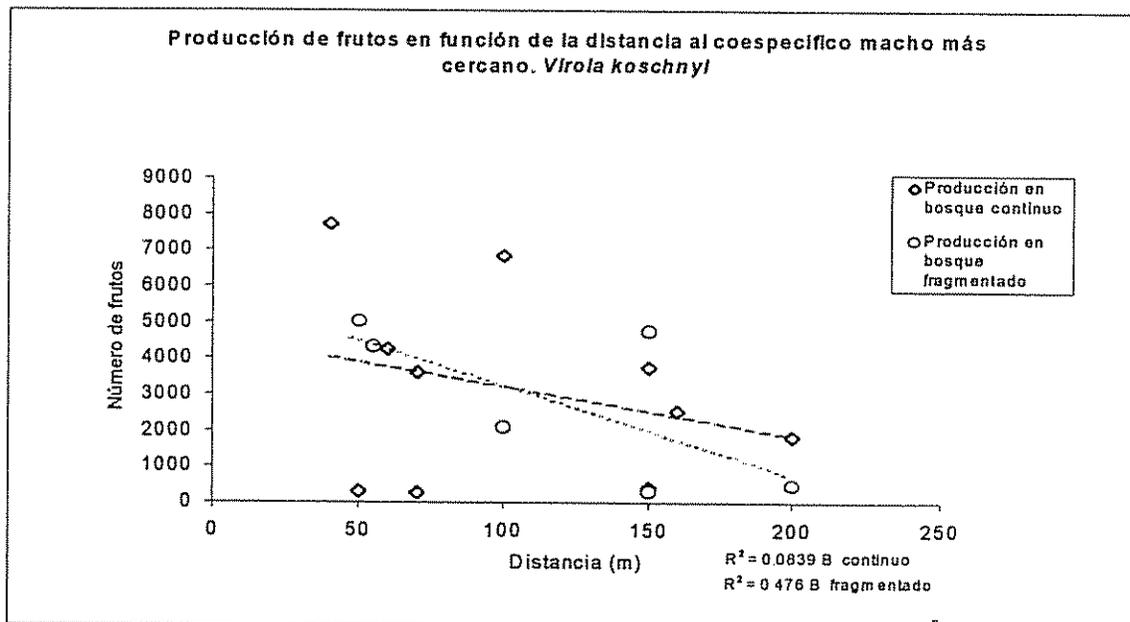


Figura 12. Producción de frutos en función de la distancia en dos tipos de bosque para árboles de *Virola koschnyi*. La línea a rayas indica la tendencia en bosque continuo. La línea punteada la tendencia en bosque fragmentado

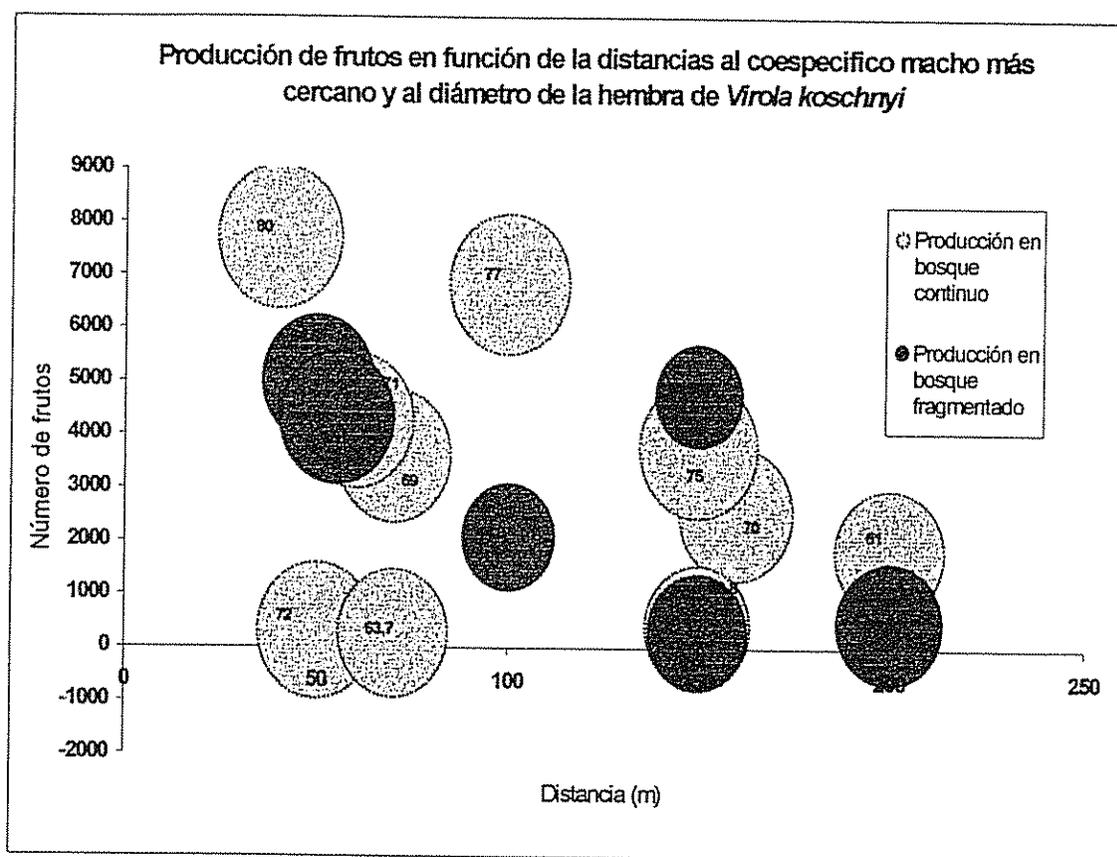


Figura 13. Relación entre la producción de frutos, la distancia al coespecífico macho más cercano y el diámetro de la hembra. El tamaño del círculo indica el diámetro de la hembra

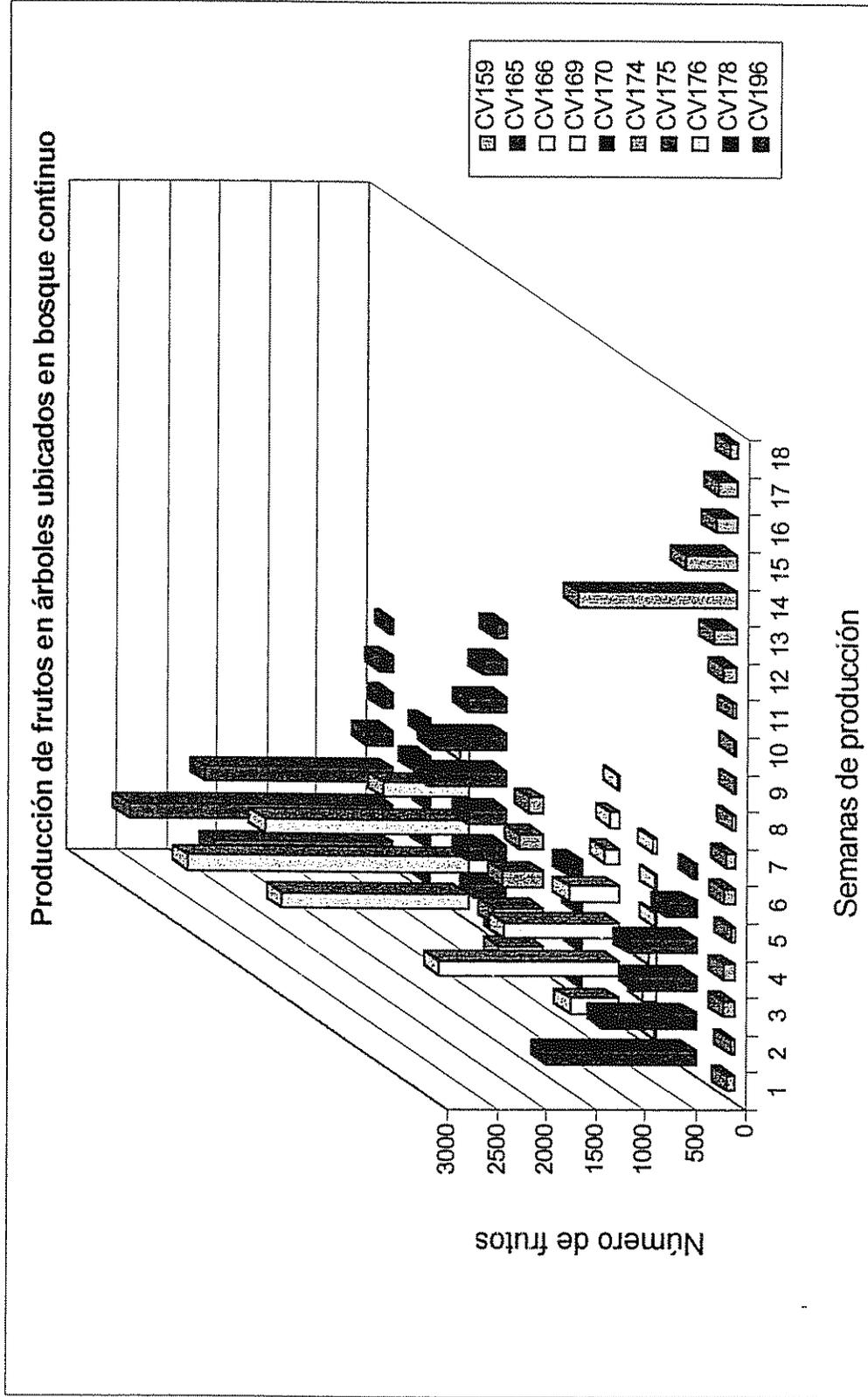


Figura 14. Producción de frutos de *Virola koschnyi* en bosque continuo. Las semanas de producción se refieren a semanas efectivas de muestreo.

