

Distribución natural de *Quassia amara* en Costa Rica*

Róger Villalobos**

Quassia amara es un arbusto de 3 a 6 m de alto (Holdridge y Poveda 1975). En Talamanca, Costa Rica, Ling (1991) determinó promedios de 1,88 m de altura y 1,96 cm de diámetro a la altura del pecho (dap), con máximos de 6,5 m de altura y 6,16 cm de dap.

Aunque su presencia es común bajo el dosel del bosque, el aumento en los niveles de iluminación provoca un mayor crecimiento y floración, y en consecuencia, una abundante regeneración en claros del bosque y áreas disturbadas (Brown 1995).

La especie se encuentra desde los 18° de latitud, desde México hasta Ecuador (Brown 1995, Holdridge y Poveda 1975, Pérez 1990). Gentry (1993) la ubica hasta el norte de Colombia, y Porter (1973) hasta Brasil. Tanto este último autor como Thomas (1990) consideran difícil establecer el ámbito original de la especie dado su común cultivo como medicinal.

Las muestras de *Q. amara* en herbarios de Venezuela, Panamá, Costa Rica, Nicaragua y Honduras, del Missouri Botanical Garden (Brown 1995) y del Field Museum of Natural History de Chicago¹ provienen, en su mayoría, de localidades a menos de 300 msnm, y en algunos casos de 450-600 msnm. Brown (1995) menciona una muestra de Zelaya, Nicaragua a 800 msnm, y otra del volcán Maderas, Nicaragua entre 600-900 msnm.

En Talamanca, Ling (1991) la encontró en las partes altas de las filas montañosas, en bosque primario, tacotales, áreas de siembra y potreros. El mayor nivel de agregación se observó en ambientes de pie de monte, a la sombra del bosque secundario; sin embargo, hay individuos de mayor altura y dap en la fila de montañas, en áreas con gran penetración de luz. En todos los casos se observa capacidad natural de rebrote en la especie.

Si bien el ámbito de distribución en relación con requerimientos ecológicos ha sido poco estudiado, este puede ser una valiosa herramienta de manejo para proponer sistemas productivos más eficientes y viables para el agricultor. Por tal razón, este estudio pretende:

*Basado en:

VILLALOBOS S., R. 1995. Distribución de *Quassia amara* L. ex Blom en Costa Rica, y su relación con los contenidos de cuasina y neocuasina (insecticidas naturales) en sus tejidos. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. 174 p.

**Proyecto Olafo, CATIE, Turrialba, Costa Rica

¹Burger, W. 1994. Muestras de *Q. amara* en el Field Museum of Natural History. Department of Botany, Chicago. Comunicación personal.

- Caracterizar la distribución de *Q. amara* en Costa Rica en relación con factores geofísicos y climáticos.
- Caracterizar ecológicamente poblaciones de *Q. amara* representativas de distintas condiciones ambientales, dentro de su ámbito de distribución, en Costa Rica.

Con el fin de determinar los factores condicionantes de la distribución de cuasia en Costa Rica, se analizaron tres niveles de información: los informes de presencia de cuasia existentes en la literatura y en los herbarios, la verificación y complementación de estos informes por medio de giras de campo y la caracterización, por medio de transectos de medición, de poblaciones representativas de los distintos ambientes donde cuasia se presenta.

DETERMINACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN NATURAL DE *Q. amara*

La ubicación de las localidades en cuanto a: zona de vida (Bolaños y Watson 1993), tipo climático (Herrera 1985), tipo de suelo (Pérez *et al.* 1978), tipo geológico (Sandoval *et al.* 1982) y ámbito de precipitación y pendiente promedio (base de datos del Centro de Cómputo del CATIE) se resume en el Cuadro 1. Estos datos no corresponden a un proceso sistemático de búsqueda, las proporciones no necesariamente revelan diferencias en la frecuencia de aparición de cuasia entre esos ambientes.

Poblaciones de cuasia documentadas

Influencia de factores climáticos

El Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica organiza los datos climáticos del país por regiones físico geográficas homogéneas: Valle Central, Pacífico Norte, Pacífico Sur, Atlántico y Subvertiente Norte. Los mayores valores de evapotranspiración potencial (ETP) se presentan en el Pacífico Norte, los menores en la región Atlántica en los primeros meses del año y en el Valle Central a partir del mes de mayo. El régimen Pacífico tiene un solo periodo de lluvias fuertes; en el Atlántico este patrón se traslapa con uno secundario. Las llanuras del Pacífico Norte y el Valle Central son más áridas que el promedio general del país, con una estación seca relativamente larga y promedios de precipitación altos en la época lluviosa. Los pisos montano y subalpino presentan también valores inferiores de precipitación, aunque la humedad relativa es similar (Hartshorn *et al.* 1982, Rojas 1985).

