

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADUADOS**

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LA ECOLOGÍA
REPRODUCTIVA DE *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) Vischer EN EL BOSQUE
HÚMEDO DE COSTA RICA**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgraduados, 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:

Magíster Scientiae

Por:

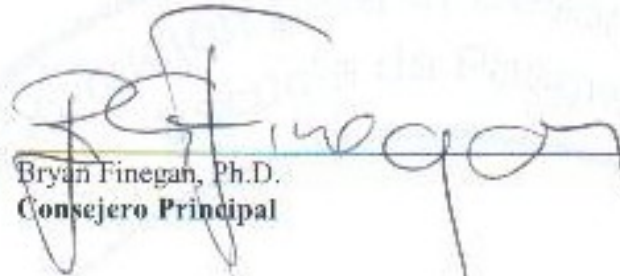
Betty Flores Llampá

Turrialba, Costa Rica

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

MAGISTER SCIENTIAE

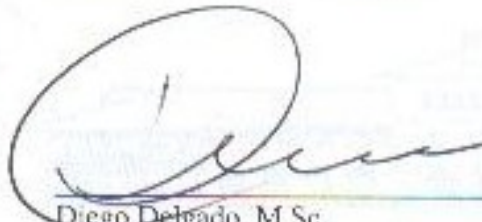
FIRMANTES:



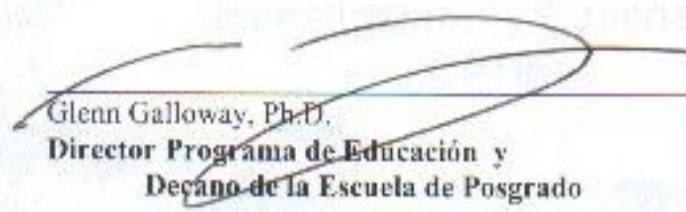
Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



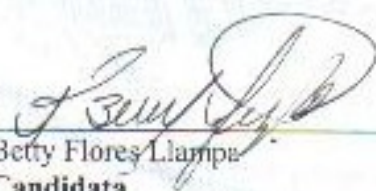
Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
**Director Programa de Educación y
Decano de la Escuela de Posgrado**



Betty Flores Llampu
Candidata

DEDICATORIA

A mi familia y mis amigos, quienes desde la distancia me apoyaron con palabras de aliento para seguir adelante y alcanzar la meta en CATIE.

AGRADECIMIENTOS

A Chemonics Internacional (USAID) y CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) quienes depositaron su confianza en mi persona y financiaron mis estudios de Maestría.

A FUNDECOR (Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central) por el financiamiento parcial para los asistentes de campo y su apoyo en la selección de los fragmentos de bosque.

A la OET (Organización para estudios tropicales) por permitir el uso del bosque para el desarrollo del presente estudio.

A todos los profesores del CATIE, que dedicaron parte de su tiempo para transmitirme sus valiosos conocimientos.

Al Dr. Bryan Finegan, por su apoyo y su valioso asesoramiento en el desarrollo del estudio.

A los profesores Fernando Casanoves y Diego Delgado por el apoyo brindado en la investigación y sus valiosas sugerencias para mejorar el documento.

Al Dr. Jorge Lobo por las valiosas observaciones y sugerencias en la fase inicial de la investigación.

A la Sra. María Flores y su familia por su amabilidad y hospitalidad que hicieron más grata mi permanencia durante la fase de campo en Puerto Viejo de Sarapiquí.

A todo el personal de la Escuela de Posgrado, la Biblioteca Orton y todas las personas que de una u otra manera facilitaron el desarrollo del presente trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	vii
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE FOTOGRAFIAS	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivos	3
1.1.1. Objetivo general	3
1.1.2. Objetivos específicos	3
1.2. Hipótesis	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Fragmentación	4
2.1.1. Efecto de área y borde	5
2.1.2. Efecto de aislamiento	5
2.1.3. Metapoblaciones	5
2.2. Ecología reproductiva de las plantas tropicales.....	6
2.2.1. Distribución y establecimiento de especies.....	7
2.2.2. Producción de frutos y semillas.....	7
2.3. Interacciones planta-animal	8
2.3.1. Abundancia de dispersores y depredadores.....	8
2.3.2. Importancia de los dispersores y depredadores	9
2.3.3. Efectos de la herbivoría sobre el crecimiento y la reproducción de las plantas.....	10
2.4. Características generales de <i>Quararibea ochrocalyx</i>	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1. Área de estudio	14
3.2. Diseño del estudio.....	16
3.2.1. Selección y descripción de sitios de estudio	16
3.2.1.1. Bosque continuo	16
3.2.1.2. Fragmentos de bosque.....	16
3.2.2. Determinación de la densidad de <i>Quararibea ochrocalyx</i>	17
3.2.3. Regeneración con relación al adulto coespecífico más próximo	18
3.2.4. Herbivoría en plántulas de <i>Q. ochrocalyx</i>	19
3.2.5. Cuantificación y colecta de frutos de <i>Q. ochrocalyx</i>	23
3.2.6. Depredación de semillas antes de la dispersión	24
3.2.7. Depredación post-dispersión de semillas de <i>Quararibea ochrocalyx</i>	24
3.3. Análisis de datos	25

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	27
4.1. Densidad de <i>Quararibea ochrocalyx</i>	27
4.2. Abundancia de plántulas con relación al adulto coespecífico más próximo	30
4.3. Herbivoría en plántulas de <i>Quararibea ochrocalyx</i>	33
4.5. Variación en la producción de frutos.....	37
4.6. Depredación de semillas antes de la dispersión.....	39
4.7. Remoción y depredación de semillas post-dispersión	41
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	45
6. BIBLIOGRAFÍA	47
7. ANEXOS	56

Flores, B. 2004. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) Vischer en el bosque húmedo de Costa Rica. Tesis M. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 58 p.

Palabras Claves: Cobertura de vegetación, densidad, depredación y remoción de semillas, fragmentación, herbivoría, *Quararibea ochrocalyx*, producción de frutos, regeneración.

RESUMEN

En el presente estudio se evaluó el efecto de la fragmentación sobre la densidad de plantas, producción de frutos, depredación de semillas y herbivoría en fragmentos de bosque y bosque continuo en la zona norte de Costa Rica. La densidad de árboles mayores a 5cm de DAP y de las plántulas menores a 1m de altura fue similar en los sitios de estudio. Sin embargo, la densidad de plantas juveniles (>2m y <5cm DAP) de *Quararibea ochrocalyx* fue menor en los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo. La abundancia de la regeneración por clase de altura y con relación a la distancia al adulto reproductivo mostró variaciones entre los sitios de estudio, presentando mayor abundancia de plántulas (≤ 1 m altura) a menor distancia del árbol parental y menor abundancia de plantas juveniles (> 2 m altura y ≤ 5 cm de DAP) a mayor distancia en los fragmentos de bosque. La tasa de herbivoría varió entre sitios de estudio, mostrando mayor tasa de herbivoría en los fragmentos de bosque. Por otro lado, las hojas nuevas presentaron mayor tasa de herbivoría con relación a las hojas viejas tanto en los fragmentos de bosque como en el bosque continuo. La producción de frutos no mostró variaciones significativas entre los sitios de estudio. Sin embargo, el período de maduración de frutos en los fragmentos de bosque fue más corto; en cambio, el bosque continuo presentó un período de maduración más amplio y relativamente constante. Asimismo, en el bosque continuo se registró mayor depredación de frutos por mamíferos que en los fragmentos de bosque. En cuanto a la depredación pre-dispersión y post-dispersión de semillas por insectos no se encontraron diferencias entre los sitios de estudio. Sin embargo, la tasa de remoción fue mayor en el bosque continuo con relación a los fragmentos de bosque. Los resultados obtenidos en este estudio, principalmente con relación a la disminución de plantas juveniles en los fragmentos de bosque, podrían deberse a los cambios en el microambiente y la interacción con sus dispersores. Por lo tanto el grado de conocimiento de la regeneración e interacción con sus depredadores y las causas de su fracaso quizás es el paso más importante hacia el logro de la sostenibilidad de estos bosques.

Flores, B. 2004. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) Vischer in the tropical humid forest of Costa Rica. Thesis M. Sc. Turrialba, CR., CATIE, 58 p.

Key words: Density, fragmentation, herbivory, *Quararibea ochrocalyx*, seed set, seed depredation and remotion and, regeneration, vegetation coverage.

ABSTRACT

The present study evaluated the effects of fragmentation on plant density, fruit production, predation of seeds and herbivory in fragmented forests and in continuous forest in northern Costa Rica. The density of trees > 5cm dbh and of seedlings < 1m tall was similar across all sites. However, the density of juvenile plants (>2m and <5cm dbh) of *Quararibea ochrocalyx* was lower in the forest fragments compared to continuous forest. Regeneration abundance by height class in relation to distance from reproductive adults varied among the study sites, seedling abundance (≤ 1 m tall) being greater close to parent trees in fragments, and sapling abundance (> 2 m tall and ≤ 5 cm dbh) being lower also in fragments, on comparison with continuous forest. Herbivory rates were higher in fragments, and higher in new leaves than mature leaves across all sites. Fruit production showed no significant variations among the study sites. However, the fruit maturation time in the forest fragments was shorter than in continuous forest. Furthermore, in continuous forest seed predation by mammals was higher than in forest fragments. Seed predation by insects before and after dispersal was similar between study sites. However, the rate of seed removal was higher in continuous forest related to forest fragments. The decrease of juvenile plants shown in the forest fragments could be the result of the changes in the microhabitat and the interaction with their dispersers. Therefore, increased knowledge of regeneration, the plant species' interaction with its predators and dispersers and the causes of failure in these ecological processes may be one of the most important steps toward the achievement of sustainability of forest fragments in northern Costa Rica.

LISTA DE CUADROS

Página

- Cuadro 1. Resumen de las características de los sitios seleccionados para el estudio en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. MF = bosque bajo manejo forestal, C = bosque bajo conservación.17
- Cuadro 2. Número promedio y error estándar de la regeneración natural agrupada en cinco rangos de distancia y tres alturas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Los resultados de la prueba de χ^2 y el valor de P corresponden a la comparación entre clases de altura y sitios por distancia.32
- Cuadro 3. Porcentaje promedio y error estándar del área foliar depredada por herbívoros masticadores-cortadores y minadores en *Q. ochrocalyx* (% / día = porcentaje del área foliar removida por día), en fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Las letras mayúsculas distintas indican diferencia entre sitios para cada tipo de hoja y letras minúsculas distintas indican diferencia entre tipos de hojas dentro de cada sitio (comparación múltiple de Tukey, $\alpha = 0.05$).34
- Cuadro 4. Tamaño y número promedio (error estándar) de hojas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.35
- Cuadro 5. Porcentaje promedio y error estándar de semillas registradas en los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) y bosque continuo (La Selva) agrupadas en: Dep-Insec = semillas con indicios de depredación por insectos, No-viables = semillas vacías sin embrión, Viable = semillas viables.40
- Cuadro 6. Porcentaje promedio y error estándar de semillas, según el destino que tuvieron después de 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Removido = semillas removidas del lugar original, Dep-Insec = con indicios de depredación de insectos, Dep-Mam = con indicios de depredación por mamíferos (*Tayassu spp*), Germinado = presencia de radícula y hojas, Perdido = semillas desaparecidas, Aplastado = semillas que quedaron aplastadas con la caída de árboles, Sin-disturbio = semillas que quedaron en el sitio original. Las letras diferentes en el cuadro indican diferencia entre los sitios (comparación múltiple de Duncan, $\alpha = 0.05$).43

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio, Costa Rica	14
Figura 2. Temperatura promedio máximo por mes, registrado en la estación Bridge de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Fuente OTS 2004.	15
Figura 3. Precipitación promedio por mes, registrada en la estación Bridge de la Estación Biológica la Selva, Costa Rica. Fuente OTS (2004).	15
Figura 4. Esquema de las parcelas establecidas (50 m x 50 m, 10 m x 10 m y 2 m x 2 m) para determinar la densidad de individuos de <i>Q. ochrocalyx</i> en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	18
Figura 5. Esquema de las parcelas circulares (4 m de radio) y rectangulares (4 m x 20 m) establecidas para determinar la abundancia de plántulas con relación al árbol adulto más próximo, en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	19
Figura 6. Número promedio de individuos adultos de <i>Q. ochrocalyx</i> (≥ 5 cm DAP) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	27
Figura 7. Número promedio de plántulas (≤ 1.5 m de altura) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque húmedo tropical de Costa Rica.	28
Figura 8. Número promedio de plantas > 1.5 m de altura y < 5 cm de DAP (Individuos juveniles) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque húmedo tropical de Costa Rica. Las letras diferentes sobre la barra indican diferencia entre sitios (comparación múltiple de Tukey, $\alpha = 0.05$).	29
Figura 9. Porcentaje promedio y error estándar de cobertura de vegetación por estrato (dosel, estrato medio y sotobosque) registrada en los fragmentos de bosque y bosque continuo, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	36

Figura 10. Número promedio y error estándar de la producción de frutos por árbol registrados en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	37
Figura 11. Porcentaje promedio y error estándar de la producción de frutos maduros de <i>Quararibea ochrocalyx</i> , registrados en los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) y bosque continuo (La Selva) del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	39
Figura 12. Porcentaje promedio de semillas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo, distribuida en cuatro categorías: Árbol = frutos (expresado en número de semillas) que quedaron en el árbol, DepMam = semillas con indicios de depredación por mamíferos, Desap = semillas reportadas como desaparecidas, Suelo = semillas caídas bajo la misma proyección de la copa del árbol parental y sin indicios de depredación por mamíferos.	41
Figura 13. Porcentaje promedio y error estándar de semillas removidas por depredadores- dispersores terrestres en 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	42
Figura 14. Porcentaje de semillas sin escarificación clasificadas según el destino que tuvieron después de 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Dep-Insec = con indicios de depredación de insectos, Dep-Mam = indicios de depredación por mamíferos (<i>Tayassu spp</i>), Perdido = semillas desaparecidas, Germinado = presencia de radícula y hojas, Removido = semillas removidas del lugar original, Sin-disturbio = semillas que quedaron en el sitio original.	44

LISTA DE FOTOGRAFIAS

Página

Foto 1. Fotografía de <i>Q. ochrocalyx</i> en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. a = botones florares, b = flor, c = fruto en desarrollo, d = corte transversal de un fruto maduro y semillas.....	13
Foto 2. Foto de una plántula (menor a 1.5 m de altura) de <i>Quararibea ochrocalyx</i> seleccionada para el estudio de la herbivoría, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.....	20
Foto 3. Foto de plántulas de <i>Quararibea ochrocalyx</i> donde se muestran la diferencia entre las hojas nuevas y maduras que fueron seleccionadas para el estudio de la herbivoría, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.	21
Foto 4. Plántula de <i>Q. ochrocalyx</i> con hojas seleccionadas con hilo y enumeradas con marcador permanente para el estudio de la herbivoría, en el bosque húmedo tropical de Costa Rica.....	21
Foto 5. Daño foliar ocasionado por insectos herbívoros cortadores-masticadores registrados en <i>Q. ochrocalyx</i> , Sarapiquí, Costa Rica.	22
Foto 6. Daño foliar ocasionado por insectos minadores registrados en <i>Q. ochrocalyx</i> , Sarapiquí, Costa Rica.....	22
Foto 7. Semillas de <i>Q. ochrocalyx</i> con signos de depredación por insectos.	24
Foto 8. Semillas de <i>Q. ochrocalyx</i> con signos de depredación por mamíferos medianos (<i>Tayassu</i> sp.).	24

1. INTRODUCCIÓN

La fragmentación y la destrucción de los bosques húmedos a causa de las actividades humanas están reduciendo la cobertura del bosque y como consecuencia disminuyendo las poblaciones de plantas e incrementando el aislamiento entre ellas (Kattan 2000, Perry 1994, Quesada *et al.* 2003). Además, están originando un mosaico de ecosistemas donde se encuentran parches de bosque natural, que suelen ser utilizados como refugios por poblaciones de especies nativas, de las cuales se desconoce su viabilidad a largo plazo.

Una de las consecuencias inevitables de la fragmentación es la creación de bordes o cambios abruptos entre el bosque y la matriz circundante, que influyen en las condiciones físicas (microclima) del ambiente (Cunningham 2000, Kattan 2000). Estos cambios pueden tener efectos negativos sobre algunas especies de plantas y animales del interior del bosque, como cambios en la densidad, flujo de animales, patrones de actividad y áreas de forrajeo (Kattan 2000). Por otro lado, el tamaño y el grado de aislamiento de los bosques remanentes pueden influir en la variación de los niveles de dispersión, polinización y depredación de semillas (Aizen y Feinsinger 1994, Benitez-Malvido 1998, Fuchs *et al.* 2003, Kattan 2000, Quesada *et al.* 2003).

Murcia (2000) indica que más del 90% de las especies arbóreas del bosque húmedo neotropical son polinizadas por insectos y vertebrados. De esta manera, las estructuras de las poblaciones de árboles tropicales pueden variar según el potencial de dispersión de los polinizadores y su respuesta conductual a la densidad de árboles con flor, a las perturbaciones del hábitat y otros factores ambientales (Nason 2000). Asimismo, la atracción de polinizadores está estrechamente relacionada con el tamaño de la población de plantas con flores (Sih y Baltus 1987). Por esto, la disminución en el tamaño poblacional de las plantas a causa de la fragmentación, podría reducir la producción de frutos y semillas debido a la insuficiente deposición de polen por los polinizadores, lo que los haría susceptibles a la extinción local (Ghazoul *et al.* 1998, Nason y Hamrick 1997, Newmark 1991, Tomimatsu y Ohara 2000, Tabarelli *et al.* 1999). Por otro lado, la depredación y la dispersión de semillas juega un papel muy importante en el establecimiento de nuevos individuos, que como consecuencia podrían determinar la forma de los bosques del futuro. Sin embargo, las razones o más bien la ocurrencia de este proceso no ha sido del todo demostrado en los bosques húmedos tropicales.

La región Atlántica Norte de Costa Rica ha sido considerada a escala nacional como uno de los relictos más importantes de bosque húmedo tropical en términos de cobertura vegetal (Herrera *et al.* 1997). Sin embargo, esta región a causa de las actividades humanas se encuentra fragmentada en parches de bosque rodeada por una matriz circundante de pasturas y cultivos, y además esta siendo sometida a la extracción de madera. Esta situación puede ser crítica, considerando que aun existen vacíos en el conocimiento sobre la capacidad que tienen los fragmentos para mantener las poblaciones viables de plantas y animales. En los últimos años la ecología del paisaje se ha convertido en un instrumento para entender los efectos de la fragmentación sobre la conservación de la biodiversidad, sin embargo se conoce muy poco acerca de los efectos de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de árboles en bosques húmedos tropicales (Cascante *et al.* 2002, Cunningham 2000, Fuchs *et al.* 2003). Esto se debe a que la mayoría de los estudios se han enfocado en especies de plantas herbáceas de las regiones templadas o subtropicales (Cunningham 2000).

Con este estudio se pretende obtener información acerca de los efectos de las interacciones de *Quararibea ochrocalyx* con sus depredadores-dispersores de semillas, herbívoros y su éxito reproductivo en fragmentos de bosque. Por ser una especie de bosque maduro y por las particularidades de su biología reproductiva *Q. ochrocalyx* podría ser sensible a los cambios inducidos por la fragmentación, a su vez podría ser una especie indicadora de los requerimientos de hábitat para mantener comunidades viables en hábitat fragmentados. Un estudio como este podría contribuir al desarrollo de herramientas para la toma de decisiones a favor de la conservación y el manejo sostenible de los recursos naturales.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia y ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx*, en un bosque muy húmedo tropical.

1.1.2. Objetivos específicos

- Determinar la densidad de *Quararibea ochrocalyx* en fragmentos de bosque y bosque continuo, y su distribución en diferentes clases diamétricas (adultos reproductivos, juveniles y plántulas).
- Determinar la abundancia de la regeneración por clases de altura de *Q. ochrocalyx* con relación a la distancia del árbol adulto (parental) en los fragmentos de bosque y bosque continuo.
- Estimar la tasa de herbivoría en plántulas (<2m de altura) de *Q. ochrocalyx* ubicadas en los fragmentos de bosque y bosque continuo.
- Determinar la cantidad de frutos producidos por *Q. ochrocalyx* en los fragmentos de bosque y bosque continuo.
- Evaluar la depredación y remoción pre-dispersión y post-dispersión en semillas de *Q. ochrocalyx* en el bosque continuo y los fragmentos de bosque.