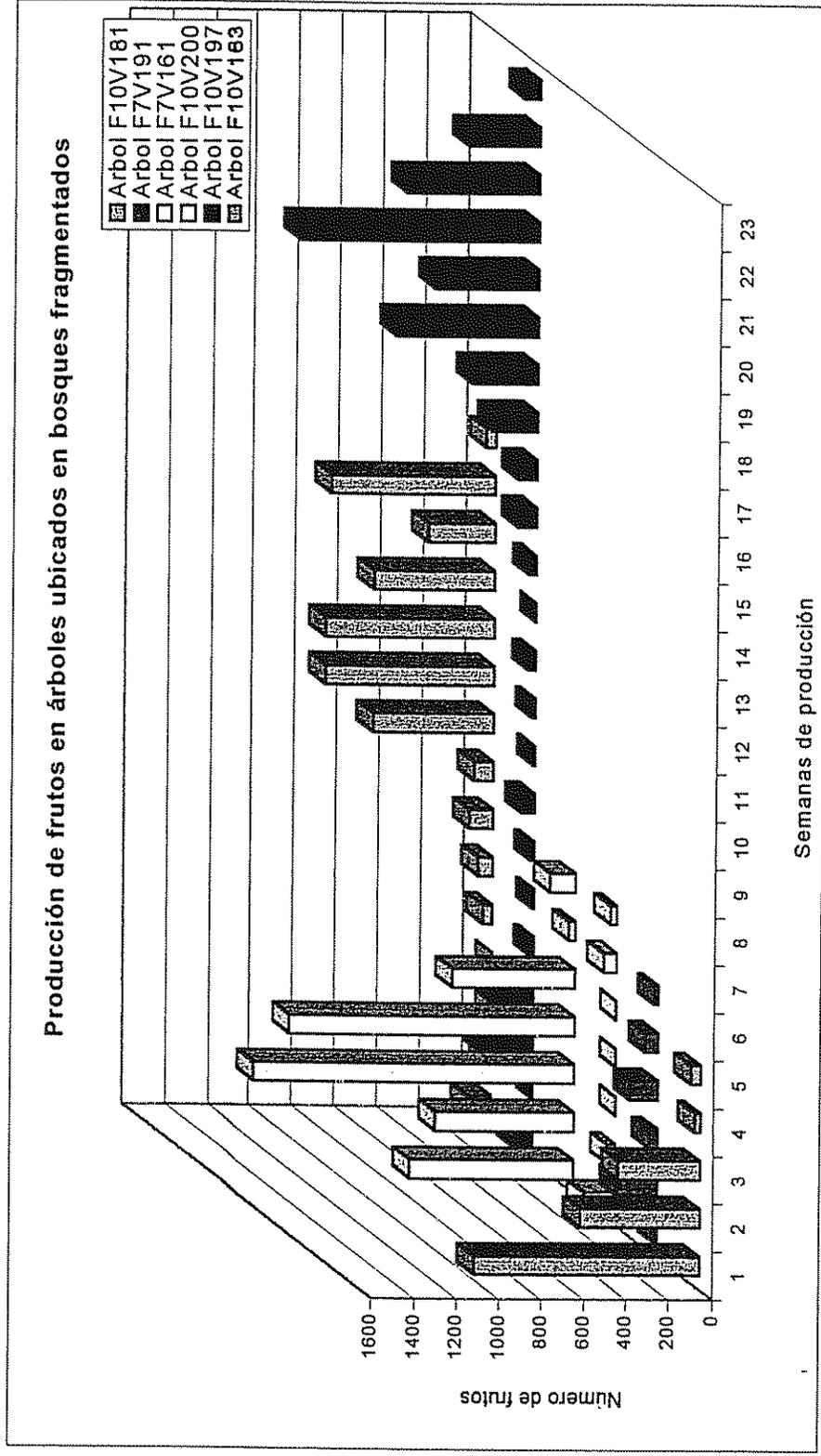


Figura 15. Producción de frutos de *Virola koschnyi* en bosques fragmentados. Las semanas de producción se refieren a semanas efectivas de muestreo.

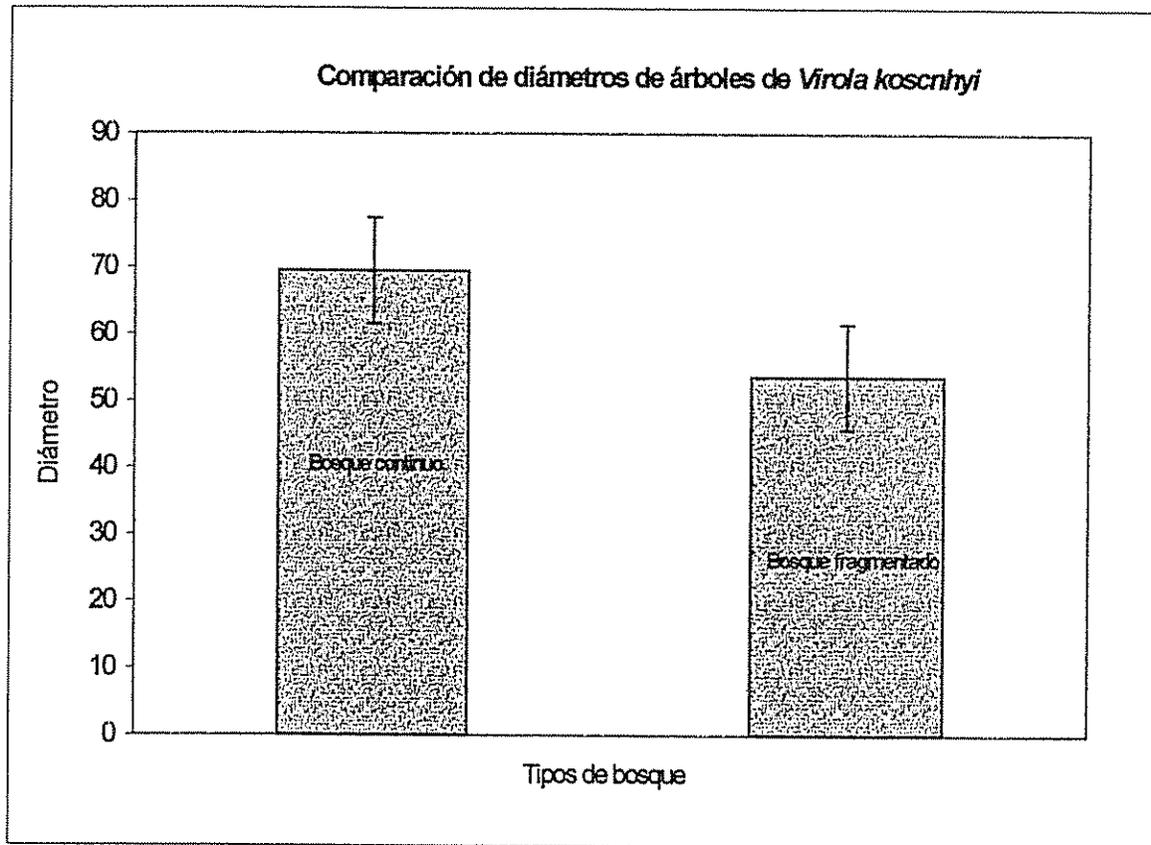


Figura 16. Diámetros de los árboles hembra de *Virola koschnyi* en dos tipos de bosque

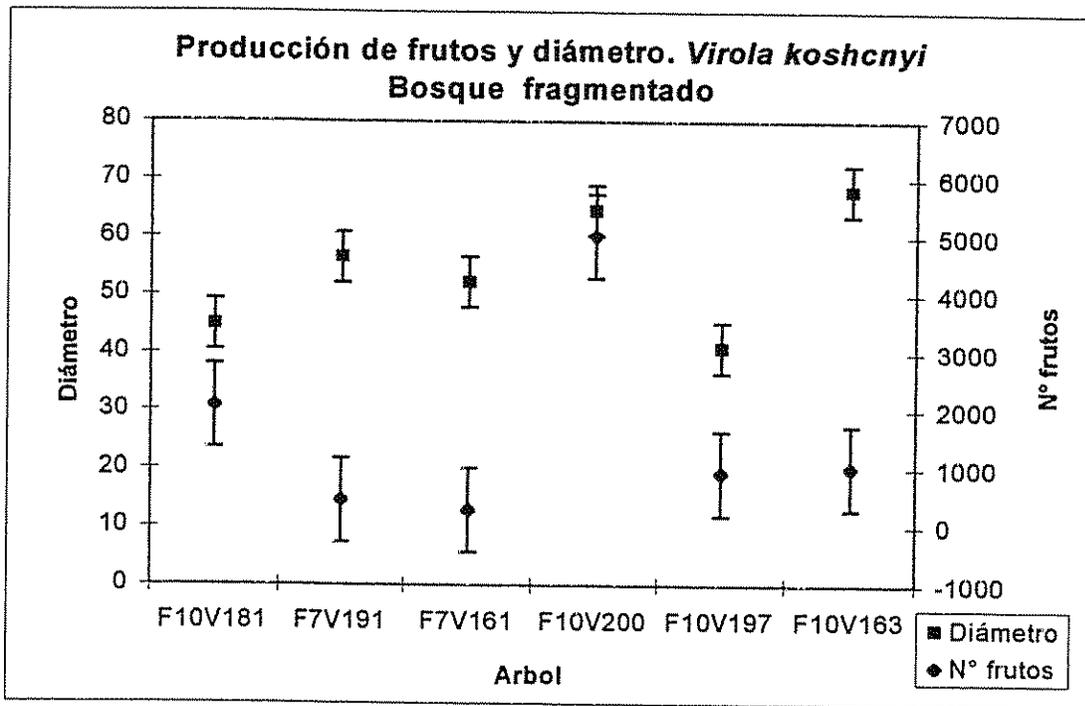


Figura 17. Producción de frutos con relación al diámetro en cada árbol en bosque fragmentado. Medias y barras de error estándar

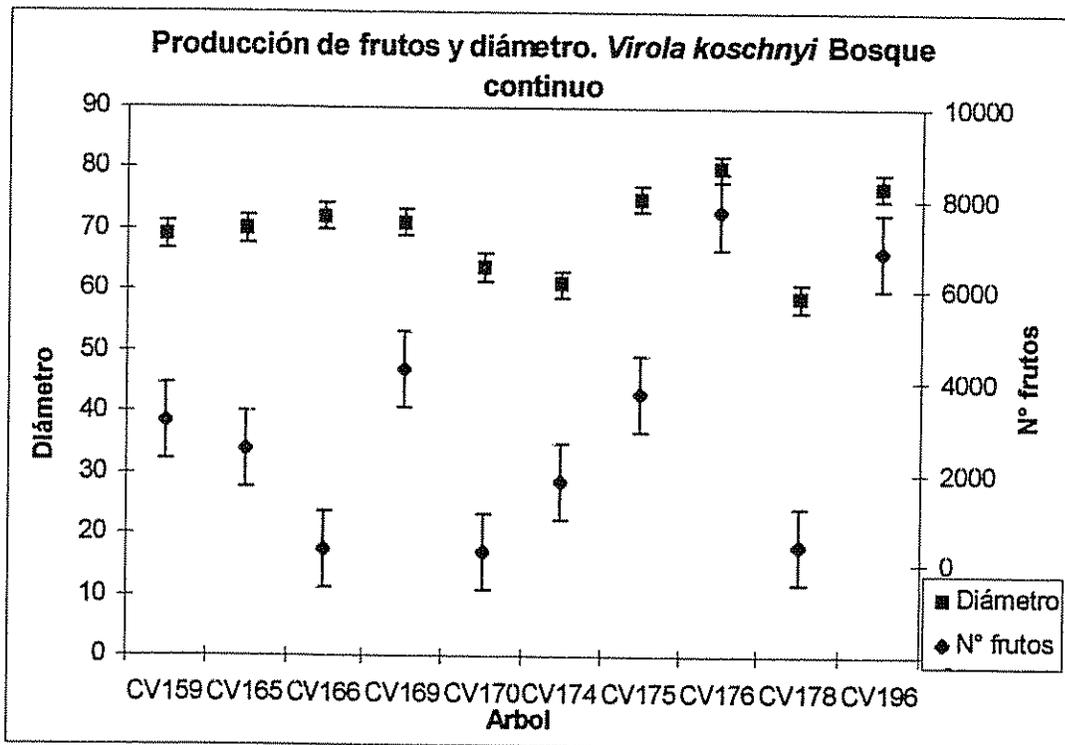


Figura 18 Producción de frutos con relación al diámetro en cada árbol en bosque continuo. Medias y barras de error estándar