Las zonas de vida en donde se encuentra cuasia abarcan cerca de 50% del área del país (Boson 1978, Santander 1992). Resulta evidente una presencia importante de cuasia en el piso basal del bosque húmedo y muy húmedo tropical y sus transiciones, pero no en el piso premontano donde solo se reporta en la transición a basal del bhP.

Cuadro 1. Proporciones de las localidades donde se informa la presencia de *Q. amara* según categorías ambientales

Zona de vida	Número localidades	Porcentaje del total	Precipitación media (mm)	Número localidades	Porcentaje del total	Pendiente media	Número localidades	Porcentaje del total
bhP trbas	2	3,7	1500-2000	5	9,3	0-5	12	22,2
bhT	6	11,1	2001-2500	11	20,4	5-15	3	5,6
bhT trperh	1	1,9	2501-3000	8	14,8	15-30	9	16,7
bhT trprem	2	3,7	3001-3500	11	20,4	30-60	22	40,7
bhT trseco	2	3,7	3501-4500	12	22,2	>60	8	14,8
bmhP	1	1,9	4501-5500	6	11,1			
bmhP trbas	14	25,9	<1500	1	1,9			
bmhT	24	44,4						
bsT	2	3,7						
Tipo climático	Número localidades	Porcentaje del total	Tipo geológico	Número localidades	Porcentaje del total	Asociación de suelo	Número localidades	Porcentaje del total
A1	1	1,9	Kp (tu)	2	3,8	E5	2	4
A2	2	3,7	Kvs	4	7,7	I17/I33	1	2
B1	4	7,4	K (g)	1	1,9	I18/A1	1	2
B2	1	1,9	K (r)	1	1,9	I21/U3	2	4
B4	1	1,9	Qal	13	25,0	I23	2	4
C1	1	1,9	Qv2	1	1,9	I23/I33	1	2
D1	4	7,4	Qvi	1	1,9	I26	11	20
D2	4	7,4	Qvi (lhf)	2	3,8	I26/U4	1	2
D6	2	3,7	Qv (b)	4	7,7	I28/I2	1	2
D8	1	1,9	Qv (lhf) Tva	1	1,9	I31	2	4
E1	1	1,9	Tep (b)	3	5,8	I33	4	7
E2	5	9,3	Tm	1	1,9	I33/I17	1	2
E3	2	3,7	Tm (c)	1	1,9	I5/I17	2	4
F2	5	9,3	Tm (l)	4	7,7	M3/I26	1	2
F3	2	3,7	Tom (t)	1	1,9	M3/U4	2	4
F5	1	1,9	Tom (u)	1	1,9	M3/E5	1	2
G1	8	14,8	Tpq	3	5,8	U1	1	2
G2	7	13,0	Tpq (a)	1	1,9	U3/I22	2	4
G4	2	3,7	Tp (ch)	2	3,8	U4	4	7
			Tp (e)	1	1,9	U4/I16	1	2
			Tp (sk)	2	3,8	U4/I18	1	2
			Tvo (mv)	2	3,8	U4/I26	4	7
						U4/M3	6	11

Aunque la mayoría de las localidades se ubican en bosques húmedos o muy húmedos y una minoría en el bosque seco, la extensión de los primeros es mucho mayor en el país (Bosón 1978), lo que podría explicar este fenómeno. La especie parece ausente del bosque montano y montano bajo que cubren extensiones importantes del país (Bosón 1978), lo que sugiere que un factor de altitud relacionado con la temperatura (Holdridge 1987) limita la distribución de cuasia. La localidad de origen de mayor altitud de las muestras se ubica en Puriscal, cerca del cerro La Cangreja, a unos 500 msnm (Morales, CR 668).

Dado que la disminución de temperatura conforme aumenta la altitud en zonas tropicales es de solo unos 6°C por cada 1000 msnm (Sánchez 1981, MacArthur 1972), es probable que otro factor relacionado con la altitud, como la distribución de longitudes de onda de la radiación solar, la humedad o la velocidad del viento (Tromp 1980) afecte la distribución de cuasia, condicionando su capacidad competitiva.

Con base en la clasificación de regiones del país por tipos climáticos (Herrera 1985), un 31% de las localidades documentadas son de climas muy húmedos, 52% de climas húmedos, 11% de climas subhúmedos húmedos y 6% de climas subhúmedos secos. De manera coherente con el análisis de zonas de vida, cuasia, aunque poco representado, ocurre en los climas secos.