1.2. Hipótesis

- La densidad de *Quararibea ochrocalyx* es mayor en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque y bosque continuo.
- La abundancia de la regeneración por clase de altura se distribuye de forma diferente con relación a la distancia del adulto reproductivo, entre los fragmentos de bosque y bosque continuo.
- La tasa de herbivoría en plántulas es mayor en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo.
- Hay mayor producción de frutos de *Q. ochrocalyx* en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque.
- La depredación y remoción pre-dispersión y post-dispersión en semillas de *Q. ochrocalyx* son mayores en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Fragmentación

Durante las últimas décadas las actividades humanas como resultado de la presión sobre los recursos naturales y el aprovechamiento inadecuado de la tierra, han provocado un acelerado deterioro de la biodiversidad en los bosques húmedos tropicales (Benitez-Malvido y Martinez-Ramos 2003, Kattan 2000). Una de las principales causas de la disminución de la biodiversidad es la deforestación y la fragmentación, esto se debe primordialmente al cambio en el uso del suelo y la consiguiente transformación de los bosques o selvas en zonas agrícolas o pecuarias (Kattan 2000). Por ejemplo, en la década de los 80, en el bosque tropical de América se perdieron 74 millones de hectáreas de bosque a una tasa anual de deforestación de 0.75 % y el área cubierta de pasturas paso de un 26% a un 53% (Viña y Cavelier 1999, Whitmore 1997). En Costa Rica entre 1986 y 1991 se perdieron 225.000 ha de bosque húmedo tropical y húmedo premontano, convirtiendo el 55 % de los bosques en fragmentos de área entre 3 y 50 ha (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001).

La fragmentación en el bosque húmedo tropical tiene consecuencia inmediata sobre la reducción del hábitat para las especies y puede ocasionar un proceso de defaunación o desaparición parcial o total de comunidades de algunos grupos como insectos, aves y mamíferos (Cosson *et al.* 1999, Dirzo y García 1992, Kattan 2000, Newmark 1991). Los mecanismos de extinción local a escala de fragmento se relacionan principalmente con el efecto de área, efecto de aislamiento y efecto de borde. Estos efectos pueden actuar simultáneamente en complejas redes de interacciones y el resultado final dependerá de la historia natural de cada organismo (Gilpin y Soulé 1986 *en* Kattan 2000, Tschardtke *et al.* 2002). Por otro lado, el grado de interrelación de los fragmentos determina la viabilidad de las poblaciones de especies remanentes en el mediano y largo plazo, ya que si ésta no existe pueden producirse procesos de aislamiento, como disminución de la polinización, la dispersión y favorecer los procesos endogámicos, lo cual llevaría a la pérdida de recursos genéticos, o bien podría llegar hasta la extinción local de algunas especies (Trani y Giles 1999). Recientemente se han estado documentando los efectos negativos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología de los bosques tropicales. Por ejemplo, estudios realizados en los bosques tropicales de Brasil, Panamá, Ecuador, Colombia, y Venezuela han documentado extinciones locales de aves, cambios en la dinámica poblacional de árboles, como el incremento en la abundancia de árboles pioneros y la disminución de especies arbóreas típicas del interior del bosque (Benitez-Malvido 1998, Laurence *et al.* 1998).

2.1.1. Efecto de área y borde

El tamaño del fragmento juega un papel muy importante en la relación de riqueza y diversidad de especies dentro de la comunidad ecológica del parche (Bennet 2004, Kattan 2000). Por otro lado, la probabilidad de persistencia de una especie dependerá del tamaño de la población y su dinámica poblacional. Por tanto, cuanto más pequeña sea la población remanente mayor será la probabilidad de extinción (Kattan 2000). Por otro lado, la amplitud del hábitat interior está en función del área y la forma, por lo que a medida que el área disminuye, un porcentaje mayor del área se convierte en hábitat de borde. Por tanto, mientras más pequeño sea el área mayor será el impacto del efecto de borde, debido a que se afecta una mayor proporción del área total (Kattan 2000). Laurence y Bierregard (1997) han definido el efecto de borde como la influencia del medio externo sobre la parte marginal del área boscosa, causando principalmente alteraciones físicas (abiótico) y estructurales (bióticos). Las alteraciones físicas, como el incremento de la velocidad del viento, variaciones en la temperatura, penetración lateral de la luz y la disminución de la humedad, influyen en los procesos biológicos tales como la fotosíntesis, el desarrollo de la vegetación, la descomposición y el ciclo de nutrientes (Saunders *et al.* 1991, Tscharntke *et al.* 2002). Debido a los cambios en el microclima (temperatura, humedad, incidencia de fuego, viento) creados por el borde la comunidad de plantas se torna más susceptible a la mortalidad y caída de árboles. Por otro lado, las especies que requieren mayor luz y menor humedad invaden los bordes o aumentan sus poblaciones, en cambio las especies típicas del interior del bosque disminuyen sus poblaciones en estas áreas (Laurence y Bierregard 1997).

2.1.2. Efecto de aislamiento

El grado de aislamiento del bosque remanente puede ser determinante para la disminución de la diversidad de especies de un fragmento, especialmente si se trata de especies sensitivas al tamaño del área debido a que tienen requerimientos de áreas extensas y los fragmentos pequeños no son adecuados para satisfacerlos (Kattan 2000). El grado de aislamiento generalmente se da en función de la movilidad de los organismos y su capacidad de utilizar el hábitat de la matriz circundante. Por esto, aún si no existiera conexión física los organismos podrían movilizarse de un fragmento a otro (Kattan 2000).

2.1.3. Metapoblaciones

La fragmentación del hábitat tiene consecuencias drásticas en la dinámica poblacional de las especies, y muchas especies se tornan susceptibles a la extinción por problemas genéticos, demográficos o ambientales. Sin embargo, no todas las especies reaccionan de

la misma forma ante los disturbios ocasionados por la fragmentación, debido a que las especies presentan diversos grados de continuidad en su distribución espacial; por ejemplo las especies generalistas mantienen poblaciones continuas que facilitan el movimiento de individuos incrementando el intercambio genético y la colonización de nuevas áreas; En cambio, las especies con requerimientos más especializadas se presentan subdivididas (metapoblaciones) en una red de poblaciones localmente inestables y discontinuas que interactúan entre sí (Hanski *et al.* 1996, Smith y Smith 2001). Estas metapoblaciones o subpoblaciones de poblaciones han sido definidas como un conjunto de poblaciones con patrones dinámicos de extinciones locales, recolonizaciones, flujo genético y migraciones entre subunidades que ayudan a evitar la extinción de toda la metapoblación (Hanski *et al.* 1996, Smith y Smith 2001).

Una metapoblación puede estar caracterizada por una o más poblaciones núcleo (fuente) con abundancia relativamente estable y varias poblaciones satélites (sumidero) con abundancia fluctuante. De hecho, algunas poblaciones sumidero se mantienen por la inmigración de individuos de otras poblaciones fuente y no por la reproducción local (Bleich *et al.* 1990). Por otro lado, la destrucción del hábitat de una población fuente puede resultar en la extinción de numerosas poblaciones más pequeñas que dependen de ellas para la colonización periódica (Primack 2001a). Por ende, la persistencia de una metapoblación a largo plazo, depende de la existencia de varias poblaciones relativamente próximas que garanticen el flujo de individuos entre fragmentos (Bleich *et al.* 1990). Por tanto, antes de someter tales poblaciones a un plan de conservación para evitar su extinción, es indispensable comprender cómo interactúan las poblaciones.

2.2. Ecología reproductiva de las plantas tropicales

En las últimas décadas se ha generado información que permite entender mejor la ecología reproductiva de algunas poblaciones vegetales tropicales (Bawa *et al.* 1985a, Bawa *et al.* 1985b, Doust y Doust 1988, Kress y Beach 1994, Ramírez 1993, Rocha y Aguilar 2001). Sin embargo, aún existen vacíos en el conocimiento ya que los bosques tropicales presentan una alta diversidad de especies y una dinámica poblacional muy compleja. Por esto, es necesario conocer la ecología reproductiva de las especies que componen estas comunidades vegetales, así como las interacciones planta-animal y su éxito reproductivo (Cascante *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003).

2.2.1. Distribución y establecimiento de especies

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos que se encuentran sujetos a la influencia de una amplia gama de procesos ambientales (Scatena 2000). Por lo tanto, existen muchos factores bióticos y abióticos que influyen en la distribución de las especies tanto a escala local como regional. Janzen (1970), Perry (1994) y Smith y Smith (2001) indican que la densidad y el distanciamiento de adultos de cada especie responden a la acción de los depredadores y patógenos. Esto es debido a que cada árbol en estado reproductivo está rodeado por un perímetro considerado “crítico” donde la mortalidad de semillas, plántulas y brinzales es muy alta por la acción de los depredadores y patógenos. Asimismo, el momento en que ocurre la depredación (antes o después de la dispersión) incide en el patrón de distribución espacial de las plántulas, ya que la depredación antes de la dispersión reduce la cantidad efectiva de la producción de semillas y en consecuencia disminuye indirectamente la distancia a la que pueden dispersarse (Dalling 2000).

2.2.2. Producción de frutos y semillas

Tradicionalmente los estudios de ecología reproductiva en plantas han enfatizado en la polinización y la dispersión de semillas, en cambio la producción de semillas y frutos ha recibido menos atención (Lee 1988). La producción de semillas viables es fundamental para asegurar la continuidad de las sucesivas generaciones de las plantas (Moreira y Arnáez 1995).

El número de óvulos que se convierten en semillas puede ser limitado por el número de óvulos producidos, la cantidad y calidad de polen transferido, cantidad de nutrientes disponibles, herbívoros, predadores, enfermedades y los agentes físicos del ambiente (Dalling 2000, Restrepo 2000). Asimismo, varios estudios han documentado que la cantidad y calidad de las semillas producidas por una planta son limitadas por la disponibilidad de polen compatible (Lawrence y Barrett 1996, Navarro 1998 y Navarro *et al.* 2000). Por esto, los mecanismos de incompatibilidad y la procedencia del polen pueden determinar la producción o no de frutos. Por ejemplo, Cascante *et al.* (2002) en un estudio realizado en el bosque seco tropical de México encontró que el éxito reproductivo de *Samanea saman* fue afectado negativamente por la fragmentación del hábitat, debido a la insuficiente deposición de polen en los estigmas de las flores por parte de los polinizadores. Por otro lado, la depredación de frutos también puede ejercer una presión sobre algunos patrones de producción de las plantas, tales como la disminución en el peso de las semillas y la producción masiva de frutos para evitar la depredación (Dalling 2000).

2.3. Interacciones planta-animal

Las plantas y los animales experimentan múltiples fuerzas selectivas a través de las diferentes interacciones que establecen con organismos mutualistas y antagonistas, ya sea directa o indirectamente, las cuales pueden tener resultados a diferentes escalas tanto en ecológica como en la evolutiva (Guariguata y Kattan 2000). Por ejemplo, en habitats tropicales, subtropicales y mediterráneos, una proporción alta de especies de plantas es consumida, polinizada y/o dispersada por animales. Por lo tanto, estas interacciones son, centrales en el flujo de energía y dinámica de estos ecosistemas. Por otro lado, la gran diversidad de formas, tamaños y colores de flores polinizadas por animales refleja la gran diversidad de interacciones planta-polinizador que pueden existir (Bawa *et al.* 1985a, 1985b; Murcia 2000). Asimismo, las interacciones entre frutas, insectos y vertebrados frugívoros constituyen un verdadero laboratorio evolutivo en el que los intereses de cada organismo van en diferentes direcciones (Guariguata y Kattan 2000). A pesar de ello, se conoce aun muy poco de cómo se estructuran estas interacciones en comunidades de alta diversidad y de cómo ello influye en su dinámica y estabilidad. Sin embargo, los resultados de millones de años de evolución y coevolución pueden ser destruidos de manera imperceptible por las interferencias humanas. La extinción de las interacciones es, en muchos casos, tan solo la antesala de la extinción de los organismos que en ellas participaban. Por esto, en la actualidad la atención se ha dirigido principalmente al impacto que tienen las actividades humanas sobre las interacciones entre las plantas y sus polinizadores, depredadores y dispersores de semillas (Quesada *et al.* 2003, Cunningham 2000, Dalling 2000).

2.3.1. Abundancia de dispersores y depredadores

La abundancia de las especies dispersoras puede ser afectada por las condiciones del hábitat fragmentado, disminuyendo o incrementando su abundancia, especialmente de aquellas especies adaptadas a áreas antropogénicas, por consiguiente afectando potencialmente la polinización y la producción de frutos (Kattan 2000). Además, las poblaciones pequeñas de plantas con flores son menos atractivas para los polinizadores, lo cual puede influir en la producción de frutos. En los bosques fragmentados la pérdida del hábitat y la cacería de muchas especies dispersoras (aves, mamíferos medianos y grandes) y depredadoras (herbívoros y granívoros) inducen a la desaparición de estos organismos (Redford 1992). Por lo tanto, el complejo proceso de la dispersión-depredación puede ser extensamente alterado y por consiguiente podría tener consecuencias negativas en la conservación de muchas especies arbóreas. Ya que la abundancia y diversidad de

dispersores es vital para la sobrevivencia de las poblaciones de árboles que están estrechamente relacionadas a la diseminación de las semillas (Chapman y Chapman 1995, Restrepo 2000).

2.3.2. Importancia de los dispersores y depredadores

En los bosques tropicales alrededor del 75% de las especies producen frutos carnosos, cuyas semillas son dispersadas por los animales (Smith y Smith 2001). Sin embargo, las plantas para poder hacer uso de los animales frugívoros como agentes de dispersión deben atraerlos en el momento oportuno, produciendo olores atractivos, reblandeciendo la textura, aumentando la cantidad de azúcares y aceite y dotando a sus frutos de colores vistosos. La dispersión de semillas por los animales que las ingieren y las defecan o acarrean de alguna forma a cierta distancia de su origen, es un servicio vital para que las plantas puedan escapar al ataque de depredadores o patógenos y colonicen nuevas áreas (Dalling 2000). Por otro lado, aunque los ecólogos han prestado más atención a la dispersión inicial, la dispersión secundaria o sea la trayectoria que siguen las semillas después de llegar al suelo también incide en el patrón de distribución espacial de las plantas (Chambers y MacMahon 1994). Por ejemplo los roedores caviomorfos (*Dasyprocta*, *Myoprocta*) transportan las semillas a varias decenas de metros de distancia y las esconden y entierran en lugares aptos para el establecimiento de plántulas, pero muchas veces éstas son olvidadas y logran germinar (Asquith 2000). Por otro lado, la distancia a la que son depositadas las semillas en relación con la planta progenitora determina en buena parte el beneficio que los frugívoros les ofrecen a las plantas. Algunos investigadores han documentado que la dispersión lejos de la planta progenitora aumenta la tasa de supervivencia de las semillas y las plántulas (Chapman y Chapman 1995, Restrepo 2000). Además, las consecuencias de los eventos de la dispersión de semillas se verán reflejadas a lo largo de todo el ciclo de vida de la planta (Nason et al. 1997, Schupp 1993).

La depredación de semillas es otro proceso llevado a cabo por los invertebrados y vertebrados, que tienen gran efecto en la regulación del crecimiento y reproducción de las plantas, la composición por especies de la comunidad vegetal y la distribución espacial de las mismas (Asquith 2000). Por ejemplo, el ataque de larvas de insectos, roedores e incluso pecaríes a las semillas concentradas bajo el árbol progenitor lleva a menudo a anular la regeneración local, ya que sólo las semillas alejadas del árbol podrán producir plántulas (Asquith 2000). En el bosque tropical se dice que el 50% de las semillas producidas mueren antes de germinar presas de animales y hongos (Janzen y Vazquez-Yanes 1991). Sin

embargo, las semillas pueden ser depredadas antes de la dispersión, es decir cuando están en pleno proceso de desarrollo o maduras pero todavía en el árbol o incluso cuando ya han caído al suelo pero no han sido dispersadas por un agente secundario, también pueden ser depredadas luego de la dispersión pero antes de la germinación (Dalling 2000). Por lo tanto, es importante tomar en cuenta el momento en que ocurre la depredación ya sea antes o después de la dispersión, ya que incide en el patrón de distribución espacial de las plántulas. Por ejemplo, la depredación previa a la dispersión reduce el tamaño efectivo de la producción de semillas e indirectamente reduce la distancia a la que éstas pueden dispersarse para establecerse en el sitio apropiado (Restrepo 2000). Otro efecto indirecto de la depredación previa a la dispersión podría ser una disminución en la visitación de dispersores de semillas (Dirzo y Domínguez 1986). Una estrategia que utilizan algunas plantas para reducir la depredación de semillas es la producción masiva de frutos, en este caso la población entera produce sus semillas de manera sincrónica luego de un intervalo no reproductivo mayor a un año (Dalling 2000).

2.3.3. Efectos de la herbivoría sobre el crecimiento y la reproducción de las plantas

El herbivorismo no solo influye en el crecimiento y en el éxito reproductivo de las plantas (Perry 1994). También, cumple un papel muy importante en la tasa de mortalidad, lo cual se puede observar entre las plántulas más próximas a los adultos de su misma especie, ya que esto afecta de forma especial a los estadios juveniles, cuando la planta es más vulnerable y menos competitiva en relación a la vegetación circundante (Barone y Coley 2000). Debido a que la substracción de tejidos vegetales como hojas, tallos y savia influye sobre la capacidad de la planta para sobrevivir, aunque no sea consumida por completo, lo cual lo situaría en desventaja competitiva con respecto a la vegetación circundante. Por otro lado, Marquis (1992) y Wong *et al.* (1990) reportaron los impactos negativos de la herbivoría sobre la floración y la producción de semillas. Lo cual podría tener un impacto considerable sobre la aptitud genética de las plantas y a su vez puede afectar la forma en que una población o una comunidad vegetal cambia a través del tiempo y el espacio (Barone y Coley 2000, Gramacho *et al.* 2001).

Según Coley y Barone (1996) en los bosques tropicales los insectos podrían consumir anualmente alrededor del 75% del área foliar total de la comunidad. Por ejemplo, en un estudio realizado en Barro Colorado - Panamá se ha documentado que los herbívoros que producen mayores daños al área foliar son los insectos masticadores que ocasionan aproximadamente un 72% del herbivorismo anual, aun cuando la densidad de mamíferos

folívoros arbóreos es relativamente alta (Leigh 1999). Por otro lado, muchos insectos chupadores no dejan ninguna evidencia del daño, por lo que es difícil hacer una evaluación adecuada de su impacto en las plantas (Barone y Coley 2000).

La calidad nutritiva del alimento aparentemente es más importante para los herbívoros que para los carnívoros o insectívoros porque tiene una gran influencia en el crecimiento y la sobrevivencia de los herbívoros (Barone y Coley 2000, Moraes 1994). Asimismo, Barone y Coley (2000) indican que los herbívoros que se alimentan de las hojas más nutritivas muestran una tasa de crecimiento más alto y pasan el estadio de pupa mucho más rápido con relación a los herbívoros que se alimentan de hojas poco nutritivas. Para los herbívoros un desarrollo acelerado puede ser ventajoso, pues significa acortar el período larval, etapa en la que son más vulnerables a la depredación (Benrey y Denno 1997). Por otro lado, una hoja joven y en pleno crecimiento carece de fibra y su contenido en agua y nitrógeno suele ser mayor que el de una hoja madura, lo cual contribuye a su alta tasa de herbivorismo (Barone y Coley 2000, Smith y Smith 2001). Coley y Barone (1996) indican que las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren una tasa diaria porcentual de daño de 5 a 25 veces más alta que la que experimentan las hojas maduras.