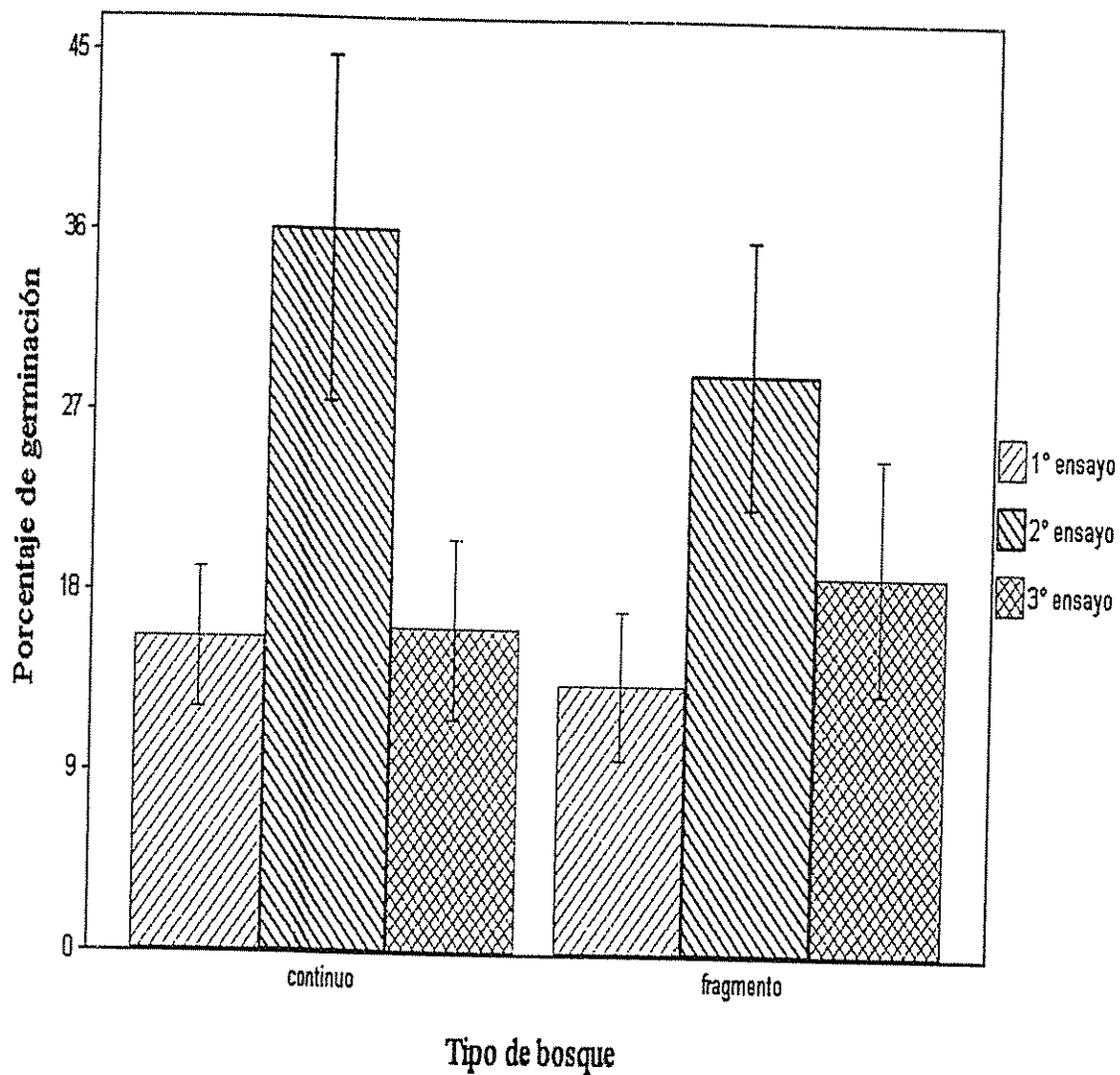


Figura 19. Germinación de semillas de *Simarouba amara* en condiciones controladas de temperatura y luz en 3 ensayos de germinación. Las barras verticales indican el error estándar.

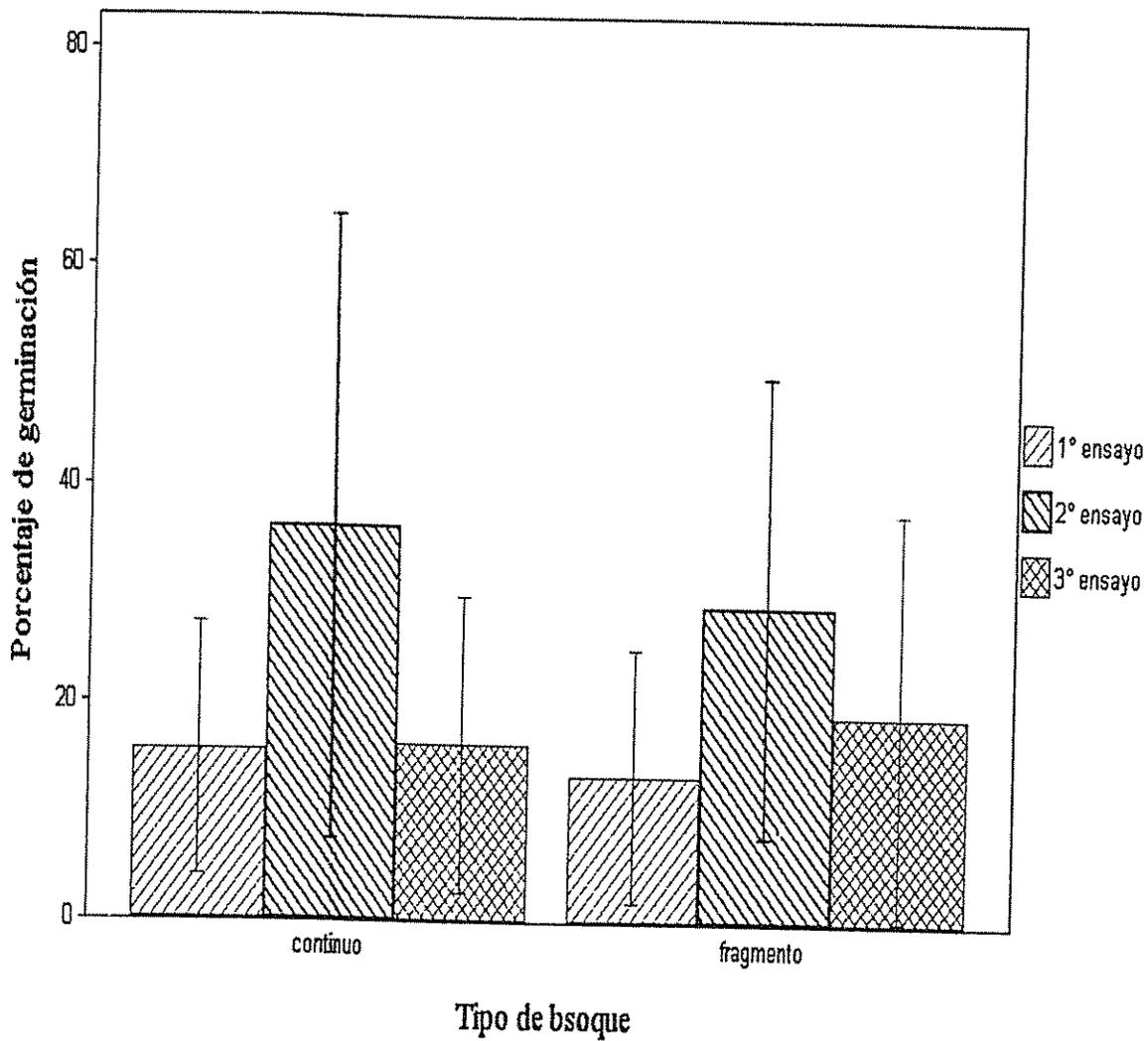


Figura 20 Germinación de semillas de *Simarouba amara* en condiciones controladas de temperatura y luz en 3 ensayos de germinación. Las barras verticales indican la desviación estándar.