La ausencia de poblaciones de cuasia en climas pluviales puede indicar limitaciones en la distribución por drenaje, nubosidad u otros factores relacionados con una precipitación elevada. Por otra parte, no hay observaciones sobre localidades en provincias térmicas frías o templadas, lo que reafirma la limitante térmica antes sugerida.

Considerando los promedios de precipitación de las áreas donde se ubican las localidades con cuasia (Cuadro 1), el 78% provienen de lugares con precipitación entre 2000 y 4500 mm anuales. El efecto de la precipitación sobre la especie puede explicar su aparente ausencia en el norte de la costa Atlántica.

El análisis frecuencial de lluvias (Barrantes *et al.* 1985, Herrera 1985, Instituto Meteorológico 1988, Rojas 1985) muestra que la disminución de la precipitación en los meses de enero a abril es menos marcada al moverse del Atlántico sur hacia el norte, llegando a ser mínima en Barra del Colorado, donde a diferencia de la costa Pacífica, no hay una estación seca y las precipitaciones son más altas que en el resto de las costas del país.

El sector de la costa Atlántica que presenta un mayor descenso de precipitación es el de Baja Talamanca en su extremo sur (Herrera 1985, Barrantes *et al.* 1985), único en la costa Atlántica donde, según la información recopilada, existen poblaciones naturales de cuasia.

Los promedios de brillo solar (Barrantes *et al.* 1985), en forma opuesta a la precipitación, son menores en el norte de la costa Atlántica que en casi toda la costa Pacífica, la que a su vez presenta un gradiente de brillo solar, mayor en el norte. El brillo solar mide la disponibilidad de luz en términos de duración de la radiación en horas y es sinónimo de cielo despejado (Chacón 1985, Heuveldop *et al.* 1986).

Si bien se ha informado de la presencia de cuasia en la península de Osa, en el Parque Nacional Corcovado, donde las precipitaciones y brillos solares medios se asemejan a los de Barra del Colorado, debe tomarse en cuenta que en esta península hay una época seca definida y que la topografía es más irregular que en el sector de Barra del Colorado (Hartshorn *et al.* 1982).

El crecimiento y la regeneración de *Q. amara* son estimulados por la exposición a la luz (Brown 1995); entonces, la disponibilidad de brillo solar, sin limitaciones de humedad en el suelo o de drenaje, han propiciado el desarrollo de poblaciones.

La altitud es el principal factor limitante de la distribución geográfica de *Q. amara* en Costa Rica. Esto no necesariamente significa que la especie no se pueda establecer de manera artificial por encima de los 500 msnm, ya que en la distribución natural pueden intervenir factores de competencia, pero la adaptación a tales altitudes debe evaluarse considerando que estaría fuera de su ámbito natural.

Influencia de factores geofísicos

Existen localidades con cuasia en todas las categorías que conforman el mapa de áreas de pendiente promedio de Costa Rica. Aunque un 40% de las muestras provienen de áreas con pendientes entre 30 y 60%, debe considerarse que muchos de los sectores boscosos que aún sobreviven son precisamente los que se ubican en topografías accidentadas; una aparente disminución de las muestras representativas de áreas con pendientes mayores a 60% puede relacionarse con que estas corresponden a sitios de mayor altitud.

Las localidades clasificadas por grupos geológicos, según la simbología de Sandoval *et al.* (1982), representan un ámbito amplio de condiciones (Cuadro 1). Hay poblaciones de la especie en suelos sedimentarios y volcánicos, aunque no intrusivos (que son poco frecuentes); en formaciones del periodo cuaternario, terciario y en menor grado del cretácico (representativo del Pacífico seco), y en formaciones volcánicas de distintos periodos de origen.

La formación más representada es la de depósitos fluviales, coluviales y costeros recientes de origen cuaternario, lo cual puede relacionarse con su afinidad por los climas costeros.

La clasificación por asociaciones de subgrupos de suelo (Cuadro 1) sigue la propuesta de Pérez *et al.* (1978). La asignación de un tipo de suelo a cada localidad no necesariamente es exacta, pues una población puede ubicarse en un suelo excepcional dentro de su área.

En general, las localidades de cuasia documentadas están en suelos generalmente poco profundos y con baja saturación de bases. Sin embargo, ese es el tipo de suelo donde resulta más factible encontrar sectores boscosos en el país, por lo que no necesariamente representa un requerimiento de la especie. Por otra parte, los suelos poco profundos de condiciones montañosas pueden coincidir con las condiciones de luz que, como se mencionó antes, facilitan la regeneración de cuasia. Es posible que en suelos más profundos y fértiles, cuasia con su lento crecimiento bajo el dosel, resulte desplazada por la competencia.