Las plantas del bosque tropical han evolucionado diferentes tipos de defensas mecánicas, estructurales y químicas cada vez más efectivas debido al daño provocado por los herbívoros y los patógenos (Barone y Coley 2000, Smith y Smith 2001). Entre las defensas químicas que presentan las plantas se encuentran los compuestos secundarios o metabolitos (taninos y terpenos), otras plantas producen alcaloides (cafeína y nicotina) y su función principal es atacar el sistema nervioso de los herbívoros, otras producen aminoácidos tóxicos e incluso llegan a producir compuestos que contienen cianuro (Barone y Coley 2000, Smith y Smith 2001). Además de las defensas químicas, las plantas han desarrollado una gran variedad de defensas físicas tales como espinas y vellosidades en las hojas. Sin embargo, la defensa física más eficaz que posee una hoja es su dureza que viene dada por su contenido de fibra y lignina en las paredes celulares (Barone y Coley 2000). Las hojas duras son difíciles de masticar y cortar, además la fibra y la lignina no se pueden digerir por lo que los herbívoros que se alimenten de estas hojas dejarían de percibir una porción significativa del contenido total de nutrientes del alimento ingerido (Smith y Smith 2001). Mientras el proceso de desarrollo y expansión de la hoja no haya finalizado, las paredes celulares de hojas jóvenes se ven físicamente imposibilitadas de volverse duras. Por lo tanto, la diferencia es marcada entre la dureza de las hojas jóvenes y

maduras (Barone y Coley 2000). Asimismo, Coley y Kursar (1996) reportaron una disminución considerable del herbivorismo inmediatamente cuando las hojas dejaron de crecer y comenzaron a endurecerse. Por esto la falta de dureza en las hojas jóvenes es quizás la principal causa de la alta tasa de herbivorismo en las hojas jóvenes.

2.4. Características generales de *Quararibea ochrocalyx*

Quararibea ochrocalyx pertenece a la familia bombacaceae y las especies de esta familia son árboles y arbustos altos, tienen hojas alternas simples o palmado compuestas y por lo común la madera es blanda y ligera (Longhi 1991). El tronco generalmente presenta un parénquima acuoso con pelos estrellados o peltados. Las flores son hermafroditas, actinomorfas y pentámeras, la polinización es realizada por los murciélagos (quiropterofilia) y el fruto es una cápsula loculicida o como una baya (Longhi 1991). *Quararibea ochrocalyx* es un árbol que mide de 6 a 20 m de altura, se lo reconoce por las hojas simples, alternas, glabras, ovado-lanceoladas, ápice obtuso a acuminado, base aguda a obtusa, con tres nervios basales (las hojas miden 25 cm de largo y 10 cm de ancho). Las flores son de color amarillo - anaranjado y están opuestas a las hojas y miden hasta 8 cm de largo incluyendo todas las estructuras florales (Foto 1). Los frutos son coriáceos y pueden medir de 3 - 4.7 x 2.5 - 4.2 cm, son de color pardusco y tienen el cáliz persistente (Zamora *et al.* 2000). El árbol ha sido observado con flores desde enero - mayo y de julio - noviembre y los frutos de febrero - junio y octubre - noviembre. La distribución de *Q. ochrocalyx* se extiende desde Costa Rica hasta Brasil. En Costa Rica se encuentra en los bosques de tierras bajas del atlántico, Sarapiquí, faldas de la Cordillera Volcánica Central, llanuras de Tortuguero y Bibrí (Zamora *et al.* 2000). Aparentemente *Q. ochrocalyx* es polinizada por *Hylonycteris underwoodi*, *Lichonycteris obscura*, *Glossophaga commissarisi* y *Lonchophylla robusta* (murciélagos de la subfamilia Glossophaginae), ya que según observaciones personales del Dr. Marco Tschapka en la Estación Biológica de la Selva estos murciélagos fueron observados visitando y transportando polen de las flores de *Q. ochrocalyx* (OTS 2002). Las especies *H. underwoodi* y *G. commissarisi* están presentes en la zona durante todo el año y tienen áreas de actividad más reducidas que las especies migratorias *L. obscura* y *L. robusta*, estas últimas están presentes de octubre - febrero (Tschapka 2004).



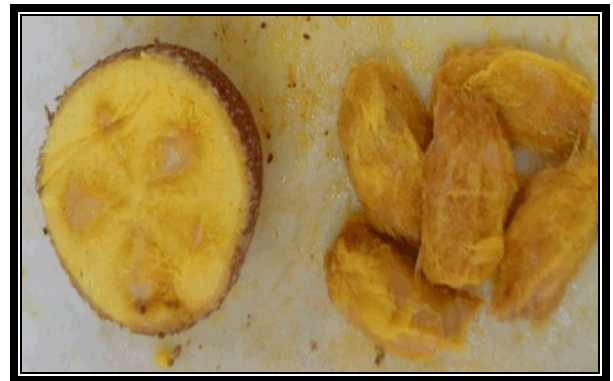
A



B



C



D

Foto 1. Fotografía de *Q. ochrocalyx* en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. **A** = botones florales, **B** = botón floral y flor, **C** = fruto en desarrollo, **D** = corte transversal de un fruto maduro y semillas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El estudio fue realizado en la región Huetar Norte, Cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica (Figura 1). El trabajo fue desarrollado específicamente en cuatro fragmentos de bosques manejados por la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) y el bosque continuo de la estación biológica La Selva, propiedad de la Organización para Estudios Tropicales (OET). La zona de vida según el sistema de clasificación de Holdridge (2000), corresponde al bosque muy húmedo tropical con temperatura promedio máximo 31°C, un promedio mínimo de 21°C y una temperatura media anual de 26°C (Figura 2).

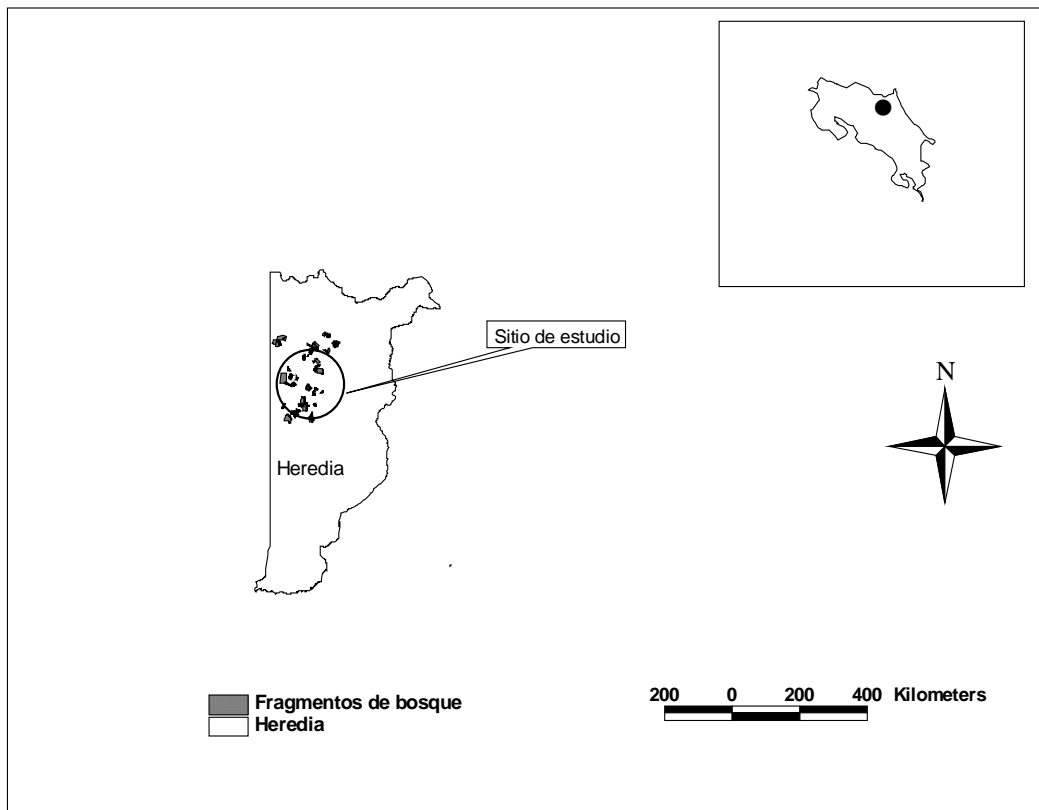


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio, Costa Rica

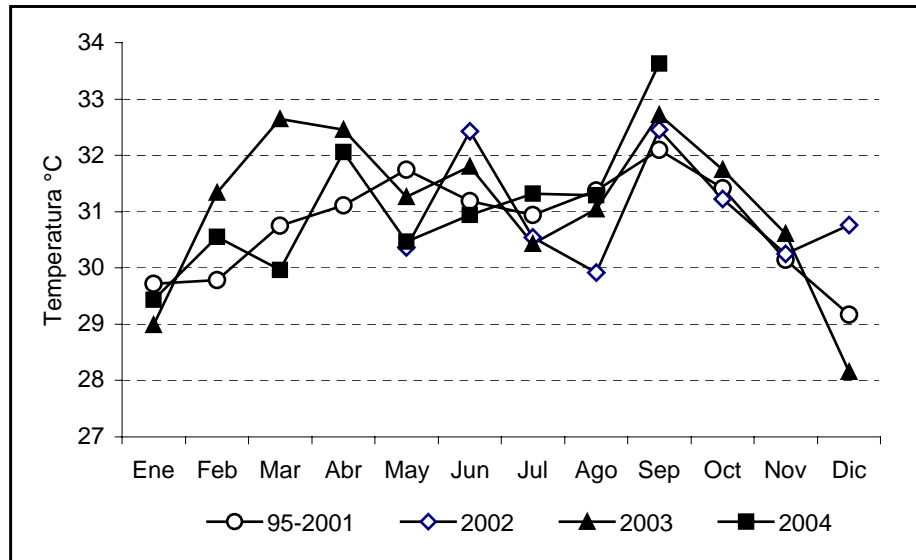


Figura 2. Temperatura promedio máximo por mes, registrado en la estación Bridge de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Fuente OTS 2004.

Según los datos de precipitación registrada desde hace nueve años (1995 al 2004) en la Estación Biológica la Selva, la precipitación promedio anual fluctúa entre 3000 y 4760 mm (metadata Estación Bridge). La zona se caracteriza por tener un régimen de precipitación distribuido durante todo el año, con períodos de descenso de la lluvia entre febrero a abril y un ligero aumento durante los meses de junio a agosto y noviembre a diciembre (Figura 3).

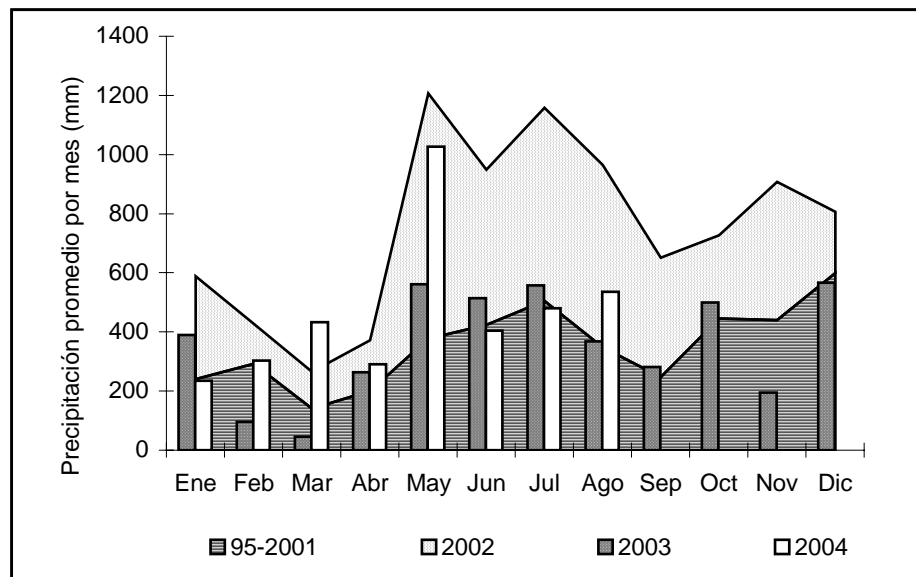


Figura 3. Precipitación promedio por mes, registrada en la estación Bridge de la Estación Biológica la Selva, Costa Rica. Fuente OTS (2004).

3.2. Diseño del estudio

3.2.1. Selección y descripción de sitios de estudio

La selección de los sitios para el estudio de *Quararibea ochrocalyx* fue principalmente basado en la presencia y su ubicación con relación al bosque continuo, para facilitar el monitoreo de la especie.

3.2.1.1. Bosque continuo

El bosque primario de la Estación Biológica La Selva fue seleccionado como bosque continuo debido a su condición de área protegida su accesibilidad y por ser una de las áreas con mayor extensión boscosa continua de la zona (1600 ha), el área esta ubicado en la confluencia de los ríos Puerto Viejo y Sarapiquí, al sur colinda con el Parque Nacional Braulio Carrillo que tiene 46,000 ha de bosque protegido. De acuerdo a la clasificación de Holdridge (2000), la Estación Biológica La Selva se encuentra en la zona de vida de bosque muy húmedo tropical, el 55% del área total es bosque primario, 7% es bosque talado de manera selectiva, 11% es bosque secundario joven, 18% es pastizal de sucesión temprana, el 8% son plantaciones abandonadas y un 0.5% son áreas demostrativas y de experimentación (McDade y Hartshom 1994). El sitio presenta tres ordenes de suelos: Entisoles, caracterizados por suelos jóvenes minerales que carecen de horizonte; Inceptisoles que son suelos relativamente jóvenes con el horizonte B indistinguible y Ultisoles que están caracterizados por suelos bien drenados con una acumulación de arcilla en el horizonte B (Sanford *et al.* 1994 y Sollins *et al.* 1994)

3.2.1.2. Fragmentos de bosque

Los fragmentos de bosque tomados en cuenta para el estudio fueron seleccionados basándose en la presencia de *Quararibea ochrocalyx* y se intentó que los fragmentos seleccionados para el estudio sean similares en superficie (Cuadro 1). Debido a que Burkey (1995) indica que la probabilidad de persistencia de una especie depende del tamaño y dinámica de la población en el fragmento, mientras más pequeña sea la población mayor será la probabilidad de extinción. Todos los fragmentos seleccionados estaban rodeados por una matriz de potreros, vegetación secundaria y cultivos (esta información fue obtenida del personal de FUNDECOR y observación personal). La distancia considerada entre fragmentos seleccionados para el estudio fue alrededor de 3 km para asumir la independencia entre los fragmentos.

Cuadro 1. Resumen de las características de los sitios seleccionados para el estudio en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. MF = bosque bajo manejo forestal, C = bosque bajo conservación.

Sitios	Tamaño ha	Localización	Elevación m.s.n.m	Pendiente %	Régimen	Tipo de suelo		
						Orden	Suborden	Gran grupo
Ladrillera-1	40.71	10° 35' 36" N 84° 04' 48" W	70	30.0	MF	Ultisol	Humult	Tropohumult
Ladrillera-2	45.10	10° 43' 37" N 84° 06' 35" W	-	-	MF	-	-	-
Ladrillera-3	42.45	10° 27' 00" N 84° 04' 48" W	80	2.00	MF	Inceptisol	Tropept	Dystropept
Rojomaca	117.00	10° 31' 48" N 84° 02' 24" W	30	11.5	MF	Ultisol	Humult	Tropohumult
La Selva	1600.00	10° 26' 24" N 84° 59' 00" W	35 - 137		C	Entisol, Inceptisol, Ultisol		

Fuente. Jones (2000) y Forero (2001).

3.2.2. Determinación de la densidad de *Quararibea ochrocalyx*

En cada uno de los fragmentos de bosque y bosque continuo seleccionados para el estudio se realizaron transectas lineales paralelas cada 100 m de distancia. En cada una de las transectas se hizo una búsqueda intensiva de *Q. ochrocalyx*, cubriendo un área aproximadamente de 30 m a cada lado de la transecta. En esta búsqueda se pudo verificar que la especie tiene una distribución agregada. Por lo tanto, cada uno de los grupos encontrados en los fragmentos de bosque y bosque continuo fueron denominados "subpoblaciones". En el bosque continuo de La Selva se ubicaron 21 subpoblaciones, nueve en Ladrillera-1, ocho en Ladrillera-2, dos en Ladrillera-3 y ocho en Rojomaca. Aproximadamente en la parte central de cada una de las subpoblaciones, se instaló una parcela cuadrangular de 50 m x 50 m para estimar la densidad de árboles mayores a 5 cm DAP (diámetro a la altura del pecho) de *Q. ochrocalyx*. Dentro de cada una de estas parcela se estableció dos parcelas de 10 m x 10 m para registrar las plantas mayores a 1.5 m de altura y menores a 5 cm de DAP y cinco parcelas de 2 m x 2 m para el registro de plantas ≤ 1.5 m de altura (modificado de Mostacedo y Fredericksen 2000). En cada una de las parcelas se registró el número de individuos, el DAP, y la presencia - ausencia de frutos de la especie en estudio (Figura 4).

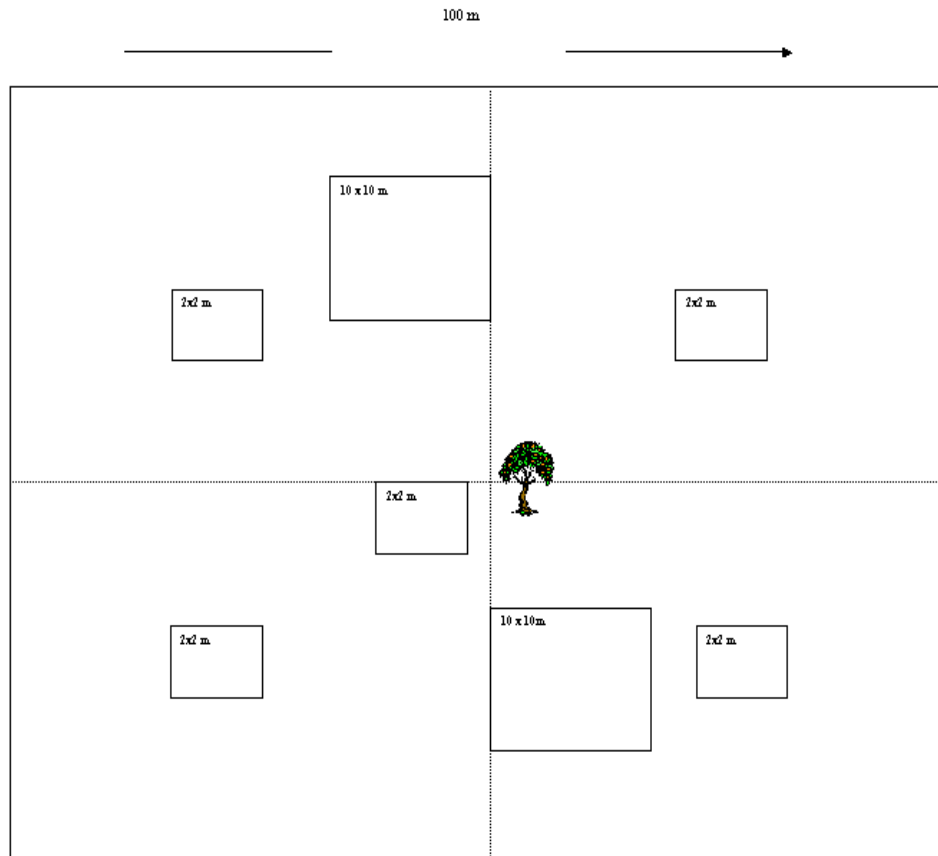


Figura 4. Esquema de las parcelas establecidas (50 m x 50 m, 10 m x 10 m y 2 m x 2 m) para determinar la densidad de individuos de *Q. ochrocalyx* en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

3.2.3. Regeneración con relación al adulto coespecífico más próximo

Para evaluar el estado de la regeneración de *Quararibea ochrocalyx* en los fragmentos de bosque y bosque continuo con relación a la distancia más próxima al adulto reproductivo coespecífico, se seleccionó un árbol adulto reproductivo dentro de cada una de las subpoblaciones de *Q. ochrocalyx* seleccionadas para el estudio de la densidad. Un árbol adulto reproductivo fue considerado aquel que tenía frutos en el momento del estudio y que tenía un diámetro ≥ 10 cm de DAP. Por lo tanto, en el bosque continuo de La Selva se seleccionaron 18 árboles adultos de 21 subpoblaciones, en los fragmentos de bosque se seleccionaron nueve, ocho, tres y nueve árboles (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca, respectivamente). En cada árbol adulto seleccionado se estableció una parcela de 4 m de radio (aproximadamente al radio de las copas de los árboles en estudio). En el mismo sitio y desde el borde de la parcela circular se establecieron cuatro parcelas rectangulares de 4 m x 20 m y en dirección de los cuatro puntos cardinales del árbol

seleccionado para el estudio (Figura 5). En cada una de las parcelas (rectangular y circular) se registró el número de plántulas, la altura y la distancia al árbol adulto reproductivo. La altura de la regeneración fue distribuida en tres clases: a). plántulas ≤ 1 m de altura, b). Plantas ≤ 2 m de altura y c). Plantas > 2 m - < 5 cm DAP. La distancia con relación al árbol adulto fue clasificada en 5 rangos: **A** = 0 – 4 m de distancias (o debajo de la copa), **B** = 4.1 – 10 m de distancia, **C** = 10.1 m – 15 m de distancia, **D** = 15.1 m – 20 m de distancia y **E** = 20.2 m – 24 m de distancia.