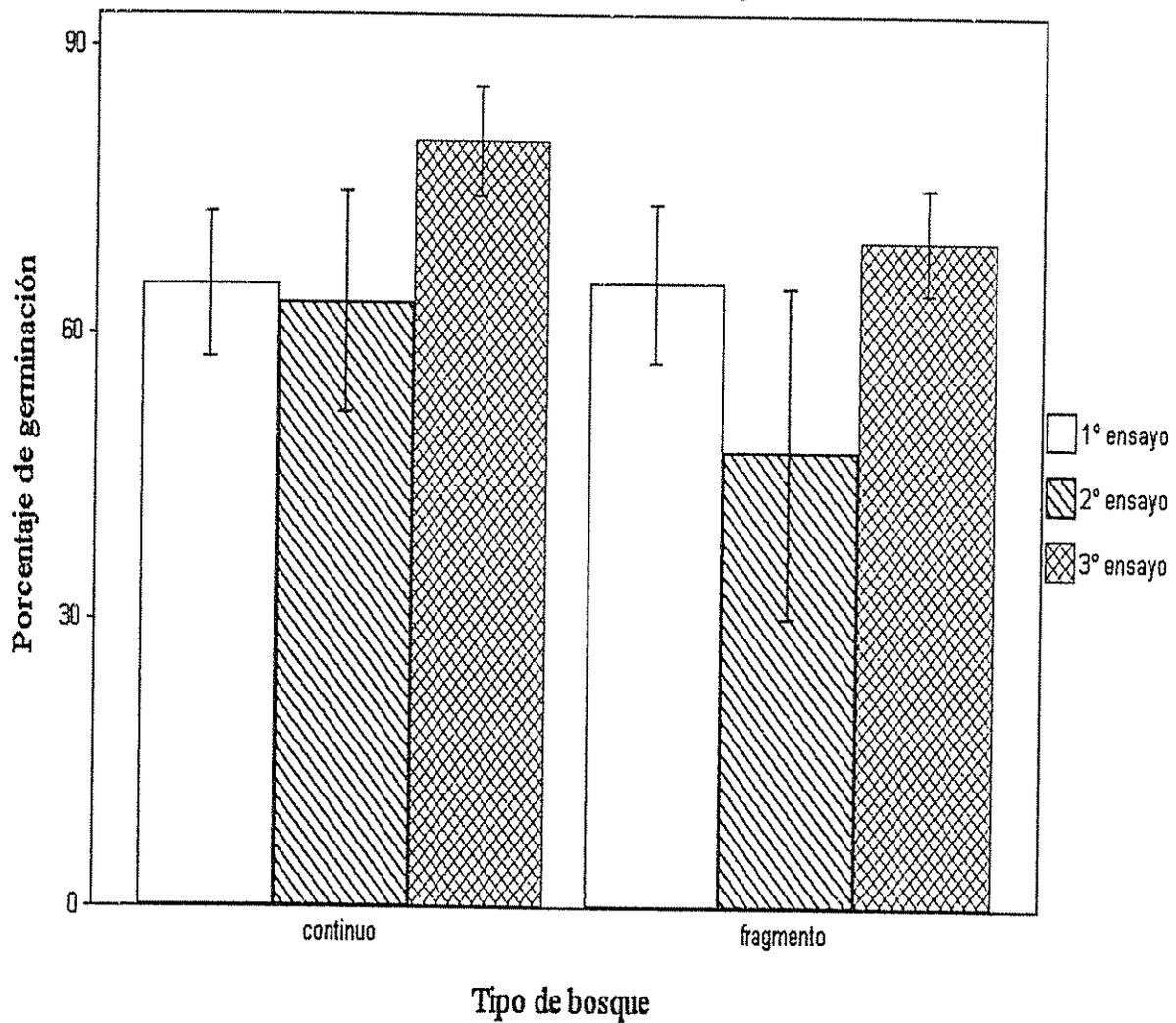


Figura 21. Germinación de semillas de *Virola koschnyi* en tres ensayos de germinación para dos tipos de bosque bajo condiciones controladas de luz y temperatura. Las barras verticales indican el error estándar.

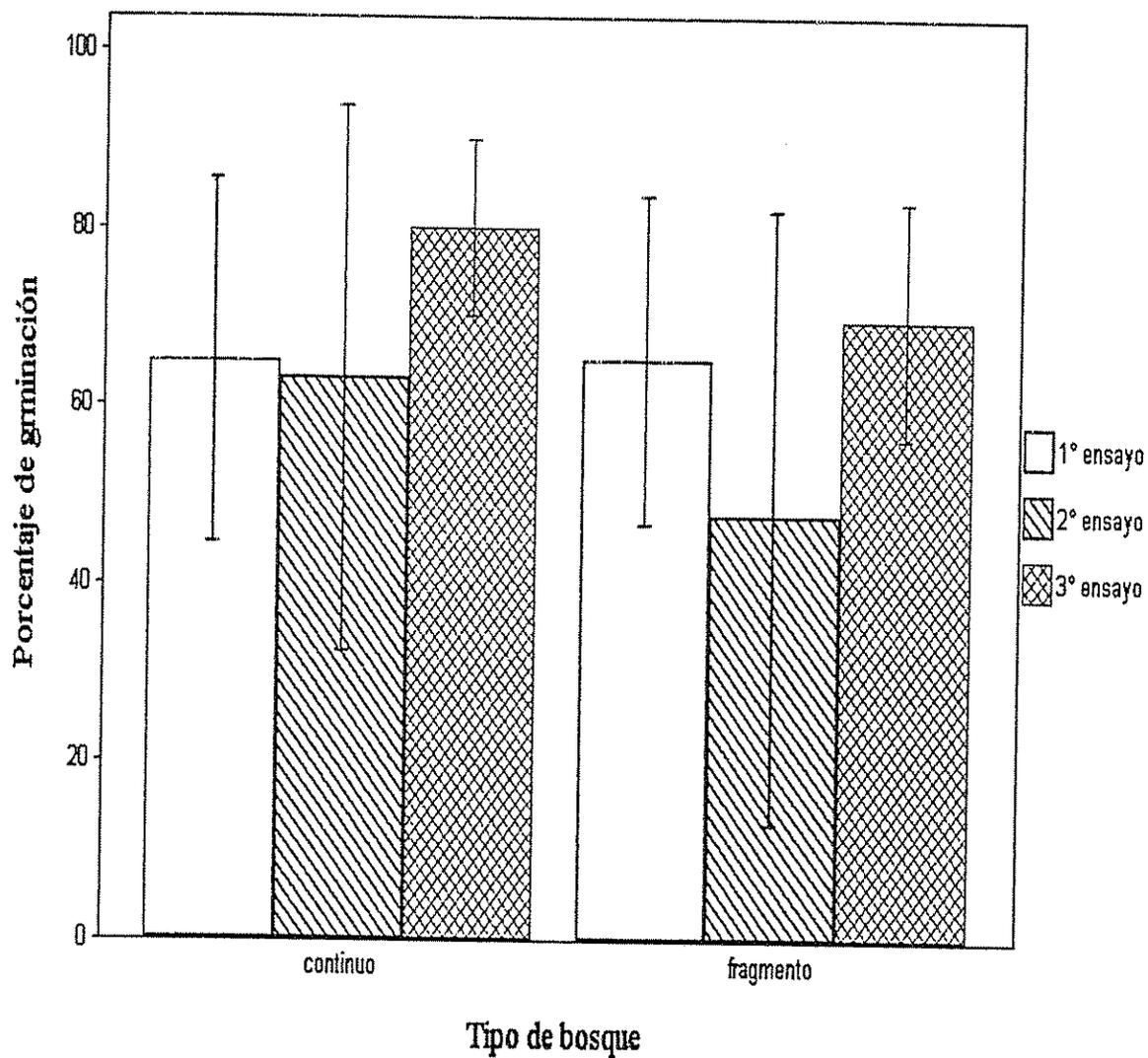


Figura 22. Germinación de semillas de *Virola koschnyi* en tres ensayos de germinación para dos tipos de bosque bajo condiciones controladas de luz y temperatura. Las barras verticales indican el error estándar

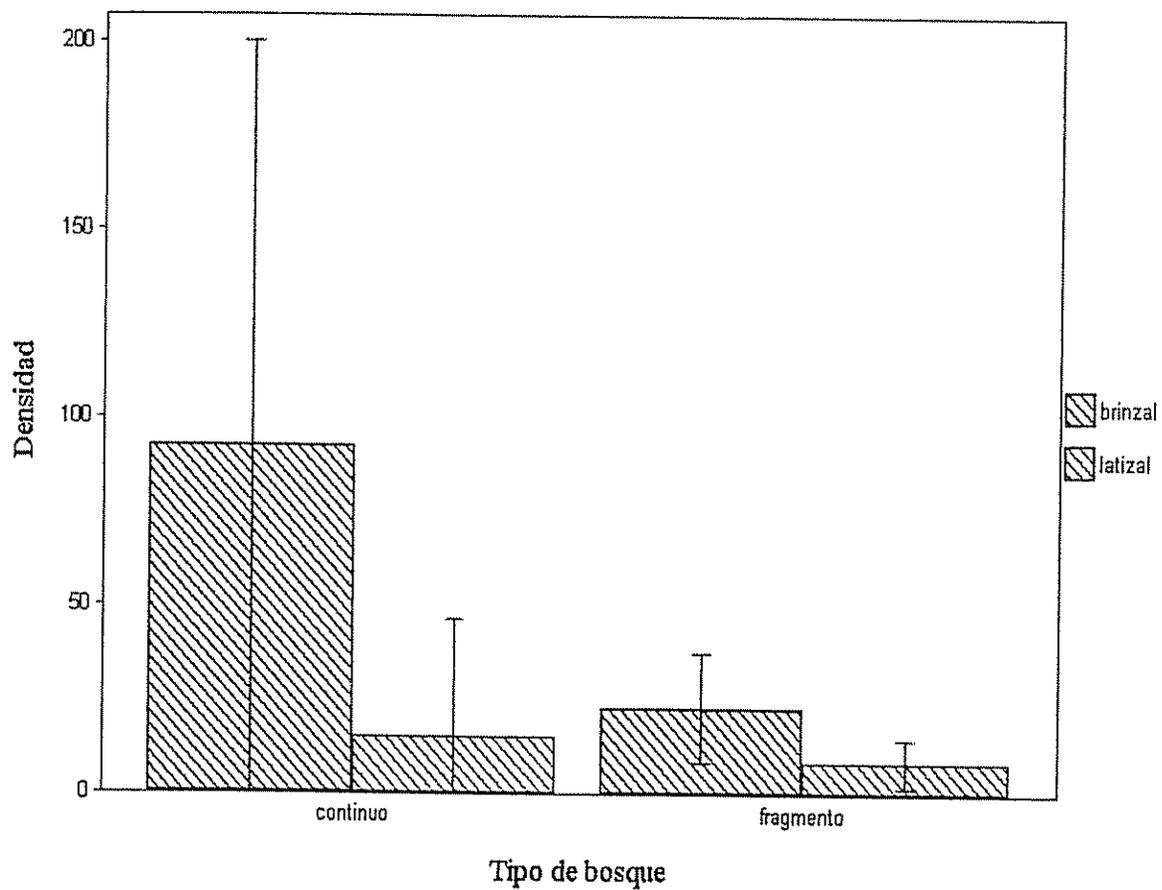


Figura 23. Comparación de latizales y brinzales, *Virola koschnyi*, en los dos tipos de bosque. Las barras verticales indican la desviación estándar