La proporción de localidades asignadas a inceptisoles y ultisoles se explica por la importancia proporcional de estos grupos en el país, que ocupan respectivamente el primer y segundo lugar (38,6 y 21,0%) del total de suelos (Bertsch *et al.* 1993). Solo un 4% de las localidades (las asignadas a I5), representan al tercer grupo de suelos, el de los volcánicos o andepts (Sánchez 1981), probablemente porque estos suelos se ubican en sectores de mayor altitud (Vásquez 1983).

El proceso de formación de suelos depende de factores topográficos y climáticos, que parecen ser los principales condicionadores de la distribución de la especie. El ámbito de asociaciones (Cuadro 1) no muestra una tendencia destacable en cuanto a requerimientos de la especie por determinado tipo de suelo, paisaje topográfico o composición química del suelo.

Observaciones de campo

Con base en la información recolectada, se realizaron giras a diferentes regiones del país para identificar el máximo posible de poblaciones de cuasia y determinar cualitativamente su estado general, facilidad de acceso, tipo de ecosistema y límites aparentes.

Región Atlántica

El principal parche de cuasia en esta zona está ubicado en la Reserva Indígena de Kéköldi, en Talamanca, junto al poblado costero de Puerto Viejo, cerca de la frontera con Panamá. Además de este grupo, se localizaron arbustos aislados al sur del valle de La Estrella y en Shiroles, valle de Talamanca. No se encontraron individuos en otros sectores de la fila costera, ni siquiera entre La Estrella y Kéköldi, ni en el resto de la costa Atlántica.

Dentro del área con mayor disponibilidad de brillo solar y mejores condiciones de drenaje, que posibilitan la presencia de cuasia, las actividades agrícolas han propiciado la existencia de parches densos de cuasia con aglomeraciones en áreas topográficamente más expuestas, en el extremo sur de la costa Atlántica.

Subvertiente Norte

Según la información de los herbarios y la brindada por personal del proyecto COSEFORMA (Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero, Convenio Costarricense-Alemán), es factible encontrar cuasia en toda la llanura de San Carlos, que abarca la región por debajo de los 500 msnm desde el río Pocosol hasta el río Sarapiquí.

Aunque el arbusto es conocido en la zona, su presencia no es generalizada sino que los grupos de individuos se encuentran en forma puntual y aislada, y suelen ser ubicados por los cazadores, quienes realizan amplios recorridos en el bosque y resultaron ser los informadores más confiables.

Las condiciones de precipitación, altitud y en menor grado brillo solar en esta región son propicias para el desarrollo de poblaciones de cuasia; sin embargo, la existencia de parches es probablemente limitada por la formación de aperturas en el dosel y la presencia aleatoria de arbustos adultos, determinada por los agentes dispersores de semilla.

No es común en la región el uso de prácticas agrícolas que permitan la sobrevivencia de individuos adultos y la regeneración de rodales de cuasia, como sucede en la Reserva Indígena de Kéköldi, lo cual limita la existencia de agrupaciones densas a algunos tacotales y áreas intervenidas en los bosques remanentes.

Pacífico Norte

Se encontraron grupos de cuasia en el bosque de galería de algunos ríos y quebradas, de extensión y densidad superiores a los observados en bosques húmedos; las dimensiones de los individuos parecen menores y no crecen en áreas de potrero o charral cercanas al río, aunque sí en tacotales correspondientes a disturbaciones del bosque de galería. Es probable que estos microclimas representen una combinación de factores ideal para la regeneración y crecimiento de la especie, con un buen drenaje, sin limitaciones ni excesos constantes de humedad en el suelo y con una alta disponibilidad de luz, debido al clima de la zona, lo poco extenso del bosque y su composición florística.

Parches densos y extensos de cuasia en esta región pueden estar aislados entre sí y aún a distancias de muchos kilómetros. Sin embargo, no se conoce de la existencia de cuasia en el Parque Nacional Santa Rosa, el más grande del Pacífico Seco, con 21731 ha, ni en el Parque Nacional Lomas de Barbudal¹.

Es probable que la aparente ausencia de la especie en grandes extensiones del Pacífico Seco se relacione con la escasez de condiciones adecuadas para su establecimiento, en cuanto a presencia de bosque o de un mínimo de humedad disponible en el suelo durante todo el año. Desde principios de este siglo, Pittier (1978) describe a cuasia como "bastante escaso en los bosques de la tierra caliente del Pacífico".