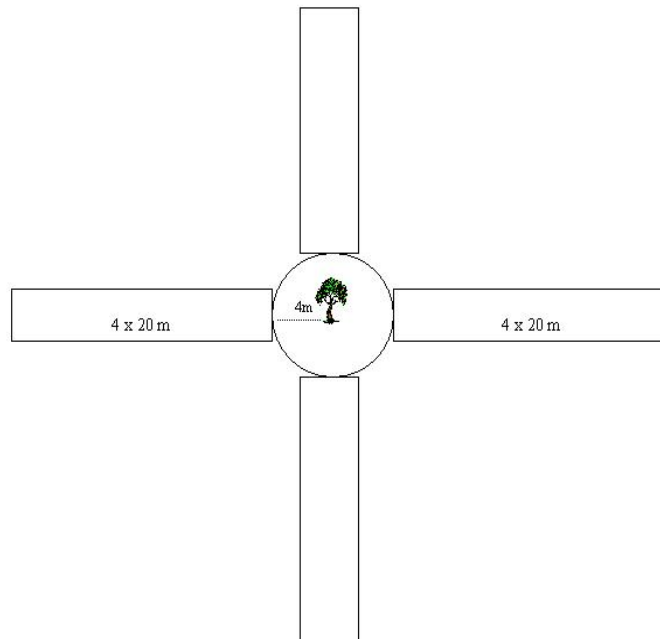


Figura 5. Esquema de las parcelas circulares (4 m de radio) y rectangulares (4 m x 20 m) establecidas para determinar la abundancia de plántulas con relación al árbol adulto más próximo, en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

3.2.4. Herbivoría en plántulas de *Q. ochrocalyx*

Para evaluar el daño foliar en plántulas en los fragmentos de bosque y bosque continuo se hizo una búsqueda intensiva de plántulas (0.8 m a 2 metros de altura) que tengan hojas maduras y hojas nuevas en desarrollo (Foto 2). Se consideró una distancia mínima de 30 metros entre los individuos seleccionados. En el bosque continuo de La Selva se ubicaron un total de 20 plántulas, 12 plántulas en el fragmento de bosque Ladrillera-1, 18 plántulas en el fragmento de bosque Ladrillera-2, ocho plántulas en el fragmento de bosque Ladrillera-3 y 17 plántulas en Rojomaca.



Foto 2. Foto de una plántula (menor a 1.5 m de altura) de *Quararibea ochrocalyx* seleccionada para el estudio de la herbivoría, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

En cada una de las plántulas se hizo un conteo del número total de hojas nuevas y maduras. Hojas nuevas fueron consideradas aquellas que aún no habían adquirido las características de una hoja adulta, presentando una coloración verde limón, textura muy suave y que aún no habían alcanzado la expansión total. Hojas maduras fueron consideradas aquellas que presentaban coloración verde oscura y textura dura (Foto 3). Las hojas nuevas fueron marcadas con hilo y enumeradas con marcador permanente, en cambio las hojas maduras sólo fueron enumeradas con marcador permanente (modificado de Coley 1983, 1990, Lowman 1984, Lowman y Heatwole 1992). Para las plántulas que produjeron menos de 20 hojas entre nuevas y maduras (distribuida aproximadamente en la misma proporción) se marcó el 100% de las hojas. Para las plántulas con más de 20 hojas nuevas y maduras se marcó sólo el 50% de las hojas tanto para las nuevas como para las maduras (modificado de Aide 1993). La selección de las hojas fue realizada al azar dentro de las ramas proximales y distales de la plántula (Foto 4).

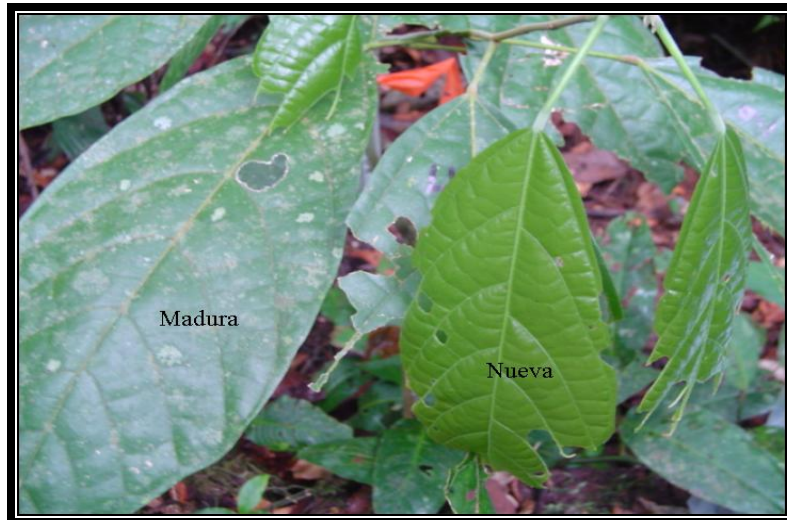


Foto 3. Foto de plántulas de *Quararibea ochrocalyx* donde se muestran la diferencia entre las hojas nuevas y maduras que fueron seleccionadas para el estudio de la herbivoría, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.



Foto 4. Plántula de *Q. ochrocalyx* con hojas seleccionadas con hilo y enumeradas con marcador permanente para el estudio de la herbivoría, en el bosque húmedo tropical de Costa Rica.

La estimación del daño foliar fue realizada en dos períodos de medición, la primera fue realizada a los 10 días del brote de las hojas nuevas, cuando aparentemente estaban completando su expansión, pero la hoja aún no había adquirido la dureza de una hoja madura (modificado de Coley 1990). La segunda medición fue realizada después de 40

días, cuando las hojas nuevas tenían las características de hojas maduras (hojas completamente expandidas, coloración verde oscura y textura dura). En el primer período, la evaluación del daño foliar fue realizada en hojas nuevas (medida inicial para hojas maduras) y hojas maduras (medida inicial para hojas viejas). En el segundo período la evaluación fue realizada en las mismas hojas, pero las hojas presentaban un estadio de desarrollo diferente a la medición inicial. Por lo tanto, la evaluación en este período se realizó en hojas maduras (anteriormente nuevas) y hojas viejas (anteriormente maduras).

De acuerdo a los patrones de depredación y los posibles agentes depredadores, el daño foliar fue clasificado en: daños externos ocasionado por larvas o insectos herbívoros cortadores-masticadores (hormigas y orugas, en adelante denominado como “herbivoría”) y daños ocasionados por insectos taladradores que abren galerías en los pecíolos de las hojas, en adelante denominados “minadores”. El daño por insectos herbívoros cortadores-masticadores fue considerado teniendo en cuenta los cortes de forma circular a ovalado (Foto 5). En cambio, los daños por minadores fueron considerados aquellos indicios donde el depredador solamente dejó las nervaduras de la hoja (como una rejilla o cernidor) (Foto 6). Para estimar el área foliar dañada, las hojas seleccionadas y marcadas de las plántulas en estudio fueron dibujadas en campo sobre las hojas de acetato o transparencias previamente cuadrículadas (1 cm²). Posteriormente, en laboratorio se hizo la cuantificación del área total de cada hoja, área foliar dañada por herbívoros y minadores, mediante el conteo de los cuadrados donde fue dibujada la hoja (Aide 1991, 1993, Basset 1991, Coley 1990, Ernest 1989,). Cabe destacar que la evaluación fue realizada en la etapa en que los adultos de esta especie también estaban produciendo hojas nuevas.



Foto 5. Daño foliar ocasionado por insectos herbívoros cortadores-masticadores registrados en *Q. ochrocalyx*, Sarapiquí, Costa Rica.



Foto 6. Daño foliar ocasionado por insectos minadores registrados en *Q. ochrocalyx*, Sarapiquí, Costa Rica.

Baraza *et al.* (2004) indican que la herbivoría puede variar de acuerdo a las condiciones de luz que recibe cada plántula. Por lo tanto la cobertura de la vegetación fue medida en cada punto donde estaban ubicadas las plántulas seleccionadas para el estudio de la herbivoría, tanto en el bosque continuo como en los fragmentos de bosque. El registro de la cobertura de la vegetación fue estimado usando una cuadrícula de 12.5 cm x 12.5 cm dividida en 25 cuadrados de 2.5 cm² e impresa en acetato (Mostacedo y Fredericksen 2000). Para cada caso, ésta se sostuvo dirigida hacia arriba, contándose el número de cuadrados cubiertos por el follaje, luego esta cifra fue convertida en porcentaje de cobertura (Fredericksen com. pers.). Además, la estimación de la cobertura de vegetación se hizo en tres parámetros de estrato (dosel = altura > 10m, estrato medio = 2 - 10m y sotobosque = 0 - 2m de altura) en cada uno de los puntos.

3.2.5. Cuantificación y colecta de frutos de *Q. ochrocalyx*

Para estimar la cantidad de frutos producidos por *Q. ochrocalyx* se escogió de 2 a 3 árboles de cada subpoblación seleccionada para el estudio de la densidad (ver sección 3.2.2). Los árboles considerados para el estudio fueron aquellos que presentaban frutos en desarrollo (frutos verdes) en el momento del estudio y DAP similares (mayor a 9 cm de DAP). Esto tenía la finalidad de disminuir los sesgos que pueden influir en los resultados como en la cantidad de frutos producidos, debido a que la producción de flores y frutos varía de acuerdo al tamaño de la planta (Aldrich y Hamrick 1998) e incluir mayor número de subpoblaciones al estudio. En todos los sitios de estudio se procuró que la distancia entre los individuos coespecíficos seleccionados sea mayor a 100 m de distancia. Los árboles seleccionados fueron georeferenciados (Anexo 1) y marcados en campo con cinta plástica y placas de aluminio, además se les asignó un código individual a cada uno.

La estimación de la cantidad de frutos producidos por *Q. ochrocalyx* fue realizada mediante conteos visuales directos de los frutos en el árbol, desde la etapa inicial del desarrollo de los frutos hasta la maduración de los mismos. Los conteos fueron realizados periódicamente cada 5 y 10 días para estimar la totalidad de frutos producidos (Fuchs *et al.* 2003, Quesada *et al.* 2003). A medida que los frutos fueron madurando, estos fueron colectados y almacenados en sobres individuales con el código correspondiente a cada árbol. En el laboratorio se procedió a limpiar las semillas con agua natural y luego fueron secadas en un lugar aireado y a temperatura ambiente. Posteriormente, las semillas fueron almacenadas en sobres individuales con el código correspondiente a cada árbol y la fecha en la que fueron colectadas.

3.2.6. Depredación de semillas antes de la dispersión

Para cuantificar la depredación de semillas por insectos antes de la dispersión, las semillas colectadas y almacenadas en el laboratorio (ver sección anterior) fueron cuidadosamente examinadas (con la ayuda de una lupa de 10 x 10) y se registró el número de semillas con indicios de depredación de insectos para cada árbol (Figura 7). También se registró el número de semillas viables y no viables. Las semillas no viables fueron consideradas aquellas que no llegaron a desarrollarse completamente, ya que sólo tenían la testa. La cuantificación del número de semillas desaparecidas por árbol fue realizada con base a los resultados obtenidos del conteo periódico (cada 5 y 10 días) de los frutos en el árbol, frutos en el suelo y semillas con indicios de depredación. Adicionalmente, en el área circundante (radio 4 m) de cada árbol se registró periódicamente la cantidad de semillas depredadas por mamíferos, después de cada evaluación las semillas con signos de depredación fueron retiradas del sitio para evitar la sobre estimación (Figura 8).



Foto 7. Semillas de *Q. ochrocalyx* con signos de depredación por insectos.



Foto 8. Semillas de *Q. ochrocalyx* con signos de depredación por mamíferos medianos (*Tayassu* sp.).

3.2.7. Depredación post-dispersión de semillas de *Quararibea ochrocalyx*

Para evaluar la depredación de semillas post- dispersión en los fragmentos de bosque y bosque continuo se distribuyeron un total de 1000 semillas, previamente pintadas en un extremo con un marcador permanente de color rojo y adherido con un hilo de un metro de longitud para facilitar su ubicación durante las posteriores evaluaciones (Guariguata *et al.* 1999). En 20 sitios de cada fragmento de bosque y bosque continuo, las semillas ($n = 10$) fueron depositadas en el suelo simulando la dispersión natural. Los sitios estuvieron ubicados cada 50 m de distancia en transectas lineales paralelas cada 100 m de distancia.

Adicionalmente, se depositó un fruto maduro junto a cada grupo de semillas para evaluar la depredación de frutos post-dispersión. La evaluación de frutos y semillas fue realizada periódicamente a los 15, 30 y 45 días, desde junio hasta el mes de octubre del 2004, haciendo un total de 90 días de observación. En cada fase de evaluación se registró el número de semillas removidas, desaparecidas, con indicios de depredación de mamíferos e insectos, germinadas (salida de radícula) y el número de semillas que permanecieron en el sitio sin ningún cambio.

3.3. Análisis de datos

El estudio consta de un de factor tipo de bosque con dos niveles, fragmentos de bosque (parche) y bosque continuo, con cuatro repeticiones. El bosque continuo fue utilizado como control. La unidad experimental fue cada fragmento de bosque, las unidades de evaluación variaron de acuerdo a los objetivos y los organismos en estudio, ya sea árbol, parcelas (circulares, cuadrangulares y rectangulares) y sitio donde se depositaron las semillas. Las variables de respuesta también variaron de acuerdo a las unidades de medición: número de frutos, tasa de survivoría y número de semillas por fruto (submuestra) para cada árbol.

Para comparar la densidad de *Q. ochrocalyx* y encontrar patrones de distribución en cada una de las clases diamétricas o categoría de altura (plántulas < 1.5 cm DAP, > 1.5 y < 5 cm DAP, y > 5 cm DAP) y por tipo de bosque se realizó un análisis de varianza (ANOVA).

El modelo lineal estadístico fue el siguiente: $Y_{ij} = \mu + B_i + TB_j + D_k + TB_j D_k + \varepsilon_{ijk}$

Donde:

Y_{ij}	=	variable de respuesta (densidad)
μ	=	media general
B_i	=	efecto del sitio i
TB_j	=	efecto del tipo de bosque j
D_k	=	efecto del factor tamaño de individuos (< 1.5 m, < 4 cm DAP, > 5 cm DAP)
$TB_j D_k$	=	interacción del tipo de bosque por el nivel de k en el bloque i
ε_{ijk}	=	termino de error independiente supuestamente $\sim N(0, \sigma^2)$

La abundancia de la regeneración por clases de altura y distancia al adulto reproductivo fue analizada con la prueba de chi cuadrado. El número promedio de frutos producidos por árbol fue comparado entre los sitios de estudio con un análisis de covarianza (ANCOVA), considerando el uso de la covariable DAP. El uso de la covariable fue utilizado con la finalidad de reducir el efecto que puede tener sobre la variable de interés, en este caso la

cantidad de frutos producidos por árbol. Para explicar este análisis se utilizó el siguiente modelo estadístico: $Y_{ij} = \mu + \tau_{ij} + \beta X_{ij} + \varepsilon_{ij}$

Donde:

Y_{ij}	=	variable de respuesta (Producción de frutos)
μ	=	media general
τ_{ij}	=	efecto del i-ésimo tratamiento
β	=	coeficiente de regresión debido al DAP
X_{ij}	=	DAP
ε_{ijk}	=	termino de error independiente supuestamente $\sim N(0, \delta^2)$

Para evaluar la depredación de semillas antes de la dispersión, se calculó la proporción de semillas en el árbol, semillas desprendidas del árbol que cayeron bajo la misma proyección de la copa del árbol parental y la proporción de semillas con indicios de depredación de mamíferos e insectos para cada árbol y sitio. Posteriormente, estos valores fueron examinados con la prueba de análisis de varianza (ANOVA). La depredación de semillas y frutos post-dispersión por sitio fue analizada con ANOVA.

Para evaluar la proporción del área foliar dañada por herbívoros masticadores y minadores (taladradores) se promediaron las tasas de consumo diario por hoja y por planta, considerando siempre el estado de desarrollo de las hojas en cada planta. Para obtener la tasa diaria de consumo, esta fue calculada para cada hoja como el porcentaje del área foliar consumida por día, o sea el cambio ocurrido durante el período de muestreo en el porcentaje del área de la hoja cubierta de perforaciones y dividido por los días de observación (área consumida/ área total * 100/número de días de observación), modificado de Coley (1990). La expresión del consumo como una tasa y no como una medida única corrige las diferencias de duración de la vida de las hojas. La tasa promedio de consumo fue analizada con la prueba ANOVA.

Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron verificados para todos los datos y se fijó un nivel de $P = 0.05$ para determinar la significancia estadística de todos los análisis.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Densidad de *Quararibea ochrocalyx*

La densidad de árboles de *Q. ochrocalyx* ≥ 5 cm de DAP no mostró diferencia significativa entre los fragmentos de bosque y bosque continuo ($F = 2.05$, $P = 0.105$). Sin embargo, el fragmento de bosque Ladrillera-2 presentó una tendencia de mayor densidad, principalmente con relación a los fragmentos Ladrillera-1 y 3 (Figura 6). Esto podría estar relacionado con la distribución natural de la especie en los sitios, y que los individuos registrados posiblemente sean árboles remanentes de la fragmentación y que aparentemente no han sufrido cambios en su densidad a causa de las actividades del aprovechamiento forestal y la fragmentación. Asimismo, Forero (2001) en un estudio realizado sobre la caracterización y efecto de borde en la zona encontró variaciones en la densidad de acuerdo a la especie y los sitios de estudio.