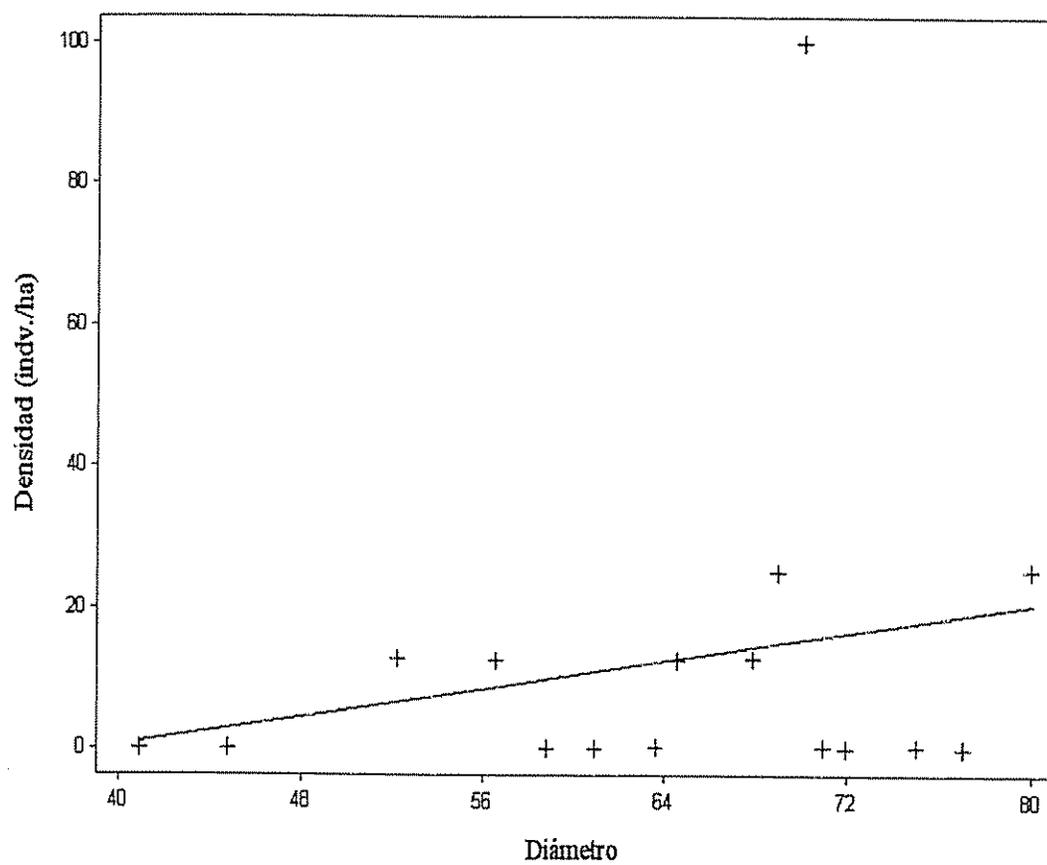


Figura 25. Relación entre la densidad de latizales y el diámetro de las hembras para todas las hembras de *Virola koschnyi*

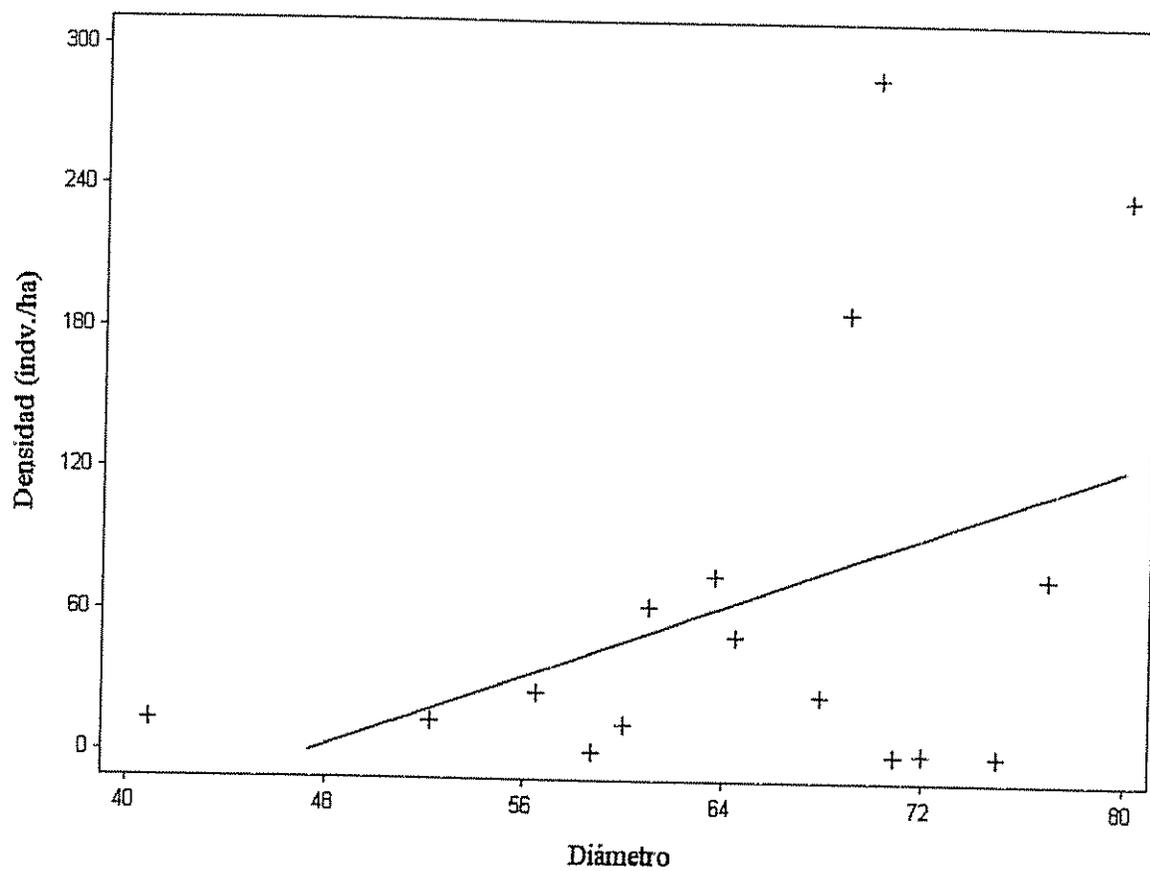


Figura 24. Relación entre la densidad de latizales y el diámetro de las hembras para todas las hembras de *Virola koschnyi*

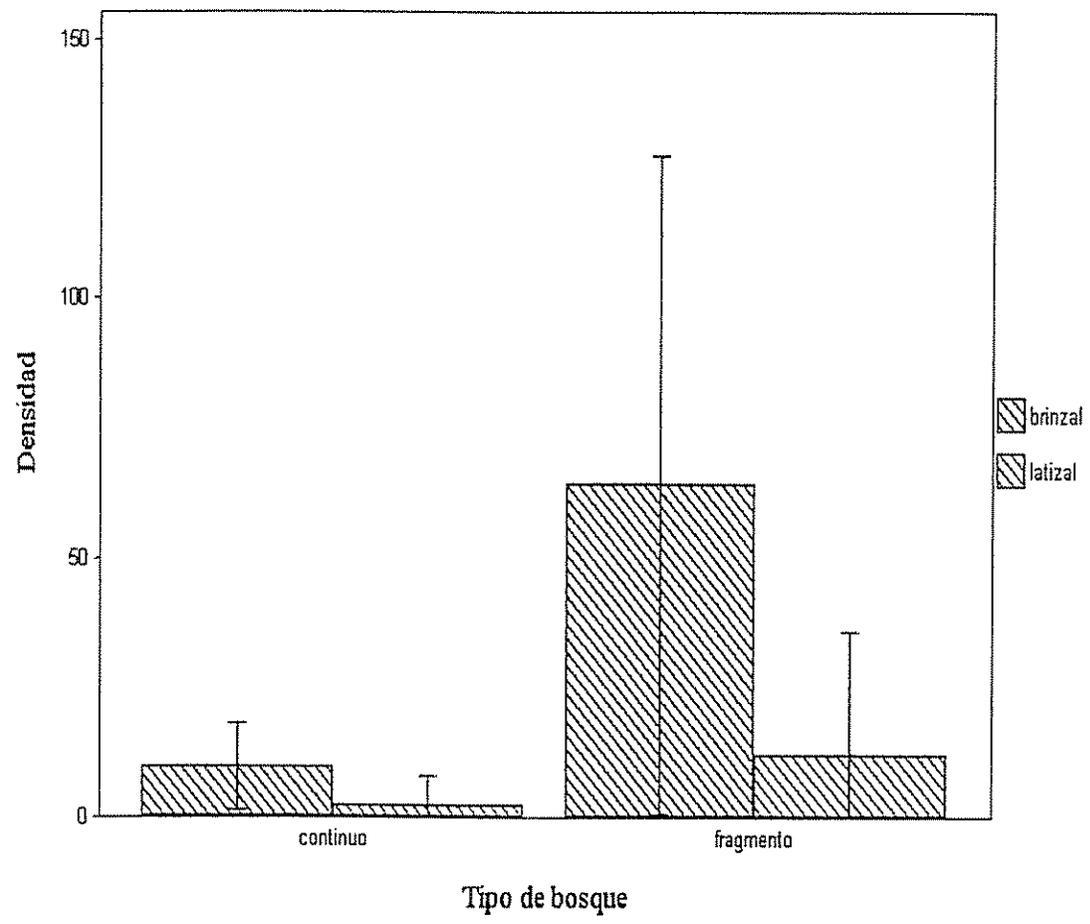


Figura 26. Comparación de latizales y brinzales, *Simarouba amara*, en los dos tipos de bosque. Las barras verticales indican la desviación estándar