Pacífico Central y Sur

Se determinó la presencia de cuasia en la zona de transición entre el Pacífico seco y el lluvioso, en los sectores de Orotina y la Reserva Biológica Carara, cercana a la costa; en esta última la presencia se restringe al sector de lomas en condiciones de bosque secundario. Al norte de Carara, en la Reserva Forestal Cerros de Turrubares, con bosques secundarios extensos, se encuentran agrupaciones de arbustos, algunos de gran tamaño, aisladas entre sí y con densidades y dimensiones variadas.

¹Alfaro, S. 1995. Presencia de *Q. amara* en Lomas de Barbudal. Heredia, C.R., INBio. Comunicación personal.

La localidad natural de cuasia de mayor altitud, según la información de los herbarios, está cerca del cerro La Cangreja en Puriscal; ahí se observaron arbustos hasta unos 350 msnm. Entre esta región y el poblado de Parrita, en el Pacífico Sur, se observaron pequeños grupos aislados de arbustos, aún en áreas de pastizal.

En el resto de las filas montañosas del Pacífico Sur, paralelas a la costa, hasta antes de los manglares de Sierpe junto a la península de Osa, se encontraron arbustos en grupos de 4 ó 5, aislados, o dispersos en unos pocos cientos de metros, tanto en áreas de potrero como en pequeños bosques secundarios, hasta 300 msnm. En varias ocasiones se hicieron inspecciones al azar en grandes áreas de bosque o potrero, y en general no se encontraron individuos de cuasia; pero al conversar con agricultores, estos generalmente guiaron hasta grupos o individuos específicos. Esto confirma la impresión de que cuasia se presenta en forma aislada, aún a distancias de varios kilómetros.

En ningún caso se observaron parches con las dimensiones o las densidades observadas en Guanacaste, o las descritas por Ling (1995) para Kéköldi. El único grupo localizado en la llanura costera a unos 3 msnm presentó una mayor densidad y volumen, que podría ser producto de la mayor fertilidad del suelo aluvial, sumado a la provisión de agua de una asequia cercana, la cual podría amortiguar el efecto de la época seca.

La península de Osa, en el extremo sur del país, es importante por conservar una de las mayores áreas con cobertura de bosque. La información recolectada y los recorridos realizados indican que la especie se encuentra dispersa, como individuos aislados en el bosque primario o grupos pequeños poco densos en lomas y laderas; es poco frecuente en la faja costera al sur de la península, a menudo pantanosa y con un promedio anual de precipitación de 5500 mm o más (Barrantes *et al.* 1985).

Lo observado en el Pacífico Sur sugiere condiciones más adecuadas para la regeneración de *Q. amara* y la formación de parches en el bosque secundario. Los parches constan de una mayoría de arbustos pequeños, y uno o más de grandes dimensiones que probablemente originaron el parche. Aunque se pueden encontrar individuos de grandes dimensiones en el bosque primario, estos a menudo son aislados, o las agrupaciones pequeñas, probablemente por las limitaciones de luz para estimular la floración (Brown 1995).

TRANSECTOS DE MEDICIÓN

La metodología de muestreo se deriva de la empleada por CATIE para el inventario de cuasia en la Reserva Indígena Kéköldi, Talamanca, en el Atlántico Sur de Costa Rica (Marmillod *et al.* 1995). Se basa en el uso de parcelas circulares, a lo largo de un transecto que atraviesa la población muestreada en el sentido de un gradiente ambiental de interés, cuyo diámetro y distanciamiento varía en función de la densidad del punto de muestreo, para lograr un estudio detallado de las condiciones microambientales relacionadas con los aglomerados y evitar un exceso de individuos medidos sin disminuir el número de puntos de muestreo.

Las normas para decidir el tamaño de las parcelas y la distancia de avance entre estas dentro del transecto fueron: 1) si el número de arbustos con más de 50 cm de altura (arb) en la parcela era mayor a 5 arb/10 m², la parcela fue de 10 m² y el avance de 8 m; 2) si había menos de 6 arb/10 m² pero más de 6 arb/50 m², la parcela fue de 50 m² y el avance de 12 m; 3) si había menos de 6 arb/50 m² pero más de 6 arb/100 m², la parcela fue de 100 m² y el avance de 12 m, y 4) si había menos de 6 arb/100 m², la parcela fue de 100 m² y el avance de 25 m. La longitud de cada transecto fue de 1 km, a no ser que previamente se completara una muestra total de al menos 300 individuos.