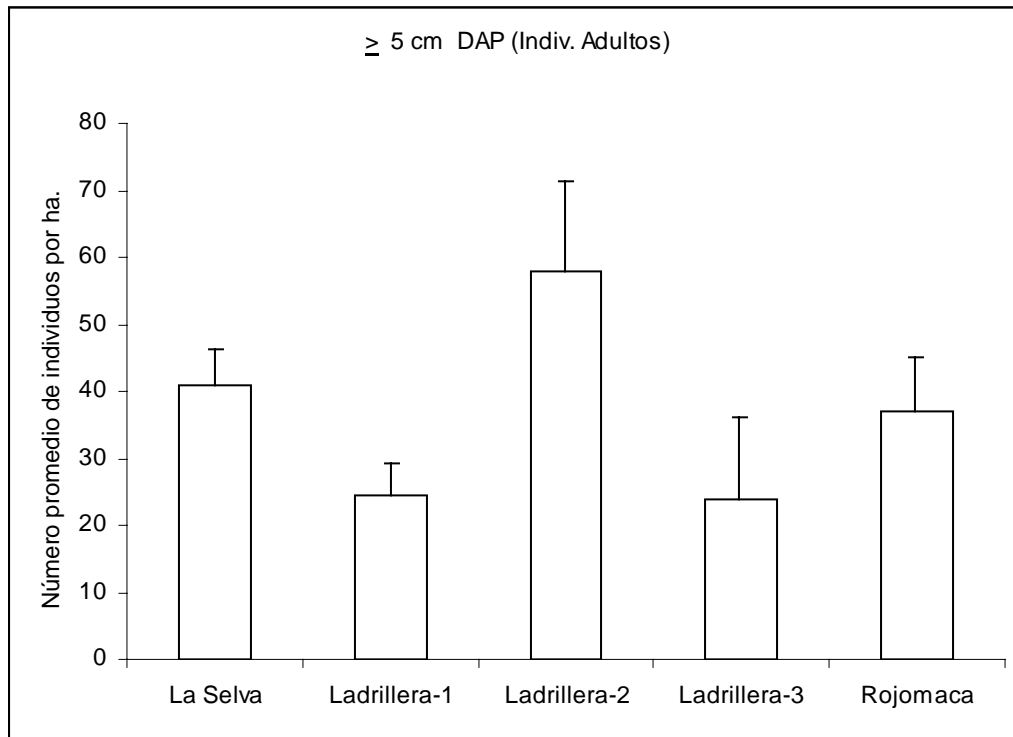


Figure 6. Número promedio de individuos adultos de *Q. ochrocalyx* (≥ 5 cm DAP) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

La densidad de plántulas ≤ 1.5 m de altura tampoco presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F = 2.25$, $P = 0.0795$), aunque el bosque continuo de La Selva y el fragmento de bosque Ladrillera-2 mostraron una tendencia de mayor densidad con relación a los demás sitios (Figura 7). En cambio la densidad de plantas mayores a 1.5 m de altura y < 5 cm de DAP (individuos juveniles) mostró una diferencia significativa entre los sitios de estudio ($F = 4.91$, $P = 0.002$), presentando una tendencia de mayor densidad de juveniles por hectárea en el bosque continuo de La Selva seguido por el fragmento de bosque Rojomaca (Figura 8).

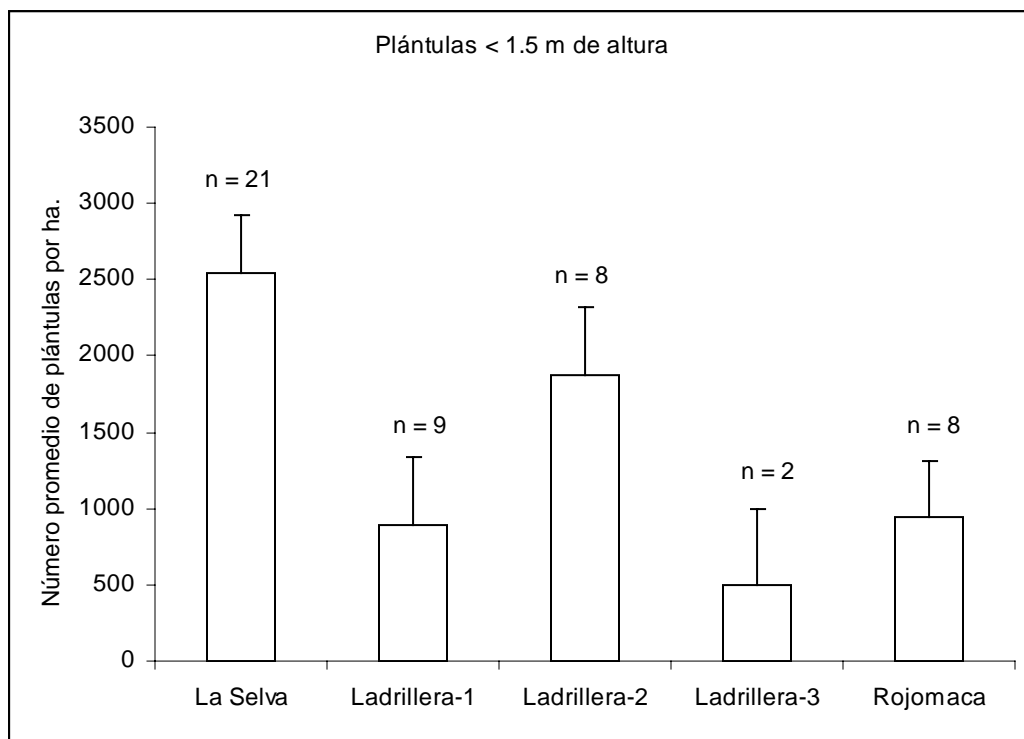


Figura 7. Número promedio de plántulas (≤ 1.5 m de altura) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque húmedo tropical de Costa Rica.

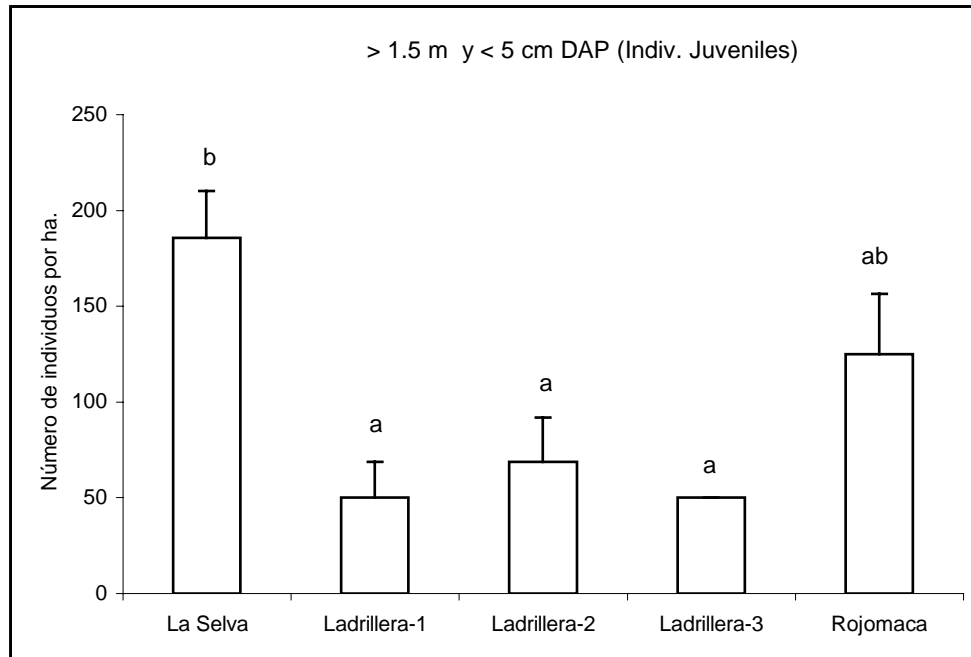


Figura 8. Número promedio de plantas > 1.5 m de altura y < 5 cm de DAP (Individuos juveniles) por hectárea y error estándar, registrado en el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) del bosque húmedo tropical de Costa Rica. Las letras diferentes sobre la barra indican diferencia entre sitios (comparación múltiple de Tukey, $\alpha = 0.05$).

La variación en la densidad de plantas juveniles en los sitios de estudio podría estar relacionada con la abundancia y diversidad de mamíferos depredadores-dispersores. Ya que la disminución en la cantidad y calidad de dispersores en los fragmentos de bosque puede causar la disminución en la tasa de reclutamiento de árboles dispersados por animales, asimismo, la tasa de reclutamiento puede disminuir en función al tamaño del área y otros factores abióticos (Cordeiro y Howe 2001, Sork 1987). Por otro lado, Jones (2000) ha encontrado mayor abundancia y diversidad de mamíferos en el bosque continuo de La Selva con relación a los fragmentos de bosque. Por lo tanto, es posible que la población de plántulas en algunos fragmentos de bosque este sufriendo una mortalidad denso dependiente a causa de la falta de depredadores-dispersores, ya que las semillas transportadas por los animales frugívoros lejos del árbol parental tienen mayor posibilidad de sobrevivencia que las que quedan junto al árbol progenitor (Sork 1987). Otra posibilidad, es que la herbivoría en plántulas y las condiciones del microhábitat podrían estar jugando un rol muy importante en el destino final de las plántulas (Hendrix 1988). Por otro lado, Benitez-Malvido (1998) en un estudio realizado en los fragmentos de bosque amazónico ha

documentado la disminución en la densidad de plantas juveniles en los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo. Otra causa de la menor abundancia de juveniles en los fragmentos de bosque podría estar relacionada con el vigor de la descendencia y a su vez relacionada con la abundancia y desplazamiento de sus polinizadores. Esto debido a que en experimentos manuales con árboles tropicales han demostrado que el éxito reproductivo es mayor cuando ocurre polinización cruzada que cuando hay autopolinización (Nason 2000). Además, si el tamaño poblacional es pequeño y la especie es autoincompatible o no existen parejas disponibles, estos mecanismos fallan para impedir la endogamia, el cual puede provocar una depresión endogámica que se caracteriza por un menor número de descendientes, mayor mortalidad, menor vigor, esterilidad o bajo éxito reproductivo de la descendencia (Primack 2001b, Nason 2000). Sin embargo, es difícil llegar a una conclusión a partir de estos resultados debido a que no se cuenta con información sobre las características reproductivas de la especie; tampoco se tiene información acerca de los desplazamientos, comportamiento de forrajeo y área de actividad (home range) de sus polinizadores. Además podrían haber otros factores que estén influyendo en el establecimiento y la mortalidad de estas plantas.

4.2. Abundancia de plántulas con relación al adulto coespecífico más próximo

La abundancia de la regeneración en la distancia **A** o debajo de la copa del árbol parental (0 – 4m de distancia) por clase de altura y sitio presentó diferencias significativas ($\chi^2 = 34.50$, $P = 0.0001$), mostrando mayor número de individuos ≤ 1 m de altura en el fragmento de bosque Rojomaca, Ladrillera-1 y Ladrillera-3 seguido por el bosque continuo de La Selva y el fragmento de bosque Ladrillera-2 (Cuadro 2). Asimismo en la distancia **B** (4.1 m - 10 m de distancia) la abundancia de la regeneración por clase de altura y sitio presentó diferencias significativas entre los sitios ($\chi^2 = 17.87$, $P = 0.022$), mostrando mayor abundancia de individuos ≤ 1 m de altura en los fragmentos de bosque Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Ladrillera-1, seguidos por Rojomaca y el bosque continuo de La Selva. En cambio, la abundancia de la regeneración de las dos clases de altura restantes (≤ 2 m y > 2 m - ≤ 5 cm DAP) en la distancia **A** y **B** fue menor con relación a la abundancia de individuos ≤ 1 m de altura, esta tendencia fue similar en todos los sitios (Cuadro 2).

La abundancia de la regeneración en la distancia **C** (10.1 m -15 m) por clase de altura y sitio presentó variaciones significativas ($\chi^2 = 22.34$, $P = 0.004$), mostrando una tendencia de mayor abundancia de regeneración ≤ 1 m de altura en el fragmento Ladrillera-2 y Rojomaca. En cambio, la abundancia de la regeneración ≤ 2 m y > 2 m - ≤ 5 cm DAP

disminuyó en la mayoría de los sitios, excepto en el bosque continuo de la Selva. En la distancia **D** y **E** para los fragmentos de bosque Ladrillera-1, 2, y 3 la regeneración $> 2 \text{ m} - \leq 5 \text{ cm DAP}$ estuvo ausente, sólo en el bosque continuo de La Selva y el fragmento de bosque Rojomaca se registró regeneración correspondiente a esta clase de altura y distancia (Cuadro 2).

La mayor abundancia de la regeneración $\leq 1 \text{ m}$ de altura en la distancia **A** (debajo la copa del árbol parental) en los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo podría ser una muestra indirecta de la disminución en la dispersión-depredación de semillas en los fragmentos de bosque y que la mayor cantidad de semillas está llegando a la germinación, pero estos individuos aparentemente no llegan a pasar a la siguiente clase de altura ($\leq 2 \text{ m}$ altura y $> 2 \text{ m} - \leq 5 \text{ cm DAP}$). Esto podría indicar que existe una estrecha relación entre la densidad vegetal y el crecimiento de las plantas individuales (biomasa = cantidad de tejido vivo acumulado), ya que por un tiempo determinado, todas las plántulas muestran un crecimiento en biomasa; pero conforme van incrementando en tamaño algunas plantas interfieren con otras compitiendo por los mismos recursos ya sea luz, humedad, espacio, entre otros (Asquith 2000, Smith y Smith 2001). En consecuencia, a partir de ese período (competencia), las plántulas empiezan a padecer una mortalidad dependiente a la densidad a consecuencia de la competencia por recursos y los patógenos presentes en el área circundante al árbol parental (Connell 1971, Janzen 1970, Smith y Smith 2001). Otra causa de la ausencia de juveniles ($> 2 \text{ m} - \leq 5 \text{ cm DAP}$) en los fragmentos de bosque Ladrillera-1, 2 y 3 podría ser debido a que, como las semillas no son dispersadas lo suficientemente lejos de los árboles parentales, éstos árboles pueden estar inhibiendo el establecimiento de nuevos individuos en sus proximidades. En cambio la presencia de la regeneración en la mayoría de las distancias y clases de altura registrada en el bosque continuo de la Selva podría indicar que los depredadores-dispersores están jugando un rol muy importante en la dispersión de semillas, por tanto las semillas depositadas a mayor distancia al árbol parental tendrían mayor posibilidad de sobrevivencia que aquellas que permanecen junto al árbol materno. Asimismo, Packer y Clay (2000, 2003) en un estudio realizado en Indiana, EEUU sobre el crecimiento y la supervivencia de plántulas de *Prunus serotina* en las proximidades del árbol parental, reportaron una disminución significativa en el crecimiento de plántulas ubicadas en el área próxima al árbol parental y también indican que hubo una disminución en la supervivencia con la densidad de plántulas coespecíficas. Por otro lado, Asquith (2000) indica que los depredadores-dispersores vertebrados juegan un rol muy importante en la densidad y supervivencia de las plantas tropicales ya sea a través del

herbivorismo o la dispersión. Por lo tanto, la combinación entre la mortalidad denso-dependiente y la presencia o ausencia de depredadores-dispersores podría explicar las variaciones encontradas en éste estudio en cuanto a la abundancia de plántulas a diferentes distancias y la falta de algunas categorías de tamaño en algunos fragmentos de bosque.

Cuadro 2. Número promedio y error estándar de la regeneración natural agrupada en cinco rangos de distancia y tres alturas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Los resultados de la prueba de χ^2 y el valor de P corresponden a la comparación entre clases de altura y sitios por distancia.

Distancia	n	Clases de altura			χ^2	P
		$\leq 1\text{m}$ altura \bar{X} (E.E)	$\leq 2\text{m}$ altura \bar{X} (E.E)	$> 2\text{m} \leq 5\text{ dap}$ \bar{X} (E.E)		
A (0 - 4 m)						
Ladrillera-1	9	12.78 (6.15)	0.11 (0.11)	0.00 (0.00)	34.5	0.0001
Ladrillera-2	8	7.13 (3.10)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)		
Ladrillera-3	3	10.33 (2.33)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)		
La Selva	18	7.39 (1.53)	0.61 (0.26)	0.33 (0.20)		
Rojomaca	9	17.56 (7.05)	0.11 (0.11)	0.00 (0.00)		
B (4.1 - 10 m)						
Ladrillera-1	9	2.67 (1.22)	0.11 (0.11)	0.00 (0.00)	17.87	0.0222
Ladrillera-2	8	4.50 (1.65)	0.00 (0.00)	0.13 (0.13)		
Ladrillera-3	3	2.67 (1.76)	0.67 (0.67)	0.00 (0.00)		
La Selva	18	2.00 (0.47)	0.44 (0.15)	0.22 (0.10)		
Rojomaca	9	2.56 (0.69)	0.44 (0.34)	0.11 (0.11)		
C (10.1 - 15 m)						
Ladrillera-1	9	0.89 (0.45)	0.11 (0.11)	0.00 (0.00)	22.34	0.0043
Ladrillera-2	8	2.00 (1.00)	0.00 (0.00)	0.13 (0.13)		
Ladrillera-3	3	1.33 (0.33)	0.33 (0.33)	0.00 (0.00)		
La Selva	18	0.61 (0.23)	0.44 (0.17)	0.39 (0.18)		
Rojomaca	9	1.78 (0.62)	0.33 (0.33)	0.11 (0.11)		
D (15.1 - 20 m)						
Ladrillera-1	9	0.22 (0.15)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	6.54	0.5873
Ladrillera-2	8	2.38 (0.98)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)		
Ladrillera-3	3	2.67 (1.20)	0.33 (0.33)	0.00 (0.00)		
La Selva	18	1.28 (0.67)	0.11 (0.08)	0.11 (0.08)		
Rojomaca	9	3.78 (1.16)	0.11 (0.11)	0.11 (0.11)		
E (20.1 - 25 m)						
Ladrillera-1	9	0.22 (0.22)	0.11 (0.11)	0.00 (0.00)	27.85	0.0005
Ladrillera-2	8	0.75 (0.37)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)		
Ladrillera-3	3	2.00 (1.15)	1.00 (1.00)	0.00 (0.00)		
La Selva	18	0.00 (0.00)	0.33 (0.14)	0.06 (0.06)		
Rojomaca	9	3.11 (1.39)	0.33 (0.24)	0.11 (0.11)		

4.3. Herbivoría en plántulas de *Quararibea ochrocalyx*

La tasa diaria promedio del daño ocasionado por herbívoros masticadores-cortadores en las plántulas de *Q. ochrocalyx* varió significativamente entre los sitios ($F = 2.41$, $P = 0.049$), siendo mayor en el fragmento de bosque Ladrillera-3 seguido por el bosque continuo de La Selva (Cuadro 3). La tasa de herbivoría mostró una variación significativa entre categorías de edad de hojas ($F = 73.35$, $P = 0.0001$), siendo mayor en las hojas nuevas (Cuadro 3). También se encontró una interacción significativa entre la edad de hojas y los sitios de estudio ($F = 2.73$, $P = 0.007$), debido a la alta tasa de herbivoría registrada en las hojas nuevas del fragmento de bosque Ladrillera-3. Esto podría estar relacionado con las fluctuaciones en las poblaciones de insectos depredadores, como lo indica Perry (1994). Las fluctuaciones en las poblaciones de insectos generalmente son controladas por mecanismos naturales que los mantienen en balance. Sin embargo, estas fluctuaciones podrían ser alteradas por los cambios ocasionados por la fragmentación, lo cual influiría en las tasas de depredación (Perry 1994), ya que el herbivorismo de los insectos está limitado hasta cierto grado por los depredadores (ej. aves insectívoras entre otros). Por ejemplo, en un estudio realizado en el bosque templado de New Hampshire, EEUU excluyeron aves insectívoras de los árboles jóvenes y como consecuencia de esto, la cantidad de orugas en las hojas aumentó en un 50% (Holmes *et al.* 1979). Por otro lado, Janzen (1983) en Perry (1994) indica que la vegetación remanente en los fragmentos de bosque es vulnerable a la invasión de insectos exóticos. Sin embargo, es difícil llegar a una conclusión sólo a partir de los resultados obtenidos en este estudio; ya que no se cuenta con información sobre la composición de insectos, sus depredadores (por ejemplo aves insectívoras) y la interacción entre ellos.

La proporción de área foliar dañada por los minadores (insectos taladradores) varió significativamente entre los sitios ($F = 5.95$, $P = 0.0001$), mostrando una tasa de daño foliar mayor en los fragmentos de bosque Ladrillera-1 y Ladrillera-2 (Cuadro 3). Esto puede estar relacionado con la composición y abundancia de especies de insectos depredadores (Holmes *et al.* 1979). La evaluación del daño ocasionado por los minadores entre categorías de edad de hoja presentó una variación significativa entre los sitios ($F = 5.45$, $P = 0.005$), siendo mayor en las hojas viejas con respecto a las hojas nuevas (Cuadro 3). Esto podría estar relacionado con las preferencias alimenticias y el grado de especialización de los herbívoros. Asimismo, Basset (1991) registró mayor daño por minadores en hojas viejas que en hojas nuevas y también encontró una correlación negativa con el contenido de nitrógeno.