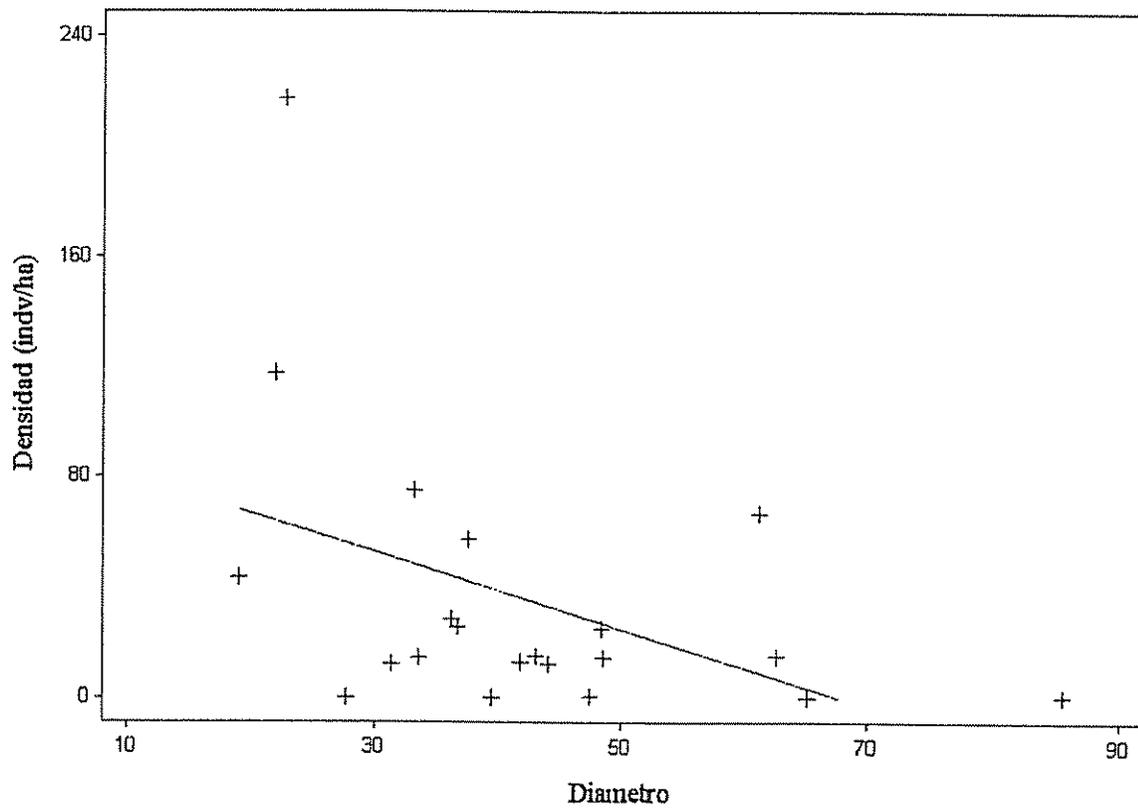


Figura 27. Relación entre densidad de brinzales y el diámetro de las hembras para todos los árboles de *Simarouba amara*

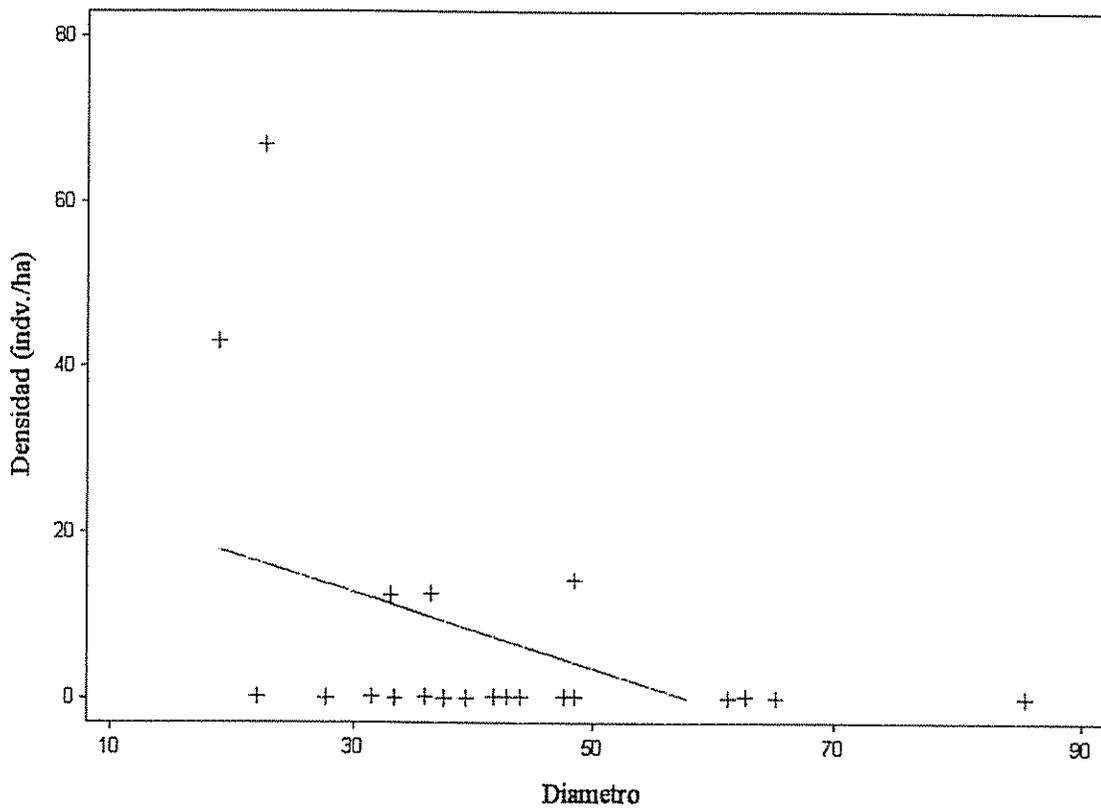


Figura 28. Relación entre densidad de latizales y el diámetro de las hembras para todos los árboles de *Simarouba amara*

Cuadro 3. Análisis de covarianza. Producción de frutos. *Simarouba amara*

Variables independientes	Variable dependiente
Diámetro (dap) Distancia al macho más cercano	Producción de frutos

Fuente de variación	Grados de libertad	F	Pr>
Modelo	2	13.87	0.0002
Error	18		
Total	20		

$R^2 = 0.61$
CV= 128.48

Ajuste por covariable MSTipo III

Fuente	Grados de libertad	F	Pr>
Tipo de bosque	1	0.08	0.777
Diámetro	1	23.15	0.0001

Cuadro 4. Análisis de covarianza . Producción de frutos. *Virola koschnyi*

Variables independientes	Variable dependiente
Diámetro (dap) Distancia al macho más cercano	Producción de frutos

Fuente de variación	Grados de libertad	F	Pr>
Modelo	1	2.05	0.16
Error	14		
Total	15		

$R^2 = 0.34$
CV= 90.86

Ajuste por covariable MS Tipo III

Fuente	Grados de libertad	F	Pr>
Tipo de bosque	1	0.40	0.54
Diámetro	1	2.73	0.12

Cuadro 5. Medias y desviaciones estándar de las variables. *Simarouba amara* y *Virola koschnyi*

Tipo de bosque	Especie	N	Producción		Diámetro		Distancia al macho	
			Media	DS	Media	DS	Media	DS
1	1	11	33927	55464	47.62	17.33	65.36	53.50
2	1	10	7978	9707	36.40	13.03	172	112.06
1	2	10	3143	2634	69.75	6.87	105	55.62
2	2	6	2814	2156	54.5	10.70	117.5	59.48

Especie 1= *Simarouba amara*

DS= Desviación estándar

Especie 2= *Virola koschnyi*

Bosque 1= Continuo

Bosque 2= Fragmento

Cuadro 6. Coeficientes de correlación de Pearson. *Simarouba amara*

Tipo de bosque	N	Variables	Producción	Diámetro	Distancia
1	11	Producción	1.0	0.84	-0.36
			0.0	0.0012	0.27
2	10	Producción	1.0	0.80	0.13
			0.0	0.005	0.72

Cuadro 7. Estadística descriptiva. Variables analizadas en Producción de frutos *Simarouba amara*

Tipo de bosque	Variable	N	Media	Mínimos	Máximos
1	Producción	11	33927	531	188128
1	Diámetro	11	47.62	27.8	85.5
1	Distancia al macho más cercano	11	65.36	12	150
2	Producción	10	7978	322	32589
2	Diámetro	10	36.4	19.1	61.2
2	Distancia al macho más cercano	10	172	15	300

Cuadro 8. Estadística descriptiva. Variables analizadas en Producción de frutos *Virola koschnyi*

Tipo de bosque	Variable	N	Media	Mínimos	Máximos
1	Producción	10	3143	260	7709
1	Diámetro	10	69.8	58.8	80
1	Distancia al macho más cercano	10	105	40	200
2	Producción	6	2814	289	5015
2	Diámetro	6	54.5	40.9	68
2	Distancia al macho más cercano	6	117.5	50	200

Cuadro 9. Análisis de regresión para bosque continuo *Simarouba amara*

Fuente	Grados de libertad	F	P>F
Modelo	1	21.37	0.0012
Error	9		
R ²	0.70		
R ² ajustado	0.67		

Parámetros estimados				
Variable	Grados de libertad	Parámetro	T para Ho: parámetro=0	Prob> T
Intercepto	1	-93940	-3.20	0.0705
Diámetro	1	2685.26	4.62	0.0012
Distancia	1	-11.8892	-0.575	0.582

Cuadro 10. Análisis de regresión para bosque fragmentado.
Simarouba amara

Fuente	Grados de libertad	F	P>F
Modelo	1	14.64	0.005
Error	8		
R ²	0.64		
R ² ajustado	0.60		

Parámetros estimados				
Variable	Grados de libertad	Parámetro	T para Ho: parametro=0	Prob> T
Intercepto	1	-13817	-2.29	0.05
Diámetro	1	85.75	3.82	0.005
Distancia	1	3.31802	2.306	0.05

Cuadro 11. Análisis de regresión para bosque continuo
Virola koschnyi

Fuente	Grados de libertad	F	P>F
Modelo	1	14.32	0.005
Error	8		
R ²	0.64		
R ² ajustado	0.60		

Parámetros estimados				
Variable	Grados de libertad	Parámetro	T para Ho: parámetro=0	Prob> T
Intercepto	1	-18258	-5679.83	0.012
Diámetro	1	54.7589	2.730	0.005
Distancia	1	1.0494	0.423	0.68

Cuadro 12. Análisis de regresión para la producción de frutos en función de la distancia al coespecífico macho más cercano en bosque continuo. *Simarouba amara*

Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 1	1	1.14	0.27
R ² = 0.14		R ² ajustado = 0.04	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	2.26	0.05
Distancia	1	-1.19	0.27
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 2	1	0.68	0.43
R ² = 0.07		R ² ajustado = -0.03	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.31	0.22
Distancia	1	-0.83	0.43
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 3	1	10.1	0.01**
R ² = 0.53		R ² ajustado = 0.48	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	15.30	0.0001
Distancia	1	-3.17	0.01
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 4	1	6.18	0.03*
R ² = 0.41		R ² ajustado = 0.34	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	7.0	0.0001
Distancia	1	-2.49	0.04
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 5	2	0.95	0.43
R ² = 0.19		R ² ajustado = -0.01	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	0.95	0.37
Distancia	1	0.48	0.64

** Altamente significativo (ajustado) * Significativo

Cuadro 13. Análisis de regresión para la producción de frutos en función de la distancia al coespecífico macho más cercano en bosques fragmentados. *Simarouba amara*

Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 1	1	0.15	0.71
R ² = 0.01		R ² ajustado = -0.10	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.19	0.27
Distancia	1	0.39	0.71
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 2	1	0.50	0.5
R ² = 0.06		R ² ajustado = -0.06	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	-0.09	0.93
Distancia	1	0.70	0.50
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 3	1	0.15	0.71
R ² = 0.02		R ² ajustado = -0.10	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	7.5	0.0001
Distancia	1	-0.38	0.71
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 4	1	0.01	0.92
R ² = 0.001		R ² ajustado = -0.12	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	2.68	0.03
Distancia	1	0.09	0.92
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 5	2	0.82	0.48
R ² = 0.19		R ² ajustado = -0.04	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	0.003	0.99
Distancia	1	1.27	0.24

** Altamente significativo (ajustado) * Significativo

Cuadro 14. Análisis de regresión para la producción de frutos en función de la distancia al coespecífico macho más cercano en bosque continuo. *Virola koschnyi*

Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 1	1	0.65	0.44
R ² = 0.08		R ² ajustado = -0.04	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	2.11	0.07
Distancia	1	-0.80	0.44
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 2	1	1.03	0.34
R ² = 0.11		R ² ajustado = 0.003	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.38	0.20
Distancia	1	-1.01	0.34
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 3	1	0.003	0.96
R ² = 0.0004		R ² ajustado = -0.12	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	6.42	0.0002
Distancia	1	0.005	0.96
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 4	1	0.004	0.95
R ² = 0.0005		R ² ajustado = -0.12	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.73	0.12
Distancia	1	-0.06	0.95
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 5	2	0.49	0.63
R ² = 0.12		R ² ajustado = -0.13	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.37	0.21
Distancia	1	-0.73	0.49

** Altamente significativo (ajustado) * Significativo

Cuadro 15. Análisis de regresión para la producción de frutos en función de la distancia al coespecífico macho más cercano en bosques fragmentados. *Virola koschnyi*

Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 1	1	6.98	0.06
R ² = 0.64		R ² ajustado = 0.54	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	4.16	0.01
Distancia	1	-2.64	0.05
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 2	1	7.43	0.05**
R ² = 0.65		R ² ajustado = 0.56	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	3.19	0.03
Distancia	1	-2.73	0.05
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 3	1	6.66	0.06
R ² = 0.63		R ² ajustado = 0.53	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	9.73	0.0006
Distancia	1	-2.58	0.06
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 4	1	6.26	0.07
R ² = 0.61		R ² ajustado = 0.51	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	4.41	0.01
Distancia	1	-2.50	0.06
Fuente variación	Grados de libertad	F	P>F
Modelo 5	2	2.80	0.2
R ² = 0.65		R ² ajustado = 0.41	
Parámetros estimados			
Variable	Grados de libertad	Ho=0	P> T
Intercepto	1	1.94	0.15
Distancia	1	-0.77	0.49

** Altamente significativo (ajustado) * Significativo

Cuadro 16. Distancia al coespecífico macho más cercano en relación con la producción total de frutos. Estadística descriptiva *Simarouba amara*

	Fragmentos manejados		Bosque continuo	
	Distancia al macho más cercano	Producción de frutos	Distancia al macho más cercano	Producción de frutos
N	10	10	11	11
Sumas	1720	79776	719	373195
Media	172	7978	65.354	33927
Desviación estándar	112.05	9706.6	53.502	55464
Varianza	12557	9.422E+07	2862.5	3.076E+09
Media error estándar	35.435	3069.5	16.131	16723
Coefficienc. Variación	65.149	121.67	81.853	163.48
Valores mínimos	15	322	12	532
Valores máximos	300	32589	150	188128
Mediana	185	5179	45	13853
Kurtosis	-1.5264	2.2435	-1.4446	3.6600

Cuadro 17. Correlación de Pearson. Distancia al coespecífico macho más cercano en relación con la producción total de frutos. *Simarouba amara*

	Fragmentos manejados		Bosque continuo
	Producción		Producción
Distancia al coespecífico	-0.1286 n= 10	Distancia al coespecífico	-0.3632 n= 11

Cuadro 18. Distancia al coespecífico macho más cercano en relación con la producción total de frutos. Estadística descriptiva. *Virola koschnyi*

	Fragmentos manejados		Bosque continuo	
	Distancia al macho más cercano	Producción de frutos	Distancia al macho más cercano	Producción de frutos
N	6	6	10	10
Sumas	705	16885	1050	31428
Media	117.50	2814	105	3143
Desviación estándar	59.477	2156	55.628	2633.8
Varianza	3537.5	4.64E+05	3094.4	6.937E+06
Media error estándar	24.281	921.84	17.591	832.88
Coefficienc. Variación	50.619	77.299	52.979	83.804
Valores mínimos	50	289	40	260
Valores máximos	200	5015	200	7709
Mediana	125	3412	85	3061
Kurtosis	-1.3762	-1.7789	-1.2865	-0.9025

Cuadro 19. Correlación de Pearson. Distancia al coespecífico macho más cercano en relación con la producción total de frutos. *Virola koschnyi*

	Fragmentos manejados	Bosque continuo	
	Producción	Distancia al coespecífico	Producción
Distancia al coespecífico	-0.6899 n= 6	Distancia al coespecífico	-0.2897 n= 10

Cuadro 20. Análisis de varianza. Ensayo N° 1

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	26.09101732	26.09101732	0.19	0.6639
Error	19	2544.86136364	133.94007177		
Total	20	2570.95238095			

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.010148	79.16554	11.57325	14.61905

Cuadro 21. Análisis de varianza. Ensayo N° 2

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	266.7640693	266.7640693	0.41	0.5272
Error	19	12219.545454	643.1339713		
Total					

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.021365	77.46354	25.36009	32.73810

Cuadro 22. Análisis de varianza. Ensayo N° 3

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	38.02631579	38.02631579	0.14	0.7128
Error	17	4615.500000	271.5000000		
Total					

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.008172	93.31383	16.47726	17.65789

Cuadro 23. Análisis de varianza. General

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	25	12156.40534	486.25621	1.48	0.1392
Error	35	11475.73401	327.87811		
Total	60				

Cuadro 24. Análisis de varianza para parcelas divididas en el tiempo

Fuente de variación	Grados de libertad	SS Tipo I	Cuadrado medio	F	Pr>F
Tipo bosque	1	102.849290	102.849290	0.31	0.5790
Arbol (Tipo bosque)**	20	7446.248387	372.312419	1.14	0.3611
Ensayo	2	4120.032444	2060.016222	6.28	0.0047
Tipo bosque * Ensayo	2	487.275216	243.637608	0.74	0.4830

**Prueba de hipótesis usando el SS tipo I para Arbol (tipo bosque) como termino de error.

Fuente de variación	Grados de libertad	SS Tipo I	Cuadrado medio	F	Pr>F
Tipo bosque	1	102.8492905	102.8492905	0.28	0.6050

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.514401	83.04900	18.10740	21.80328

Cuadro 25. Variabilidad y medias por tipo de bosque

Nivel de tipo de bosque	N	Porcentaje de germinación	
		Media	Desviación estándar
1	31	23.0806452	21.5550059
2	30	20.4833333	18.1855775

1= continuo

2= fragmento manejado

Cuadro 26. Variabilidad y medias por ensayo

Nivel de ensayo	N	Porcentaje de germinación	
		Media	Desviación estándar
1	21	14.6190476	11.3378842
2	21	32.7380952	24.9863058
3	19	17.6578947	16.0788445

Cuadro 27. Variabilidad y medias por tipo de bosque por ensayo

Nivel de tipo de bosque	Nivel de ensayo	Porcentaje de germinación		
		N	Media	Desviación estándar
1	1	11	15.68	11.5699454
1	2	11	36.13	28.6871843
1	3	9	16.16	13.5231283
2	1	10	13.45	11.5769167
2	2	10	29.0	21.0554823
2	3	10	19.0	18.7157094

Cuadro 28. Tabla de estadísticos de germinación por tipo de bosque. 1° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	0.989	0.320
χ^2 (Q)mantel-Haenszel	1	0.987	0.321
Tamaño muestra	423		

Cuadro 29. Tabla de estadísticos de germinación por tipo de bosque. 2° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	2.301	0.129
χ^2 (Q)mantel-Haenszel	1	2.295	1.130
Tamaño muestra	427		

Cuadro 30. Tabla de estadísticos de germinación por tipo de bosque. 3° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	0.298	0.585
χ^2 (Q)mantel-Haenszel	1	0.297	0.586
Tamaño muestra	387		

Cuadro 31. Tablas de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°1

Germinación	Tipo de bosque		Total
	1	2	
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	38 (34) 8.98 59.38 16.74	26(30) 6.15 40.63 13.27	64 15.13
No germinadas	189 (193) 44.68 52.65 83.26	170 (166) 40.19 47.35 86.73	359 84.87
Total	227 53.66	196 46.34	423 100.00

Cuadro 32. Tablas de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°2

Germinación	Tipo de bosque		
	1	2	Total
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	81 (74) 18.97 57.45 36.32	60 (67) 14.05 42.55 29.41	141 33.02
No germinadas	142 (151) 33.26 49.65 63.38	144 (137) 33.72 50.35 70.59	286 66.98
Total	223 52.22	204 47.78	427 100.00

Cuadro 33. Tablas de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°3

Germinación	Tipo de bosque		
	1	2	Total
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	30 (32) 7.75 44.78 16.22	37 (35) 9.56 55.22 18.32	67 17.31
No germinadas	155 40.05 48.44 83.78	165 (167) 42.64 51.56 81.68	320 82.69
Total	185 47.80	202 52.50	387 100.00

Cuadro 34. Análisis de varianza. Ensayo N° 1

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	0.14403292	0.14403292	0.00	0.98
Error	10	3849.13580247	384.91358025		
Total	11	3849.27983539			

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.000037	30.14047	19.61921	65.09259

Análisis de varianza. Ensayo N° 2

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	617.3083410	617.3083410	0.60	0.45
Error	9	9187.6240458	1020.8471162		
Total	10	9804.9323868			

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.062959	55.59893	31.95070	57.46639

Análisis de varianza. Ensayo N° 3

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	1	215.6804734	215.6804734	1.37	0.27
Error	7	1100.5917160	157.2273880		
Total	8	1316.2721893			

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.163857	17.15868	12.53903	73.07692

Cuadro 35. Análisis de varianza. General

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Pr>F
Modelo	18	8295.065480	460.836971	0.76	0.71
Error	13	7884.390870	606.491605		
Total	31	16179.456350			