Se identificaron sectores de muestreo representativos en la Subvertiente Norte, las regiones físico geográficas del Pacífico y las áreas de transición, comparándolas con la información aportada por Ling (1995) y Marmillod *et al.* (1995) para la costa Atlántica. Los sectores donde se realizaron transectos de medición, ordenados y codificados por su ubicación geográfica aparecen en el Cuadro 2 y la Fig. 1.

El sector 1 se ubicó cerca del río San Juan, en la frontera norte. El transecto 2.1, en la base norte del volcán Orosi, en el bosque de galería del río Mena, el cual discurre entre plantaciones de naranja y potreros abandonados 15 años atrás. En algunos tramos con alta densidad de cuasia, se avanzó 100 m entre parcelas, para cubrir el máximo ámbito de altitudes. El transecto se concluyó a 450 msnm, después de recorrer varias parcelas sin cuasia y verificar su ausencia unos 150 m alrededor de la última parcela.

El transecto 3.1 en el Área de Conservación Guanacaste se ubicó en la confluencia de los ríos Ánimas y La Leona, continuando en la margen oriental del segundo; se inició en el bosque de galería hasta terminar en el bosque secundario de sabana.

Cuadro 2. Sectores donde se realizaron transectos de medición de *Quassia amara*

Sector	Identificación	Región	Localidad físico geográfica	Nº de transectos	Zona de vida*
1	Chachalaca	Subvertiente Norte	Boca de San Carlos	2	bmhT
2	Santa Cecilia	...transición...	La Cruz, Guanacaste	1	bmhT trP, bmhP
3	Agua Buena	Pacífico Norte	La Cruz, Guanacaste	1	bhP trb
4	La Pacífica	Pacífico Norte	Cañas, Guanacaste	4	bst
5	Surtubal	...transición...	Turrubares	3	bmhP trb, bmhP
6	Matapalo	Pacífico húmedo	Savegre, Aguirre	1	bmhT
7	San Andrés	Pacífico húmedo	Savegre, Aguirre	2	bmhT
8	Barú	Pacífico húmedo	Savegre, Aguirre	3	bmhT

*Según Bolaños y Watson (1993)



Fig 1. Regiones físico-geográficas de Costa Rica y sitios donde se ubicaron los transectos

El transecto 4.1, en una de las áreas menos lluviosas del país (Barrantes *et al.* 1985), se inició en la confluencia de los ríos Magdalena y Corobicí, en el bosque de galería rodeado de potreros. Los transectos 4.2, 4.3 y 4.4. son transversales al 4.1., desde la orilla del cauce hasta los sectores de potrero o charral.

El sector 5, entre el Pacífico seco y el lluvioso, en la Zona Protectora Cerro de Turrubares constó de tres transectos en bosques secundarios de las lomas cercanas al cerro Turrubares.

En el Pacífico lluvioso, en Saavegre de Quepos, se ubicaron los sectores 6, 7 y 8 en tres condiciones de altitud (3, 135 y 240 msnm) y topografía de una misma área. El sector 6 es un bosque de 1 ha, de los pocos que quedan en la llanura cercana al mar, junto a una asequia de drenaje entre un arrozal y un potrero. El sector 7 se ubicó en la parte más alta de la fila San Andrés, paralela a la costa, y el 8 en una fila costera de altitud intermedia.

Se caracterizó altitud, pendiente, tipo de formación vegetal según estado sucesional (Finegan 1984), topografía (en términos del nivel de exposición a la luz de la vegetación), altura del dosel y nivel de iluminación de las parcelas (adaptando el índice de iluminación ideado por Clark y Clark 1992), diámetro basal ($d_{0.3}$ en cm), altura (h en cm), área basal (G en cm^2) y densidad (N, arb/100 m^2), medios de los individuos, así como la biomasa seca total (kg/100 m^2).

Densidad de poblaciones de *Quassia amara*

Localmente y en superficies de 100 m^2 cuasia puede presentar altas densidades. Las parcelas más densas se observaron en Santa Cecilia y Surtubal, con hasta 14 000 arb/ha. En Agua Buena y La Pacífica, Pacífico Norte, las mayores densidades fueron de 12 000 y 7000 arb/ha respectivamente, y en La Chachalaca, Subvertiente Norte, de 6000 arb/ha. En el Pacífico Sur las densidades máximas fueron muy inferiores: 1800 arb/ha en Matapalo, 700 arb/ha en Barú y 600 arb/ha en San Andrés.

En la Reserva Indígena de Kéköldi, en el Atlántico Sur, las áreas con mayor densidad de cuasia incluyen unos 5000 arb/ha (Ling 1995).