Cuadro 3. Porcentaje promedio y error estándar del área foliar depredada por herbívoros masticadores-cortadores y minadores en *Q. ochrocalyx* (% / día = porcentaje del área foliar removida por día), en fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Las letras mayúsculas distintas indican diferencia entre sitios para cada tipo de hoja y letras minúsculas distintas indican diferencia entre tipos de hojas dentro de cada sitio (comparación múltiple de Tukey, $\alpha = 0.05$).

Masticadores-cortadores	Sitio	Hoja Nueva	Hoja Madura	Hoja Vieja	Total % / día	F	P
		% / día \bar{X} (E.E)	% / día \bar{X} (E.E)	% / día \bar{X} (E.E)			
n = 12	Ladrillera-1	1.52 (0.46) ^{A a}	0.53 (0.16) ^{B a}	0.12 (0.03) ^{A a}	2.17	6.42	0.004
n = 18	Ladrillera-2	2.22 (0.59) ^{AB b}	0.25 (0.07) ^{AB a}	0.08 (0.01) ^{A a}	2.55	12.14	0.0001
n = 8	Ladrillera-3	4.45 (0.84) ^{B b}	0.43 (0.18) ^{AB a}	0.09 (0.02) ^{A a}	4.98	23.86	0.0001
n = 17	Rojomaca	2.23 (0.44) ^{AB b}	0.18 (0.05) ^{A a}	0.15 (0.07) ^{A a}	2.56	21.09	0.0001
n = 20	La Selva	3.50 (0.70) ^{AB b}	0.15 (0.03) ^{A a}	0.14 (0.06) ^{A a}	3.79	22.51	0.0001
Minadores							
n = 12	Ladrillera-1	0.02 (0.02) ^{A ab}	0.01 (0.01) ^{A a}	0.08 (0.02) ^{B b}	0.11	4.04	0.027
n = 18	Ladrillera-2	0.02 (0.02) ^{A a}	0.01 (0.01) ^{A a}	0.04 (0.01) ^{AB a}	0.08	0.69	0.51
n = 8	Ladrillera-3	0.00 (0.00) ^{A a}	0.00 (0.00) ^{A a}	0.00 (0.00) ^A	0.00	0.00	0.00
n = 17	Rojomaca	0.00 (0.00) ^{A a}	0.00 (0.00) ^{A ab}	0.01 (0.00) ^{A b}	0.01	5.08	0.01
n = 20	La Selva	0.00 (0.00) ^{A a}	0.00 (0.00) ^{A a}	0.01 (0.00) ^{A b}	0.01	10.61	0.0001

La variación del daño foliar entre hojas nuevas y viejas ya sea por minadores o herbívoros masticadores-cortadores podría estar relacionada con la abundancia y diversidad, esto asociado con sus preferencias alimenticias y el grado de especialización de los herbívoros depredadores presentes en cada sitio. Por otro lado, Cates (1980) *en* Raupp y Denno (1983) y Perry (1994) indican que las preferencias de alimentación de los herbívoros varían de acuerdo a su grado de especialización. Por lo que sugieren que los herbívoros especialistas preferirían alimentarse de hojas nuevas con alto contenido de nutrientes y agua. En cambio, las especies generalistas preferirían las hojas más viejas (Cates 1980 *en* Roupp y Denno 1983, Coley 1990, Perry 1994). Coley y Barone (1996) indican que las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren mayores tasas de daño que las que experimentan las hojas maduras, debido a su mayor calidad nutritiva. Asimismo, muchos investigadores (Aide 1993, Basset 1991, Coley 1983 y 1990, Coley y Kursar 1996, Perry 1994) han encontrado tasas más altas de herbivoría en hojas nuevas que en hojas viejas. Por otro lado, las plantas pueden verse afectadas negativamente por la pérdida de

nutrientes, según la edad y los tejidos que hayan sido extraídos. Aunque la defoliación usualmente no causa la mortalidad de las plantas a no ser que el herbivorismo sea muy frecuente e implique la recarga de las reservas de carbohidratos cada vez con mayor frecuencia (Perry 1994). Sin embargo, Alfaro *et al.* (1982) han documentado una alta tasa de mortalidad de *Choristoneura occidentalis* en la clase diamétrica más pequeña, la cual coincidió con el pico más alto de defoliación por insectos (estudio realizado en British Columbia).

Basset (1991) indica que la distribución de insectos herbívoros en los bosques tropicales generalmente esta regulada por la cantidad de luz que ingresa a los diferentes estratos del bosque y además los niveles de iluminación afectan la morfología y la magnitud de producción de hojas, a la cual muchas orugas son particularmente sensitivas. Este último caso no se dio para este estudio, ya que el número total promedio de hojas producidas por las plántulas no presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F = 0.94$, $P = 0.445$); la producción en el tamaño de hojas tampoco presentó variaciones significativas entre los sitios de estudio (Cuadro 4) a pesar de que el ingreso de luz fue mayor en los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo de La Selva (Figura 9).

Cuadro 4. Tamaño y número promedio (error estándar) de hojas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

Edad- hojas	Tamaño de hojas (cm ²)					F	P
	Ladrillera-1	Ladrillera-2	Ladrillera-3	Rojomaca	La Selva		
	n = 12 \bar{X} (E.E)	n = 18 \bar{X} (E.E)	N = 8 \bar{X} (E.E)	n = 17 \bar{X} (E.E)	n = 20 \bar{X} (E.E)		
Nueva	114.30 (13.01)	119.98 (7.45)	99.76 (10.30)	135.43 (7.68)	116.48 (7.16)	1.72	0.1551
Madura	114.79 (10.28)	133.31 (6.63)	114.81 (5.53)	132.64 (8.89)	127.04 (6.12)	1.14	0.3454
Número de hojas producidas por plántula							
Nueva	8.67 (4.36)	6.94 (1.04)	10.88 (2.33)	8.94 (1.42)	8.4 (1.26)	0.38	0.8234
Madura	12.33 (4.76)	13.72 (2.45)	20.38 (6.83)	15.35 (2.79)	19.9 (3.98)	0.80	0.5266

El porcentaje de cobertura de la vegetación registrada en los fragmentos de bosque y bosque continuo mostró una diferencia significativa entre los sitios de estudio ($F = 2.79$, $P = 0.027$), mostrando un mayor porcentaje promedio de cobertura en el bosque continuo de la Selva con relación a los demás sitios en estudio (Figura 9). La cobertura de vegetación total entre parámetros de estrato (dosel, estrato medio y sotobosque) varió significativamente ($F = 145.20$, $P = 0.0001$), mostrando un mayor porcentaje de cobertura de vegetación en el

dosel de los bosques con relación a la cobertura del sotobosque (Figura 9). Por otro lado, la cobertura de vegetación del dosel varió significativamente entre los sitios de estudio ($F = 3.62$, $P = 0.010$), presentando mayor cobertura de vegetación en el dosel del bosque continuo de La Selva con relación a los fragmentos de bosque. La cobertura de vegetación del sotobosque también mostró variaciones significativas entre los sitios de estudio ($F = 4.50$, $P = 0.003$), presentando un porcentaje menor de cobertura en el bosque continuo de La Selva con relación a los demás bosques en estudio (Figura 9). En cambio, la cobertura de vegetación en el estrato medio no presentó variaciones significativas entre los fragmentos de bosque y bosque continuo ($F = 2.20$, $P = 0.079$). El menor porcentaje de cobertura del dosel registrado en los fragmentos de bosque puede estar relacionado con el aprovechamiento forestal, ya que estas actividades destruyen una parte de la población de árboles incrementando la apertura del dosel (Vasquez 1999, Delgado y Finegan 1999). Sin embargo, algunas especies del sotobosque tienden a incrementar su abundancia en los bosques aprovechados (Delgado y Finegan 1999, Mostacedo *et al.* 1998, Flores *et al.* 2002). Este último explicaría, la mayor cobertura de vegetación registrada en el sotobosque de los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo de La Selva.

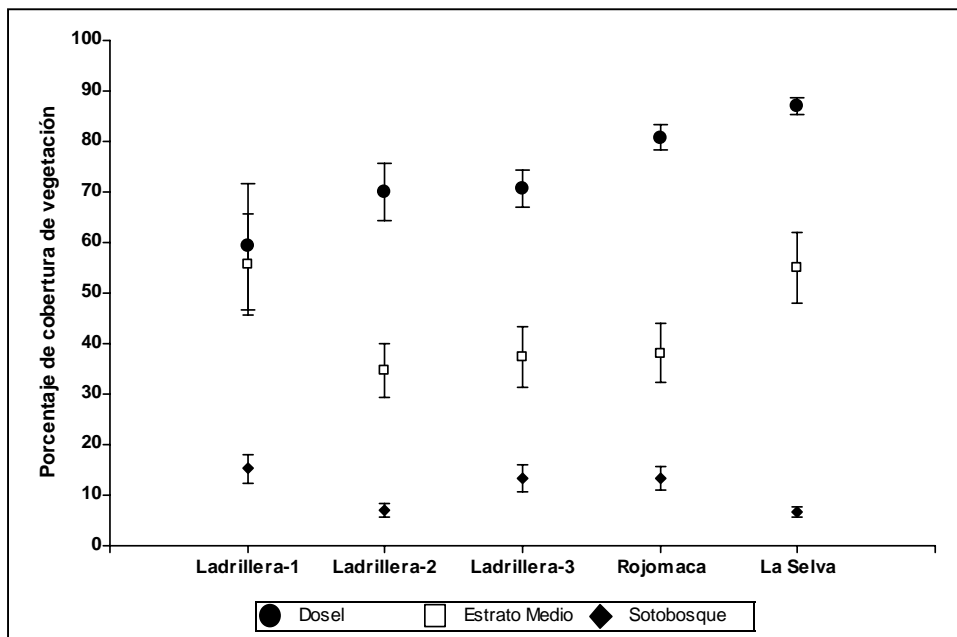


Figura 9. Porcentaje promedio y error estándar de cobertura de vegetación por estrato (dosel, estrato medio y sotobosque) registrada en los fragmentos de bosque y bosque continuo, en el bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

4.5. Variación en la producción de frutos

Se registraron un total de 1397 frutos en los fragmentos de bosque y bosque continuo, de los cuales el 46.74 % (653 frutos) correspondieron al bosque continuo, el 8.95% (125 frutos) fueron registrados en la Ladrillera-1, el 18.32% (256 frutos) correspondió a la Ladrillera-2, el 4.72% (66 frutos) fue registrado en la Ladrillera-3 y 21.26% (297 frutos) fue registrado en Rojomaca. Sin embargo, el número promedio de frutos por árbol producidos en los fragmentos de bosque y bosque continuo no mostró diferencias significativas ($F = 1.38$, $P = 0.257$). Aunque hubo una tendencia de una mayor producción de frutos en el bosque continuo de La Selva y en uno de los fragmentos de bosque (Ladrillera-3) y una menor producción en la Ladrillera-1 (Figura 10). La cantidad en la producción de frutos puede variar de acuerdo a la disponibilidad de luz y nutrientes, así como de sus polinizadores a consecuencia de la cantidad y calidad del polen transferido a las plantas (Lawrence y Barrett 1996, Navarro 1998 y Navarro *et al.* 2000). Aparentemente, en los sitios de estudio los mecanismos bióticos y abióticos que contribuyen en la producción de frutos no han reflejado efectos en el incremento o la disminución drástica en la cantidad de frutos producidos.

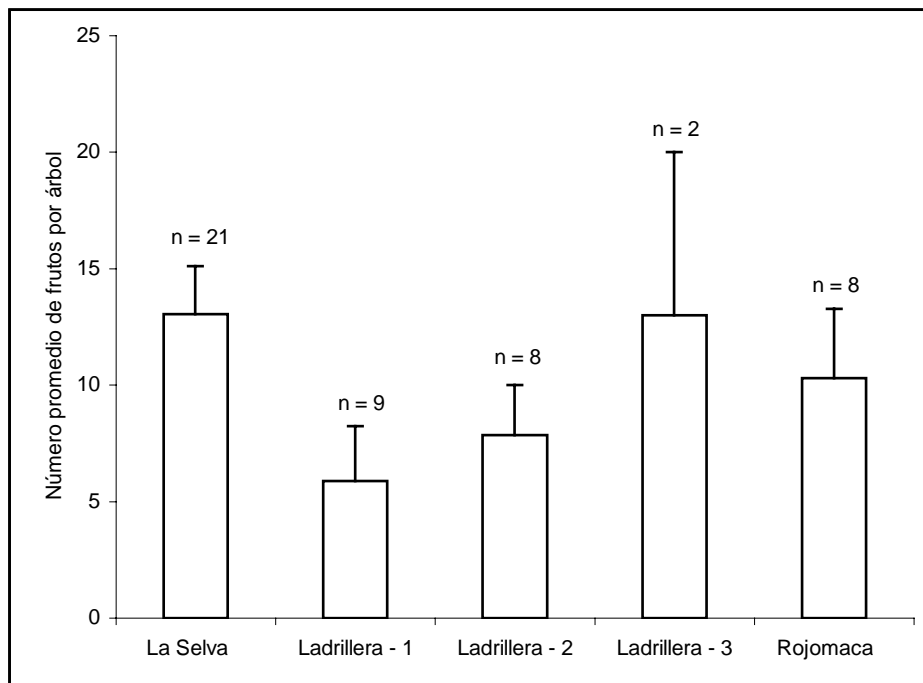


Figura 10. Número promedio y error estándar de la producción de frutos por árbol registrados en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

La tasa de maduración de frutos presentó diferencias significativas entre los meses de estudio ($F = 16.55$, $P = 0.0001$), siendo mayor en Junio. También se encontró una interacción significativa entre meses y sitios de estudio ($F = 3.86$, $P = 0.0001$), debido a los picos de maduración en junio presentados en los fragmentos de bosque Ladrillera-3 y Rojomaca. En cambio, la tasa de maduración de frutos en el bosque continuo de La Selva se mantuvo relativamente constante durante los meses de estudio (Figura 11 anexo 2). Además, cabe destacar que el período de maduración de frutos en los fragmentos Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca llegó solamente hasta el mes de agosto, en cambio en el fragmento de bosque Ladrillera-1 y bosque continuo de La Selva llegó hasta septiembre y octubre, respectivamente. Esto podría estar relacionado con la variabilidad microambiental del bosque tanto en sentido horizontal como vertical; por ejemplo la menor cobertura de vegetación del dosel en los fragmentos de bosque (Figura 9), permitiría el ingreso de mayores niveles de luz que a su vez puede influir en la maduración de los frutos. Varios investigadores (Levey 1990, Marquis 1988, Williams-Linera y Meaves 2000, Wright 1996) han documentado las evidencias del efecto del micrositio al comparar la frecuencia y la intensidad de la floración y fructificación entre individuos localizados en claros de bosque y bajo dosel cerrado. Por otro lado, aunque los factores del ambiente físico parecen determinar en primera instancia la estacionalidad de la fructificación, la competencia por depredadores-dispersores también puede actuar como una presión selectiva (Williams-Linera y Meaves 2000). Sí la mayoría de las semillas caen debajo del progenitor en un período de fructificación corto, la densidad y su notoriedad podrían provocar una depredación alta de las semillas (Dalling 2000). Asimismo, la ampliación de la época de fructificación puede ser un resultado de la presión selectiva ejercida por los depredadores, lo cual permite que los frutos producidos en los picos menores escapen a la depredación (Williams-Linera y Meaves 2000). Esto podría explicar en cierto sentido lo observado en el bosque continuo de La Selva.

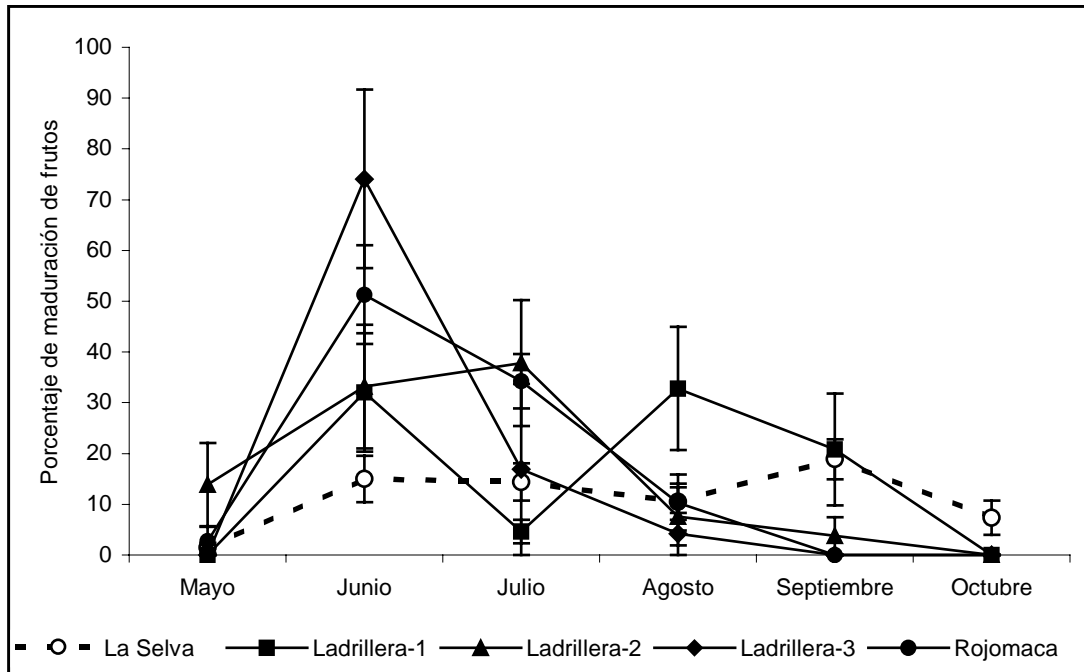


Figura 11. Porcentaje promedio y error estándar de la producción de frutos maduros de *Quararibea ochrocalyx*, registrados en los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) y bosque continuo (La Selva) del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

4.6. Depredación de semillas antes de la dispersión

De un total de 2523 semillas colectadas para evaluar la depredación de semillas por insectos o larvas antes de la dispersión en los fragmentos de bosque y bosque continuo 0 al 8% de las semillas mostraron indicios de depredación por insectos (Cuadro 5), pero esta proporción no mostró diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F = 1.43$, $P = 0.24$). Dalling (2000) indica que la depredación antes de la dispersión reduce el tamaño efectivo de la producción de semillas e indirectamente reduce la distancia a la que éstas pueden ser dispersadas. La proporción de semillas no viables no presentó diferencias significativas entre los sitios ($F = 0.59$, $P = 0.67$). Sin embargo, si sumamos la proporción de semillas no viables a la cantidad de semillas dañadas por insectos tendremos alrededor de 20% del total de semillas no viables para cada tipo de bosque (Cuadro 5). Esto, sumado a la mortalidad denso-dependiente de las plántulas en las cercanías del árbol parental, podría tener efectos negativos sobre el reclutamiento de nuevos individuos para la especie.

Cuadro 5. Porcentaje promedio y error estándar de semillas registradas en los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3 y Rojomaca) y bosque continuo (La Selva) agrupadas en: Dep-Insec = semillas con indicios de depredación por insectos, No-viables = semillas vacías sin embrión, Viable = semillas viables.