Cuadro 36. Análisis de varianza para parcelas divididas en el tiempo

Fuente de variación	Grados de libertad	SS Tipo I	Cuadrados medios	F	Pr>F
Tipo bosque	1	169.216912	169.216912	0.28	0.60
Arbol (Tipo bosque)**	13	6506.053452	500.465650	0.83	0.63
Ensayo	2	739.044228	369.522114	0.61	0.56
Tipo bosque * Ensayo	2	880.750888	440.375444	0.73	0.50

**Prueba de hipótesis usando el SS tipo I para Arbol (tipo bosque) como termino de error.

Fuente de variación	Grados de libertad	SS Tipo I	Cuadrado medio	F	Pr>F
Tipo bosque	1	169.2169122	169.2169122	0.34	0.5709

R2	C.V.	MSE	Media porcentaje de germinación
0.512691	38.05364	24.62705	64.71668

Cuadro 37. Variabilidad y medias por tipo de bosque

Nivel de tipo de bosque	N	Porcentaje de germinación	
		Media	Desviación estándar
1	17	66.8767507	23.6437506
2	15	62.2685988	22.4655424

1= continuo

2= fragmento manejado

Cuadro 38. Variabilidad y medias por ensayo

Nivel de ensayo	N	Porcentaje de germinación	
		Media	Desviación estándar
1	12	65.0925926	18.7065371
2	11	57.4663933	31.3128287
3	9	73.0769231	12.8270817

Cuadro 39. Variabilidad y medias por tipo de bosque por ensayo

Nivel de tipo de bosque	Nivel de ensayo	Porcentaje de germinación		
		N	Media	Desviación estándar
1	1	7	65.0	20.4124145
1	2	7	63.12	30.5636235
1	3	3	80.0	10.0000000
2	1	5	65.22	18.3652920
2	2	4	47.55	34.5582289
2	3	6	69.61	13.4208175

Cuadro 40. Estadísticos de germinación por tipo de bosque. 1° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	0.108	0.742
χ^2 (Q)Mantel-Haenszel	1	0.108	0.743
Tamaño muestra	194		

Cuadro 41. Estadísticos de germinación por tipo de bosque. 2° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	4.908	0.027
χ^2 (Q)Mantel-Haenszel	1	4.886	0.027
Tamaño muestra	223		

Cuadro 42. Estadísticos de germinación por tipo de bosque. 3° Ensayo

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	1.411	0.235
χ^2 (Q)Mantel-Haenszel	1	1.403	0.236
Tamaño muestra	176		

Cuadro 43. Estadísticos de germinación por tipo de bosque. General

Estadístico	Grados de libertad	Valor	Probabilidad
χ^2 (Qp)	1	1.675	0.196
χ^2 (Q)Mantel-Haenszel	1	1.672	0.196
Tamaño muestra	593		

Cuadro 44. Tabla de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°1

Germinación	Tipo de bosque		Total
	1	2	
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	79 (78) 40.72 62.70 65.83	47 (48) 24.23 37.30 63.51	126 64.95
No germinadas	41 (42) 21.13 60.29 34.17	27 (26) 13.92 39.71 36.49	68 35.05
Total	120 61.86	74 38.14	194 100.00

Cuadro 45. Tabla de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°2

Germinación	Tipo de bosque		Total
	1	2	
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	90 (82) 40.36 69.77 63.38	39 (47) 17.49 30.23 48.15	129 57.85
No germinadas	52 (60) 23.32 55.32 36.62	42 (34) 18.83 44.68 51.85	94 42.15
Total	142 63.68	81 36.32	223 100.00

Cuadro 46. Tabla de contingencia. Germinación por tipo de bosque. Ensayo N°3

Germinación	Tipo de bosque		
	1	2	Total
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	39 (36) 22.16 30.95 78.00	87 (90) 49.43 69.05 69.05	126 71.59
No germinadas	11 (14) 6.25 22.00 22.00	39 (36) 22.16 78.00 30.95	50 28.41
Total	50 28.41	126 71.59	176 100.00

Cuadro 47. Tabla de contingencia. Germinación por tipo de bosque. General

Germinación	Tipo de bosque		
	1	2	Total
Frecuencia			
Porcentaje			
Porcentaje fila			
Porcentaje columna			
Germinadas	208 (200) 35.08 54.59 66.67	173 (181) 29.17 45.41 61.57	381 64.25
No germinadas	104 (112) 17.54 49.06 33.33	108 (100) 18.21 50.94 38.43	212 35.75
Total	312 52.61	281 47.39	593 100.00

Cuadro 48. Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para *Simarouba amara*.
Densidad de brinzales

Tipo de bosque		Media de rangos	Tamaño muestra		
Continuo		4.4	5		
Fragmento		9.8	10		
Total		8.0	15		
Prueba Kruskal-Wallis					
Estadístico	Valor de probabilidad				
4.9125	0.0267				
Prueba paramétrica aplicada a los rangos (ANOVA)					
Fuente variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Tipos de bosque	1	97.2000	97.2000	7.03	0.020
Dentro de bosques	13	179.800	13.8306		
Total	14	277.000			
Valores	7				
Máximo valor	0.00001				

Cuadro 49. Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para *Simarouba amara*.
Densidad de latizales

Tipo de bosque		Media de rangos	Tamaño muestra		
Continuo		9.4	10		
Fragmento		11.5	10		
Total		10.5	20		
Prueba Kruskal-Wallis					
Estadístico	Valor de probabilidad				
1.4169	0.2369				
Prueba paramétrica aplicada a los rangos (ANOVA)					
Fuente variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Tipos de bosque	1	24.2000	24.2000	1.45	0.244
Dentro de bosques	18	300.300	16.6833		
Total	19	324.500			
Valores	18				
Máximo valor	0.00001				

Cuadro 50. Comparación de medias de rangos. *Simarouba amara*. Densidad de brinzales

Tipo de bosque	Media de rangos	Grupos homogéneos
Fragmento	9.8000	I*
Continuo	4.4000	----- I*
Nivel de significancia	0.050	
Valor critico Z	1.96	

* Las dos medias son significativamente diferentes.

Comparación de medias de rangos. *Simarouba amara*. Densidad de latizales

Tipo de bosque	Media de rangos	Grupos homogéneos
Fragmento	11.600	I*
Continuo	9.400	I*
Nivel de significancia	0.05	
Valor critico Z	1.96	

* Las dos medias no son significativamente diferentes.

Cuadro 51 Estadística descriptiva. *Simarouba amara*. Densidad de brinzales

Variable	Nivel	N	Suma	Medias	Desviación estándar	Varianza	Error estándar
Tipo bosque	Continuo	11	107.20	9.7455	8.4305	71.075	2.5419
	Fragmento	10	641.20	64.120	53.454	4026.4	20.066
		21	748.40	35.633	51.203	2621.8	11.173

Cuadro 52. Estadística descriptiva. *Simarouba amara*. Densidad de latizales

Variable	Nivel	N	Suma	Medias	Desviación estándar	Varianza	Error estándar
Tipo bosque	Continuo	10	12.500	1.2500	3.9528	15.625	1.25
	Fragmento	10	12.210	12.210	23.453	550.52	7.4197
		20	134.60	6.73	17.314	299.79	3.8716

Cuadro 53. Prueba de Bartlett para homogeneidad de varianzas
Densidad de brinzales

Chi cuadrado	Grados de libertad	P
25.21	1	0.0000

Cuadro 54. Prueba de Bartlett para homogeneidad de varianzas
Densidad de latizales

Chi cuadrado	Grados de libertad	P
15.34	1	0.0001

Cuadro 55. Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para *Virola koschnyi*
Densidad de brinzales

Tipo de bosque		Media de rangos	Tamaño muestra			
Continuo		9.1	10			
Fragmento		7.5	6			
Total		8.5	16			
Prueba Kruskal-Wallis						
Estadístico	Valor de probabilidad					
0.4337	0.5102					
Prueba paramétrica aplicada a los rangos (ANOVA)						
Fuente variación		Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Tipos de bosque		1	9.600	9.6000	0.42	0.528
Dentro de bosques		14	322.400	23.0285		
Total		15	332.000			
Valores		11				
Máximo valor		0.00001				

Cuadro 56. Prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para *Virola koschnyi*
Densidad de latizales

Tipo de bosque		Media de rangos	Tamaño muestra			
Continuo		8.0	10			
Fragmento		9.3	6			
Total		8.5	16			
Prueba Kruskal-Wallis						
Estadístico	Valor de probabilidad					
0.3643	0.5461					
Prueba paramétrica aplicada a los rangos (ANOVA)						
Fuente variación		Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Tipos de bosque		1	6.666	6.666	0.35	0.564
Dentro de bosques		14	267.833	19.1310	-	
Total		15	274.500			
Valores		16				
Máximo valor		0.00001				

Cuadro 57. Comparación de medias de rangos. *Virola koschnyi*. Densidad de brinzales

Tipo de bosque	Media de rangos	Grupos homogéneos
Fragmento	9.100	I*
Continuo	7.500	I*
Nivel de significancia	0.050	
Valor critico Z	1.96	

* Las dos medias no son significativamente diferentes.

Cuadro 58. Comparación de medias de rangos. *Virola koschnyi*. Densidad de latizales

Tipo de bosque	Media de rangos	Grupos homogéneos
Fragmento	9.333	I*
Continuo	8.000	I*
Nivel de significancia	0.05	
Valor critico Z	1.96	

• Las dos medias no son significativamente diferentes.

Cuadro 59. Estadística descriptiva. *Virola koschnyi*. Densidad de brinzales

Variable	Nivel	N	Suma	Medias	Desviación estándar	Varianza	Error estándar
Tipo bosque	Continuo	10	925	92.5	107.40	11535	33.963
	Fragmento	6	137.50	22.91	14.513	213.54	5.9558
		16	1062.5	66.40	90.568	8202.5	22.542

Cuadro 60. Estadística descriptiva. *Virola koschnyi*. Densidad de latizales

Variable	Nivel	N	Suma	Medias	Desviación estándar	Varianza	Error estándar
Tipo bosque	Continuo	10	150	15.00	31.623	1000.0	10.00
	Fragmento	6	50	8.33	6.455	41.557	2.63
		16	200	12.50	25.000	625.00	6.25

Cuadro 61. Prueba de Bartlett para homogeneidad de varianzas
Densidad de brinzales

Chi cuadrado	Grados de libertad	P
12.88	1	0.0003

Cuadro 62. Prueba de Bartlett para homogeneidad de varianzas
Densidad de latizales

Chi cuadrado	Grados de libertad	P
9.28	1	0.0023

Cuadro 63. Pruebas de normalidad

Diámetro	Distancia	Producción de frutos
W= 0.96 p<0.34	W= 0.91 p<0.05	W= 0.84 p<0.05