En el Cuadro 3 se muestra el número total de parcelas evaluadas en cada sector, el porcentaje de las mismas donde el arbusto está presente (como indicador de frecuencia) y la densidad media para aquellas parcelas con presencia de cuasia. La frecuencia, cuyo significado depende del método de medición empleado (Greig-Smith 1983), debe analizarse aquí con precaución. En primer término, la ubicación de los transectos en cada sector se fijó después de tener absoluta certeza de la presencia de cuasia en el lugar; o sea que este valor de frecuencia no es un indicador de la presencia de cuasia en la región. Luego, de acuerdo con la metodología, el número de parcelas es mayor a medida que aumenta la densidad de cuasia, por lo que la frecuencia tiende a tomar valores elevados si existen parches de alguna extensión en el transecto y resalta este tipo de distribución espacial.

Cuadro 3. Promedios para las variables de frecuencia y densidad de *Quassia amara* en cada uno de los sectores muestreados

Sector	Identificación	Parcelas			Promedio y desviación típica de la densidad * (N/100 m)	
		Totales	Con cuasia		\bar{x}	s
			Total	%		
1	Chachalaca	87	26	30	8	12
2	Santa Cecilia	56	49	88	28	31
3	Agua Buena	43	35	81	21	24
4	La Pacífica	58	46	79	27	21
5	Surtubal	86	41	48	26	38
6	Matapalo	13	13	100	7	5
7	San Andrés	86	24	28	2	1
8	Barú	85	21	25	2	2

*Calculada para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

Los mayores valores de frecuencia se observaron en el Pacífico Norte (sectores 2, 3 y 4). El sector 6 corresponde a un pequeño rodal de cuasia, denso y con diámetros altos, con el que se pretende representar el potencial de crecimiento del sector pero no constituye un indicador de distribución, dado el reducido tamaño del bosque.

Las densidades medias, que representan las agrupaciones y no un comportamiento regional, muestran una tendencia similar a las frecuencias: los sectores del Pacífico Norte (2, 3 y 4) tienen las mayores densidades junto con Surtubal. El sector 1, en la Subvertiente Norte, y los sectores del Pacífico Sur (6, 7 y 8) presentan densidades menores. En el Atlántico, en Kéköldi, las densidades medias dentro de las agrupaciones varían entre 3 y 9 arb/100 m² (Ling 1995).

Estos resultados muestran una tendencia clara de parches más densos y extensos en el Pacífico Norte y Central, y parches pequeños y menos densos al bajar por la Costa Pacífica hacia el sur o al moverse hacia el sureste, por la Subvertiente Norte y la Atlántica. Para explicar este comportamiento se consideran tres aspectos básicos: disponibilidad de agua, disponibilidad de luz e historia de los bosques en relación con la intervención humana.

Disponibilidad de agua

En el Pacífico Norte, donde se da la época seca más marcada del país, la especie se presenta exclusivamente en el bosque de galería, cuyos suelos tienen menores limitaciones de humedad. En Kéköldi, una región con precipitaciones mayores y bien distribuidas a lo largo del año, la especie prácticamente no se encuentra en el fondo de los valles sino en las cimas, los sitios localmente mejor drenados (Ling 1995).

Los sectores con mayor precipitación media (6, 7 y 8, en el Pacífico Sur) presentan las menores frecuencias y densidades. Como se indicó, en las zonas bajas de mayor precipitación del país (Barra del Colorado y península de Osa), la especie está ausente o es poco frecuente.

Este contexto sugiere que cuasia requiere de un nivel mínimo de disponibilidad de agua en el suelo, a lo largo del año, por debajo del cual no puede desarrollarse; sugiere además, que en lugares de abundante precipitación, la especie requiere de suelos bien drenados. Sin embargo, en estos sitios los suelos drenados suelen coincidir con una mayor disponibilidad de luz; el análisis de la interacción entre ambos factores requeriría un estudio adicional.

Disponibilidad de luz

Los valores anuales de brillo solar aumentan al moverse del Pacífico Sur (sectores 6, 7 y 8) al Pacífico Norte (sectores 2, 3 y 4); los valores en esta última región superan también los de la Subvertiente Norte (sector 1) y los de la costa Atlántica. Adicionalmente, la curva anual de luz es menos regular bajo doseles caducifolios (Braun 1979), por lo que las poblaciones del Pacífico seco, además de crecer en la región con más brillo solar, son influenciadas por la mayor disponibilidad de luz que se deriva del patrón fenológico predominante en el bosque (especies sin hojas durante la estación seca).