Destino	La Selva	Ladrillera-1	Ladrillera-2	Ladrillera-3	Rojomaca	F	P
	(n = 21)	(n = 9)	(n = 8)	(n = 2)	(n = 8)		
	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)		
Dep-Insec	3.67 (1.05)	8.92 (5.39)	2.88 (1.58)	0.00 (0.00)	0.50 (0.36)	1.43	0.24
No-viable	18.45 (2.24)	19.51 (3.13)	13.44 (3.38)	14.82 (5.49)	18.45 (2.06)	0.59	0.67
Viable	77.88 (1.71)	71.57 (5.43)	83.68 (4.42)	85.18 (5.49)	81.05 (1.96)	1.81	1.14

La proporción de frutos y/o semillas registradas periódicamente en el árbol hasta la caída bajo la misma proyección de la copa del árbol parental presentó una diferencia significativa entre los destinos ($F = 202.30$, $P = 0.0001$), mostrando mayor proporción de semillas caídas junto al árbol parental sin indicios de depredación (Figura 12). También se encontró una interacción significativa entre el destino de las semillas y los sitios de estudio ($F = 9.95$, $P = 0.0001$), debido a que en los fragmentos de bosque se registró mayor proporción de semillas en el suelo (junto al árbol materno) sin indicios de depredación por mamíferos que en el bosque continuo. Además, cabe destacar que las semillas incluso 10 y 15 días después del último registro permanecieron en los mismos sitios y sin indicios de depredación por mamíferos. En cambio, el bosque continuo de La Selva al tercer y cuarto día las semillas caídas junto al árbol parental generalmente presentaban indicios de depredación por mamíferos medianos (*Tayassu* spp.). Asimismo el porcentaje promedio de depredación de semillas por mamíferos presentó diferencias significativas entre los sitios ($F = 4.21$, $P = 0.0058$), siendo mayor en el bosque continuo de La Selva (Figura 12). La proporción de semillas desaparecidas del árbol también presentó diferencias significativas entre los sitios ($F = 3.32$, $P = 0.0186$), mostrando mayor porcentaje de semillas desaparecidas en el bosque continuo de La Selva con relación a los fragmentos de bosque (Figura 12). Tanto la depredación como la desaparición de semillas puede estar relacionada con la mayor diversidad y abundancia de depredadores y dispersores presentes en el bosque continuo de La Selva. Asimismo, Arias-Le Claire (2000) registró mayor diversidad de especies de vertebrados en el bosque continuo de La Selva con relación a los fragmentos de bosque.

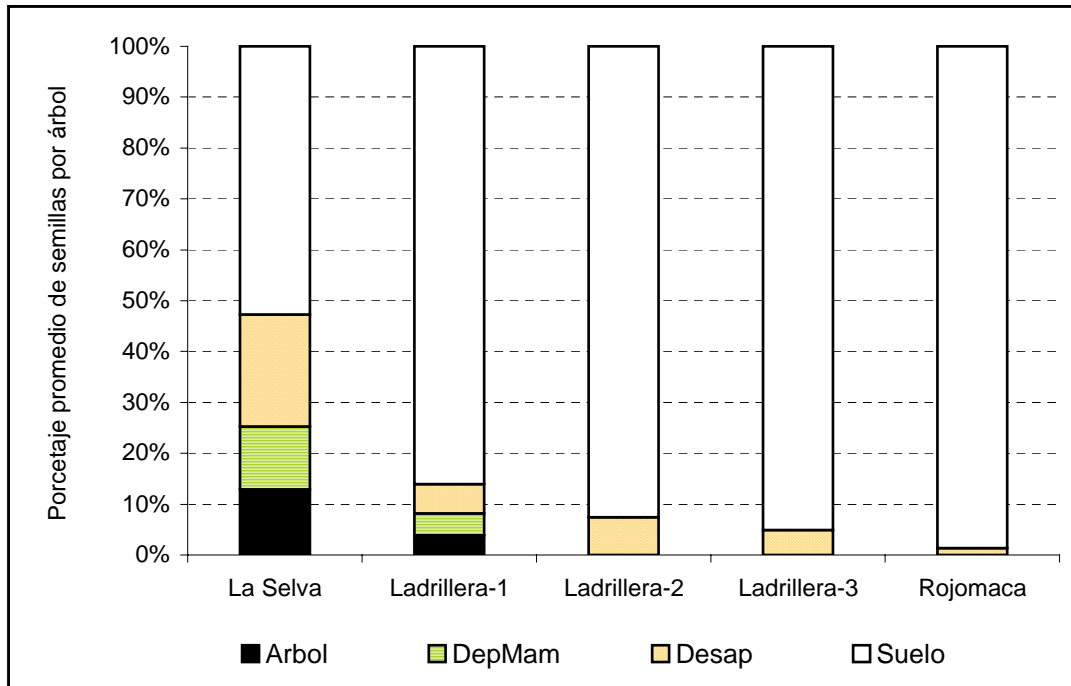


Figura 12. Porcentaje promedio de semillas registradas en los fragmentos de bosque y bosque continuo, distribuida en cuatro categorías: Árbol = frutos (expresado en número de semillas) que quedaron en el árbol, DepMam = semillas con indicios de depredación por mamíferos, Desap = semillas reportadas como desaparecidas, Suelo = semillas caídas bajo la misma proyección de la copa del árbol parental y sin indicios de depredación por mamíferos.

4.7. Remoción y depredación de semillas post-dispersión

El porcentaje de semillas removidas presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F = 5.85$, $P = 0.0003$), mostrando mayor proporción de semillas removidas en el bosque continuo de la Selva con relación a los fragmentos de bosque (Cuadro 6). Cabe destacar que las semillas en los fragmentos de bosque comenzaron a ser removidas después de 45 días de haberlas distribuido en los sitios fijos de evaluación. En cambio, en el bosque continuo de La Selva las semillas comenzaron a ser removidas durante los primeros 15 días (Figura 13). Esto puede ser debido a la diversidad y abundancia de depredadores-dispersores existentes en este bosque, ya que en los sitios donde se depositaron las semillas se observaron indicios (huellas y tierra removida) que indican la presencia de mamíferos medianos y pequeños; tales como *Tayassu spp.* y *Dasypus spp.* En cambio, en los fragmentos de bosque sólo se observó indicios de *Dasypus spp.* lo cual podría indicar la baja remoción de semillas.

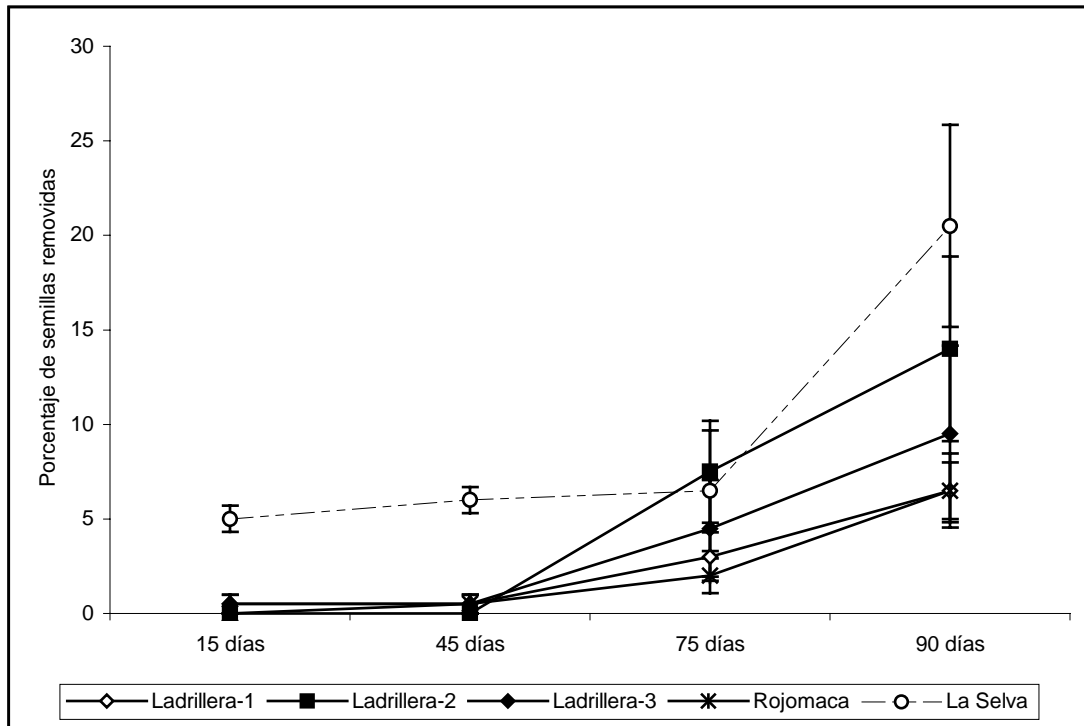


Figura 13. Porcentaje promedio y error estándar de semillas removidas por depredadores-dispersores terrestres en 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

La depredación de semillas de *Q. ochrocalyx* por mamíferos post-dispersión no presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F = 1.75$, $P = 0.14$). La depredación de semillas por insectos tampoco mostró diferencias significativamente entre los sitios ($F = 1.91$, $P = 0.11$). En cambio, las semillas depositadas sin escarificación (depositadas como fruto maduro) presentaron diferencias significativas entre los sitios ($F = 4.11$, $P = 0.0041$), siendo mayor en el bosque continuo de La Selva seguido por el fragmento de bosque Rojomaca (Figura 14). Esto podría ser debido a que algunos insectos prefieren alimentarse de las estructuras carnosas y además aprovechan estas estructuras para depositar sus huevos, y donde generalmente completan su desarrollo (Restrepo 2000). Por otra parte, los insectos frugívoros presentan un patrón de movimiento muy variado, condición que posiblemente responde a las fluctuaciones en la abundancia de las frutas y semillas que consumen (Restrepo 2000). Otra opción es que las características morfológicas y nutritivas de los frutos y semillas pueden influir en la intensidad de la depredación. Por otro lado, la proporción de germinación de semillas tanto en las semillas escarificadas como en las

semillas sin escarificación presentó diferencias entre los sitios de estudio ($F = 2.63$, $P = 0.0392$, $F = 4.97$, $P = 0.0011$ respectivamente, Cuadro 6 y Figura 14). Esta diferencia puede estar relacionada con las características microambientales de cada sitio, tales como la disponibilidad de luz y humedad relativa del ambiente, que a su vez dependerá de la permeabilidad de las cubiertas y las características del contacto de la semilla con el sustrato húmedo (Schmidt 2000). Asimismo, en el bosque continuo de La Selva la cantidad de hojarasca en el suelo podría retrasar la fase de inhibición lo cual podría explicar en cierto grado la menor proporción de semillas germinadas con relación a las semillas de los fragmentos de bosque (Cuadro 6 y Figura 14).

Cuadro 6. Porcentaje promedio y error estándar de semillas escarificadas, según el destino que tuvieron después de 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Removido = semillas removidas del lugar original, Dep-Insec = con indicios de depredación de insectos, Dep-Mam = con indicios de depredación por mamíferos (*Tayassu spp*), Germinado = presencia de radícula y hojas, Perdido = semillas desaparecidas, Aplastado = semillas que quedaron aplastadas con la caída de árboles, Sin-disturbio = semillas que quedaron en el sitio original. Las letras diferentes en el cuadro indican diferencia entre los sitios (comparación múltiple de Duncan, $\alpha = 0.05$).

Destino	La Selva	Ladrillera-1	Ladrillera-2	Ladrillera-3	Rojomaca	F	P
	n = 20	n = 20	n = 20	n = 20	n = 20		
	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)	\bar{X} (E.E)		
Removido	8.5 (3.4) ^b	0.5 (0.5) ^a	0.0 (0.0) ^a	0.0 (0.0) ^a	0.5 (0.5) ^a	5.85	0.0003
Dep-Insec	0.5 (0.5) ^a	2.5 (0.9) ^a	1.0 (0.7) ^a	0.5 (0.5) ^a	3.0 (1.3) ^a	1.91	0.1144
Dep-Mam	3.5 (1.8) ^b	1.5 (1.09) ^{ab}	1.0 (0.7) ^{ab}	0.0 (0.0) ^a	0.5 (0.5) ^{ab}	1.75	0.1461
Germinado	20.5 (4.3) ^a	21.0 (4.4) ^a	31.0 (3.9) ^{ab}	37.5 (5.5) ^b	23.5 (4.5) ^a	2.63	0.0392
Perdido	5.5 (2.4) ^a	2.0 (0.9) ^a	9.5 (3.4) ^a	6.5 (4.2) ^a	2.5 (1.8) ^a	1.23	0.3014
Aplastado	2.5 (2.5) ^a	0.0 (0.0) ^a	2.5 (2.5) ^a	2.5 (2.5) ^a	0.0 (0.0) ^a	0.50	0.7358
Sin-disturbio	59.0 (6.2) ^{abc}	72.5 (4.8) ^c	55.0 (5.3) ^{ab}	53.0 (5.1) ^a	70.0(4.8) ^{bc}	2.82	0.0291

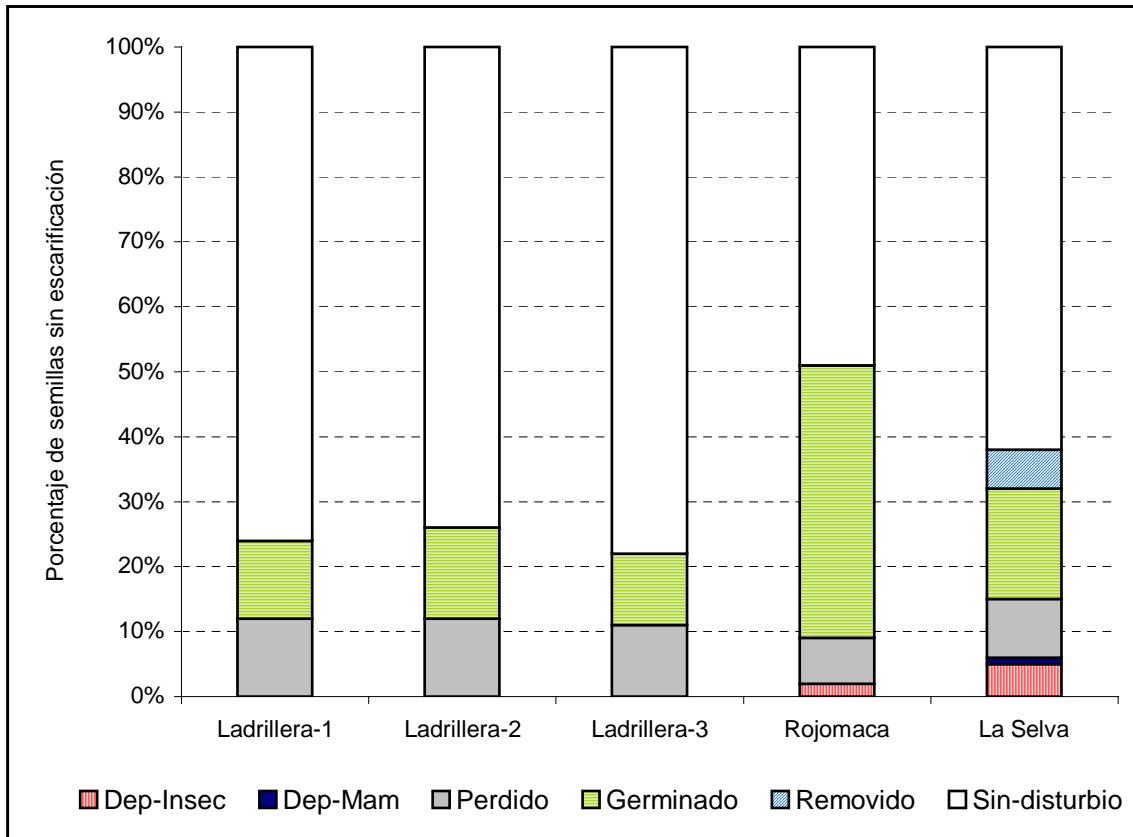


Figura 14. Porcentaje de semillas sin escarificación clasificadas según el destino que tuvieron después de 90 días de observación en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Dep-Insec = con indicios de depredación de insectos, Dep-Mam = indicios de depredación por mamíferos (*Tayassu spp*), Perdido = semillas desaparecidas, Germinado = presencia de radícula y hojas, Removido = semillas removidas del lugar original, Sin-disturbio = semillas que quedaron en el sitio original.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Se rechaza la hipótesis de mayor densidad de *Quararibea ochrocalyx* en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque para las plantas > 5 cm DAP y para plántulas ≤ 1.5 m de altura, en cambio para las plantas juveniles (> 2 m altura y < 5cm DAP) se acepta la hipótesis. La baja densidad de plantas juveniles de *Q. ochrocalyx* registrada en los fragmentos de bosque podría ser una evidencia de que la fragmentación está teniendo efectos negativos sobre el establecimiento de nuevos individuos.
2. Se acepta la hipótesis para la abundancia de la regeneración por clase de altura que se distribuye de forma diferente con relación a la distancia del adulto reproductivo entre los sitios de estudio. Esto se debe a que en los fragmentos de bosque se registró mayor abundancia de plántulas (≤ 1 m altura) a menor distancia del árbol parental y menor abundancia (> 2 m altura y ≤ 5 cm de DAP) a mayor distancia. Esto podría estar relacionado con la menor abundancia y diversidad de dispersores-depredadores presentes en los fragmentos de bosque, lo cual explicaría la falta de regeneración establecida a mayor distancia del árbol parental.
3. La hipótesis de mayor herbivoría en los fragmentos de bosque fue aceptada tanto para el daño foliar ocasionado por insectos herbívoros cortadores-masticadores e insectos minadores. Esto se debe a que se registró mayor tasa de herbivoría por insectos cortadores-masticadores en los fragmentos de bosque Ladrillera-1 y Ladrillera-3, y por minadores en los fragmentos de bosque Ladrillera-1 y Ladrillera-2. Esto podría estar relacionado con la composición, abundancia y la especialización de algunos insectos folívoros, que a su vez pueden variar de acuerdo a la abundancia de sus depredadores, tales como aves insectívoras.
4. La hipótesis de mayor producción de frutos de *Q. ochrocalyx* en el bosque continuo fue rechazada. Esto podría indicar que los árboles remanentes en los fragmentos de bosque aún no han manifestado cambios drásticos en la producción de frutos. Sin embargo la tasa de maduración de frutos fue variable entre los sitios de estudio, mostrando un período de maduración más corto en los fragmentos de bosque con relación al bosque continuo. Aparentemente, esto está relacionado con las características del microambiente originado por el efecto de la fragmentación. Sin embargo, no podemos llegar a una conclusión, debido a la insuficiente información existente al respecto. Por lo que es necesario tomar en cuenta la fenofase de las especies adaptadas al interior del bosque. Ya que su respuesta fonológica puede ser una manifestación del estado interno de cada individuo.

5. La hipótesis de mayor depredación de semillas pre-dispersión en el bosque continuo fue rechazada o aceptada de acuerdo a los patrones de depredación. Asimismo la tasa de depredación de semillas por insectos no mostró diferencias entre los sitios, por tanto la hipótesis fue rechazada. En cambio la tasa de depredación de semillas por mamíferos fue mayor en el bosque continuo de La Selva, por lo tanto la hipótesis fue aceptada. Esto podría ser debido a la mayor diversidad y abundancia de mamíferos presentes en el bosque continuo de La Selva.
6. La hipótesis de mayor depredación y remoción de semillas post-dispersión en el bosque continuo de La Selva fue aceptada o rechazada de acuerdo a los organismos que interactuaron en los patrones de depredación y remoción de semillas. Así que la hipótesis de mayor depredación por insectos y mamíferos en el bosque continuo de La Selva fue rechazada, ya que no mostraron diferencias significativas entre los sitios de estudio. En cambio, la remoción de semillas fue mayor en el bosque continuo con relación a los fragmentos de bosque, por lo tanto la hipótesis fue aceptada. Esto puede estar relacionado con la baja diversidad y abundancia de organismos que interactúan en la dispersión de semillas.

Es necesario realizar nuevas investigaciones para identificar las causas potenciales de los problemas de la regeneración, ya que no se cuenta con información sobre los mecanismos específicos que causan el fracaso de la regeneración de *Q. ochrocalyx* en los fragmentos de bosque. Aunque, basado en los resultados de la herbivoría en los fragmentos de bosque podríamos asumir que las plántulas están soportando altas tasas de herbivoría, por lo tanto serían más vulnerables al ataque de ciertos patógenos. Por otro lado, aunque la producción de frutos no mostró variaciones entre los sitios de estudio, no podemos asegurar que los árboles remanentes no estén siendo afectados por los efectos de la fragmentación, ya que el período de maduración de frutos en los fragmentos de bosque fue más corto con relación a los del bosque continuo. Estos pequeños cambios juntamente con la ausencia de la depredación-dispersión de semillas en los fragmentos de bosque podrían tener efectos negativos sobre el establecimiento de nuevos individuos de *Q. ochrocalyx*. Por lo tanto, el conocimiento del estado de la regeneración y las causas de su fracaso, la interacción con otros organismos que intervienen en la polinización, la dispersión de semillas y la respuesta a los disturbios naturales y antrópicos es quizás el paso más importante hacia el logro de la sostenibilidad a largo plazo de estos bosques.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alfaro, RI; Van Sickle, GA, Wegurtz, E. 1982. Tree mortality and radial growth losses caused by the western spruce budworm in a Douglas-fir stand in British Columbia. *Can. J. For. Res* 12:780 -787.
- Aide, TM. 1991. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24(4): 532-537.
- Aide, TM. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74(2): 455-466.
- Arias-Le Claire, H; 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 69p.
- Aldrich, PR; Hamrick, JL. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281:103-105.
- Aizen, M; Feinsinger, P. 1994. Forest Fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2):330-351.
- Appanah, S. 1990. Plant-pollinator interactions in Malaysian rain forests. *In* Bawa, K.S y Hadley, M. eds. *Reproductive Ecology of Tropical forest plants*. New Jersey, UNESCO. v 7, p. 85-101.
- Asquith, NM. 2000. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 377-406.
- Baraza, E; Gómez, JM; Hódar, JA; Zamora, R. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal Botany* 82(3): 357-364.
- Barone, JA; Coley, PD. 2000. Herbivorismo y las defensas de las plantas. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 465-492.
- Basset, Y. 1991. The spatial distribution of herbivory, Mines and Galls within an Australian Rain Forest Tree. *Biotropica* 23(3):271-281
- Bawa, KS; Perry, DR; Beach, JH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72(3):331-345.
- Bawa, KS; Bullock, SH; Perry, DR; Coville, RE; Grayum, MH. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72(3)346-356.

- Bawa, KS. 1990. Plant-Pollinator interacciones in tropical rain forests. *Annual Reviews Ecological Systematic*. 21:399-422.
- Bennet, AF. 2004. Elanzando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservacion de la vida silvestre. UICN, San José, Costa Rica. 269p.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentacion on seedling abundance in a Tropical Rain Forest. *Conservation Biology* 12(2):380-389.
- Benitez-Malvido, J. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91:143-150.
- Benitez-Malvido, J; Martinez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on Understory plant species richness in amazonia. *Conservation Biology* 17 (2):389-400.
- Bleich, VC; Wehausen, JD; Holl, SA. 1990. Desert-dwelling mountain sheep: Conservation applications of a naturally fragmented distribution. *Conservation Biology* 4:383-389.
- Benrey, B; Denno, RF. 1997. The slow-growth highmortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology* 78:987-999.
- Burkey, TV. 1995. Extinction rates in archipelagoes: Implications for populations in fragmented habitats. *Conservation Biology* 9:527-541.
- Calvo, J. 1997. Notas para el curso de Manejo de Cuencas Hidrográficas. Ins. Tecnológico de CR, Dpto. de Ingeniería Forestal. Serie Apoyo académico # 5. San José, Costa Rica. p. 27-70.
- Cascante, A; Quesada, M; Lobo, JJ; Fuchs, E.A. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147
- Cates, RG. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: The effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecología* 46:22-31.
- Cosson, JF; Pons, JM; Masson, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:515-534.
- Coley, PD. 1983. Intraespecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64(3):426-433.
- Coley, PD. 1990. Tasa de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. *In* Leigh, JR. EG; Stanley, AR; Windsor, DM. eds. *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p. 191-200.
- Coley, PD; Kursar, TA. 1996. Anti-Herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological trade-offs. *In* Mulkey, SS; Chazdon, RL;

- Smith, AP. eds. Tropical Forest Plant ecophysiology. Chapman Hall, New York. p. 305-336.
- Coley, PD; Barone, JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Connell, JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* Den Boer, PJ; Gradwell, GR. eds. *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publishing and documentation, Wageningen, The Netherlands. Pp. 298-310.
- Cordeiro, NJ; Howe, HF. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15(6):1733-1741.
- Cunningham, S. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14:758-768
- Chapman, CA; Chapman, LJ. 1995. Survival without dispersers: Seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9(3): 675-678.
- Chambers, JC; MacMahon, JA. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of ecological and systematics* 25:263-292.
- Dalling, JW. 2000. Ecología de semillas. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 345-375.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* 25:14-20.
- Dirzo, R; Dominguez, CA. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. *In* Estrada, A; Fleming, TH. eds. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, The Netherlands. p. 237-249.
- Dirzo, R; Garcia, MC. 1992. Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90
- Doust, JL; Doust, LL. 1988. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. New York Oxford University Press. 344 p.
- Ernest, KA. 1989. Insect Herbivory on a Tropical Understory Tree: Effects of Leaf Age and Habitat. *Biotropica* 21(3): 194-199.
- Flores, B; Rumíz, DI; Fredericksen, TS; Fredericksen, NJ. 2002. El uso de claros de aprovechamiento forestal por la avifauna de un bosque semideciduo chiquitano de Santa Cruz, Bolivia. *Hornero* 17(2):61-69.

- Forero, LAM. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical región Huetar Norte, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 88p.
- Fuchs, EJ; Lobo, AJ; Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17(1):149-157.
- Gallego, BC. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque muy húmedo tropical, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 103p.
- Ghazoul, J; Liston, KA; Boyle, TJB. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of ecology* 86:462-473.
- Gilpin, ME; Soulé, ME. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction. In Soulé, ME. eds. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, USA. p. 19-34.
- Guariguata, MR; Rosales-Adame, JJ; Finegan, B. 1999. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4):1046-1054.
- Guariguata, MR; Kattan, GH. 2000. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. 691p.
- Gramacho, M; Santander, T; Farji-Brener, AG. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Revista de Biología Tropical* 49(2): 513-516.
- Hanski, I; Moilanen, A; Gyllenberg, M. 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist* 147:527-541.
- Hendrix, SD. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. In Doust, JL; Doust, LL. eds. *Plant Reproductive Ecology*. Oxford University Press, Oxford. P. 246-263.
- Herrera, F; Bernal, A; Campos, JJ. 1997. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de *Vochysia ferruginea* Mart en un bosque tropical secundario en Costa Rica. Proyecto Corporativo CATIE/CIA. In Morales, EM; Cartin, FB. eds. *III Congreso Forestal Centroamericano*. San José, Costa Rica. p. 9-14.
- Holdridge, LR. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura, San José, Costa Rica. 216 p.
- Hobbs, RJ. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheat belt. *Biological Conservation* 64:193-201.

- Holmes, RT; Schultz, JC; Nothnagle, P. 1979. Bird predation on forest insects: An enclosure experiment. *Science* 206:462-463.
- Janzen, DH. 1983. Food webs: who eat what, why, how and with what effects in tropical forest? In *tropical rain forest ecosystems. Structure and function*. Edited by F.B. Golley. Edgeview, Amsterdam. P 167-182.
- Janzen, DH. 1970. Herbivores and number of trees species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, DH; Vazquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. *In* Gomez-Pompa, A; Whitmore, TC; Hadley, M. eds. *Rain forest regeneration and management*. UNESCO, France and Parthenon Press, UK. p. 137-157.
- Jones, GR. 2000. Regeneración temprana de dos especies arbóreas de semilla grande en bosques fragmentados de la zona norte de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 50p.
- Kattan, GH. 2000. Fragmentación patrones y mecanismos de extinción de especies. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 559-590.
- Kress, WJ; Beach, JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In* McDe, LA; Bawa, KS; Hespenheide, HA; Hartshorn, GS. 1994. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. p. 162-182.
- Laurence, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-De Merona, J. M., Laurance, S. G., Hutchings, R. W. & Lovejoy, E. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12:460-464.
- Laurence, WF; Bierregaard, RO. 1997. *Tropical Forest Remnants: Ecological Management and conservation of fragmented communities*. University Chicago Press, London. 616 p.
- Lawrence, DH.; Barrett, SCH. 1996. Pollen dispersal and Mating patterns in Animal-Pollinated Plants. *In* Lloyd, DG; Barrett, SCH. eds. *Floral Biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. University of Toronto, Canadá. Chapman & Hall. p. 140-190.
- Lee, TD. 1988. Patterns of Fruit and Seed Production. *In* Doust, JL. Doust, LL. eds. *Plant Reproductive Ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, Oxford. p. 179-202.

- Levey, DJ. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understory tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitat for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6:409-420.
- Leigh, EG. Jr. 1999. *Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, USA.
- Longhi, MM. 1991. *Introducción a la Flora de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica. 345 p.
- Loveless, MD; Hamrick, JL; Foster, RB. 1998. Population structure and mating system in *Tachigali versicolor*, a monocarpic neotropical tree. *Heredity* 81: 321-335.
- Lowman, MD. 1984. An Assessment of technique for measuring herbivory: In rainforest defoliation more intense than we thought?. *Biotropica* 16(4):264-268.
- Lowman, MD; Heatwole, H. 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian Eucalypts. *Ecology* 73(1):129-142.
- McDade, L; Hartshorn, GS. 1994. La Selva Biological Station. In McDade, L; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. USA, Chicago. p. 6-18.
- Marquis, RJ. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552-1565.
- Marquis, RJ. 1992. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). *Ecology* 73: 143-152.
- Murcia, C. 2000. Ecología de la polinización. In Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 493-530.
- Moraes, MR. 1994. *Ecología Vegetal: Relación Planta-Animal*. Ecología en Bolivia. La Paz, Bolivia. Serie Botánica. 2. 115 p.
- Moreira, I; Arnáez, E. 1995. La semilla: elemento primordial en la conservación de Germoplasma. Curso Nacional de recolección y procesamiento de semillas forestales. Republica Dominicana, Dirección General Forestal y CATIE.
- Mostacedo, B; Fredericksen, T; Toledo, M. 1998. Respuestas de las plantas a la intensidad de aprovechamiento en un bosque semidecíduo pluvioestacional de la region de Lomerio, Santa Cruz, Bolivia. *Revista de la Sociedad de Botánica* 2:75-88.
- Mostacedo, M; Fredericksen, TS. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Bolfor, Santa Cruz, Bolivia. 92 p.
- Nason, JD. 2000. La estructura genética de las poblaciones de árboles. In Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 299-327.

- Nason, JD; Hamrick, JL. 1997. Reproductive and Genetic Consequences of Forest Fragmentation: Two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88(4):264-276.
- Nason, DJ; Aldrich, PR; Hamrick, JL. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *In* Laurence, WF; Bierregaard, Jr., RO. eds. *Tropical forest remnants*. The University Chicago Press. p. 304-320.
- Navarro, L. 1998. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenaca* (Lamiaceae). *Nordic Journal of Botany* 18(4):441-446.
- Navarro, L; Rosas, C; Ayensa, G. 2000. Recompensas florales y éxito reproductivo. *Portugaliae Acta Biológica* 19:121-126.
- Newmark, WD. 1991. Tropical forest fragmentation and local extinction of understory birds in the Eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5(1):67-78.
- OTS (Organization for Tropical Studies, Estación Biológica La Selva). 2002. La Selva Digital Flora: *Quararibea ochrocalyx* (en línea). San José, CR. Consultado 4 dic. 2005. Disponible en <http://sloth.ots.ac.cr/local/lorula/family.htm>
- OTS (Organization for Tropical Studies, Estación Biológica La Selva). 2004. Tropical Stations Online Dataset: Meteorological data at La Selva Biological Station's East Bank (Bridge) Weather Station (en línea). San José, CR. Consultado 30 nov. 2004. Disponible en <http://www.ots.duke.edu/en/laselva/metereological.shtml>
- Packer, A; Clay K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278-281.
- Packer, A; Clay, K. 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conespecific trees. *Ecology* 84(1):108-119.
- Perry, DA. 1994. *Forest Ecosystems*. The Johns Hopkins University Press. London. P. 649
- Primack, R. 2001a. Aplicaciones de la biología de poblaciones. *In* Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P; Dirzo, R; Massardo, F. eds. *Fundamentos de Conservación Biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México D.F., México. p. 385-404.
- Primack, R. 2001b. Problemas de las poblaciones pequeñas. *In* Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P; Dirzo, R; Massardo, F. eds. *Fundamentos de Conservación Biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México D.F., México. p. 363-383.
- Quesada, M; Stoner, KE; Rosas-Guerrero, V; Palacios-Guevara, C; Lobo, AJ. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae)

- in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135:400-406.
- Ramírez, N. 1993. Reproductive biology in a tropical shrubland of Venezuela Guayana. *Journal of Vegetacion Science* 4(1):5-12.
- Redford, KH. 1992. The empty forest. *BioScience* 42(6):412-422.
- Restrepo, C. 2000. Frugivoría. Pp. 531-557. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica.
- Rocha, OJ; Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88(9):1607-1614.
- Sánchez, PA. 1981. *Suelos del Trópico. Características y manejo*. IICA, San José, Costa Rica.
- Sánchez-Asofeifa, C.A.; Harris, RC.; Skole, DL.; 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica* 33(3):378-384.
- Sanford, Jr. R; Paaby, P.; Luvall, J.; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology and aquatic systems. *In* McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshom, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. USA. Chicago. P. 19-34.
- Saunders, DA; Hobbs, RJ; Margules, CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1):18-32.
- Scatena, FN. 2000. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 23-41.
- Schupp, EW. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Schmidt, L. 2000. *Guide to handling of tropical and subtropical forest seed*. Danida Forest Seed Centre, Denmark. 511p.
- Sih, A; Baltus, M-S. 1987. Patch Size, Pollinator behavior, and Pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68(6): 1679-1690.
- Smith, RL; Smith, TM. 2001. El herbivorismo afecta al crecimiento y reproducción de los vegetales. *In* *Ecología*. 4ta Edición. Pearson Educación, SA. Madrid. p. 228-231.
- Sollins, P.; Sancho, F.; Mata, R. Jr. 1994. Soil and soil process research. *In* McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshom, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. USA. Chicago. P. 34-53.
- Sork, VL. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68(5):1341-1350.

- Tabarelli, M; Mantovani, W; Peres, CA. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of Southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91:119-127.
- Trani, MK; Giles, RH. 1999. An analysis of deforestation: metrics used to describe pattern change. *Forest Ecology and Management* 114: 459-470.
- Tomimatsu, H; Ohara, M. 2000. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16(5):1277-1285.
- Tscharntke, T; Steffan-Dewenter, I; Kruess, A; Thies, C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- Vasquez, RA. 1999. Mortalidad de Árboles en dos tipos de bosque tropical húmedo sometidos a manejo forestal en la Vertiente Atlántica de Centroamérica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 81p.
- Viña, A; Cavelier, J. 1999. Deforestation rates (1938-1988) of tropical lowland forests on the Andean foothills of Colombia. *Biotropica* 31:31-36.
- Whitmore, TC. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *In* Laurence, WF; Bierregard, RO. eds. *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, USA. p. 3-12.
- Williams-Linera, G; Meave, J. 2000. Patrones fonológicos. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Lur, San José, Costa Rica. p. 407-431.
- Wright, SJ. 1996. Phenological responses to Seasonality in Tropical Forest Plants. *In* Mulkey, SS; Chazdon, RL; Smith, AP. eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman y Hall, New York. p. 440-460.
- Wong, MS; Wright, SJ; Hubbell, SP; Foster, RB. 1990. The spatial pattern and reproductive consequences of outbreak defoliation in *Quararibea asterolepis*, a tropical tree. *Journal of Ecology* 78: 579-588.
- Zamora, NV; Jiménez, QM; Poveda, LJA. 2000. Árboles de Costa Rica. Vol II. INBio. San José. 374 p.

7. ANEXOS

Anexo 1. Posición geográfica de los árboles utilizados en el estudio de la producción de frutos en los fragmentos de bosque (Ladrillera-1, Ladrillera-2, Ladrillera-3, Rojomaca) y bosque continuo (La Selva) del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica.

Código de Lugar	Sitio	Código de Árbol	NORTE	OESTE
LA-III	Ladrillera-3	1A	9.8913	83.65137
LA-II	Ladrillera-2	1A	10.43732	84.06274
LA-II	Ladrillera-2	10	10.43731	84.06426
LA-II	Ladrillera-2	19	10.43705	84.06532
LA-II	Ladrillera-2	35	10.43636	84.06445
LA-II	Ladrillera-2	40	10.43602	84.06326
LA-II	Ladrillera-2	46	10.43606	84.06348
LA-II	Ladrillera-2	47	10.43606	84.06348
LA-II	Ladrillera-2	45	10.430296	8406461
LA-I	Ladrillera-1	1A	10.46418	84.06954
LA-I	Ladrillera-1	20	10.46159	84.07098
LA-I	Ladrillera-1	2B	10.46222	84.0723
LA-I	Ladrillera-1	8A	10.46056	84.07205
LA-I	Ladrillera-1	11	10.46056	84.07205
LA-I	Ladrillera-1	24	10.46009	84.06995
LA-I	Ladrillera-1	17	10.45906	84.0697
LA-I	Ladrillera-1	25	10.45637	84.06833
ROJOM	Rojomaca	32	10.53267	84.03948
ROJOM	Rojomaca	33	10.53288	84.03866
ROJOM	Rojomaca	30	10.53301	84.04017
ROJOM	Rojomaca	19	10.53116	84.03912
ROJOM	Rojomaca	6D	10.53267	84.03684
ROJOM	Rojomaca	15	10.53281	84.03563
ROJOM	Rojomaca	3A	10.53057	84.03817
ROJOM	Rojomaca	1A	10.53061	84.03875
ROJOM	Rojomaca	1	10.53064	84.03872
LASELVA	La Selva	75	10.42029	84.02296
LASELVA	La Selva	72	10.41418	84.02739
LASELVA	La Selva	35	10.41329	84.02683
LASELVA	La Selva	38	10.41329	8402613
LASELVA	La Selva	48	10.41207	84.02536
LASELVA	La Selva	51A	10.40972	84.02164
LASELVA	La Selva	60	10.40908	84.02107
LASELVA	La Selva	62	10.40817	84.01953
LASELVA	La Selva	71	10.40717	84.01802
LASELVA	La Selva	11	10.40867	84.01746
LASELVA	La Selva	10	10.40909	84.01697
LASELVA	La Selva	7	10.40103	84.0167
LASELVA	La Selva	5	10.41068	84.01663
LASELVA	La Selva	13	10.40661	84.01718
LASELVA	La Selva	16A	10.40671	84.01632
LASELVA	La Selva	18A	10.40588	84.01605
LASELVA	La Selva	22A	10.40488	84.01438
LASELVA	La Selva	24	10.4042	84.1387
LASELVA	La Selva	70	10.40228	84.01187
LASELVA	La Selva	66	10.40688	84.00889
LASELVA	La Selva	69	10.40857	84.00545

Anexo 2. Porcentaje promedio y error estándar de la producción de frutos por árbol registrados en los fragmentos de bosque y bosque continuo del bosque muy húmedo tropical de Costa Rica. Las letras diferentes dentro del cuadro indican diferencia entre los sitios (comparación múltiple de Tukey, $\alpha = 0.05$).

Mes	La Selva n = 21 \bar{X} (E.E)	Ladrillera-1 n = 9 \bar{X} (E.E)	Ladrillera-2 n = 8 \bar{X} (E.E)	Ladrillera-3 n = 2 \bar{X} (E.E)	Rojomaca n = 8 \bar{X} (E.E)	F	P
Mayo	1.42 (1.04) ^a	0.00 (0.00) ^a	13.89 (8.22) ^a	0.00 (0.00) ^a	2.78 (2.78) ^a	2.52	0.055
Junio	14.97 (4.62) ^a	32.04 (11.63) ^a	33.22 (12.19) ^a	74.09 (17.58) ^b	51.27 (9.71) ^{ab}	4.04	0.007
Julio	14.39 (3.67) ^{ab}	4.63 (2.35) ^a	37.81 (12.35) ^b	16.87 (16.87) ^{ab}	34.24 (5.34) ^b	4.47	0.004
Agosto	10.51 (3.53) ^a	32.8 (12.12) ^a	7.6 (5.69) ^a	4.17 (4.17) ^a	10.32 (5.53) ^a	2.26	0.078
Septiembre	18.88 (3.93) ^a	20.83 (11.02) ^a	0.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^a	3.03	0.027
Octubre	7.34 (3.34) ^a	0.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^a	1.46	0.230