Considerando los estudios de distribución en Kéköldi (Ling 1995), según los cuales la especie presenta mayores densidades en sitios topográficamente más expuestos a la luz, las tendencias observadas en el Cuadro 3 pueden relacionarse con la disponibilidad de luz durante la historia de cada sector.

La capacidad de un individuo determinado de florecer, fructificar y producir una regeneración abundante, sin limitaciones de humedad, es mayor en la medida en que reciba la luz del sol (Brown 1995). Las posibilidades de recibir un número alto de horas luz durante la madurez son mayores para los individuos de los sectores Pacífico Norte y Central (2, 3, 4 y 5), y con ello aumenta la posibilidad de contribuir a la formación de grandes agrupaciones de cuasia.

Historia de uso de los bosques

Los sectores evaluados en Guanacaste, con las mayores frecuencias y densidades de cuasia, corresponden a bosques secundarios de galería o áreas de protección de cuencas de ríos con niveles elevados de intervención humana y parcelas frecuentemente cercanas a potreros o plantaciones. Los bosques de Surtubal (sector 5), aunque más extensos que los anteriores, conforman una etapa avanzada de una sucesión secundaria.

A la deforestación de los sectores 2, 3, 4 y 5 sobrevivieron pequeños grupos o individuos adultos aislados, que posteriormente contaron con ambientes sin limitaciones importantes de humedad y con una alta disponibilidad de luz; esto promovió su floración intensa durante uno o más años y permitió el establecimiento de rodales durante la regeneración posterior de los bosques, base de las poblaciones actuales.

La Chachalaca (sector 1), en condiciones de precipitación y brillo solar similares a las de Surtubal, es un bosque primario con mínima o ninguna intervención, por lo que las pequeñas agrupaciones que conforman el parche de cuasia evaluado son el producto de aperturas aleatorias del dosel, debidas a la dinámica del bosque, las cuales ocasionalmente coinciden con la presencia de un arbusto de cuasia y permiten su floración.

Las bajas densidades y frecuencias en los sectores 7 y 8 pueden estar relacionadas con los niveles de intervención, menores que los ocurridos antiguamente en el sector 5, que junto con el menor brillo solar del Pacífico Sur respecto al Norte, conllevan a una menor posibilidad de exposición a la luz para los individuos adultos, y con ello a una menor regeneración. Por otra parte, la presencia de pendientes excesivas en los sectores 7 y 8 podría dificultar el establecimiento exitoso de individuos debido a la escorrentía (que produce pérdida de semillas) o condiciones superficiales de los suelos (poca fertilidad).

En resumen, la interacción entre el contenido de humedad del suelo, la disponibilidad de luz en función del clima, la posibilidad de exposición de los individuos adultos a la luz solar directa, en función de la dinámica natural del bosque, la composición de la vegetación y las actividades del hombre determinaría, dentro del ámbito geográfico donde la especie está presente, la ubicación de aglomerados y la densidad de los mismos en un momento dado.

Patrón de distribución dentro de las poblaciones

El nivel de aleatoridad, o tipo de distribución atribuido a una especie que forma parches densos, puede depender del tamaño y forma de las parcelas empleadas (Greig-Smith 1983). La unidad básica de muestreo en este trabajo fue de 100 m². Solo se disminuyó el tamaño de la parcela en presencia de altas densidades, lo cual permitió obtener un número adecuado de mediciones para el cálculo de promedios dasométricos.

Q. amara muestra un comportamiento de agregación a nivel macro y micro ambiental. Mientras que en el Pacífico Seco es reducida la disponibilidad de nichos para el desarrollo de parches de la especie, en la Subvertiente Norte o en la península de Osa sucede lo contrario: sin embargo, pueden haber kilómetros de separación entre parches. Brown (1995), con base en la metodología de punto de cuadrante central, determinó un patrón de distribución aleatorio dentro de los parches de cuasia, al menos dentro de un ámbito de media hectárea, y sugiere un patrón de agregación a escalas mayores, con parches de 5 a 300 ha, más densos en su parte central.

Las observaciones del presente trabajo no dan evidencia de la existencia de parches de más de 100 ha en Costa Rica. Ling (1995) describió tendencias de agregación y grandes sectores carentes de la especie, dentro del parche de 100 ha que conforma la población de Kéköldi. La definición de parche, lo mismo que el carácter de homogeneidad del área con base en la cual se determinan los niveles de agregación de una especie (Matteucci y Colma 1982) son, entonces, subjetivos.

Para determinar los niveles de agregación dentro de los parches estudiados se analizaron las densidades promedio sobre 100 m² de todas las parcelas incluidas en ámbitos de 50 m del transecto.

La población estudiada en el bosque primario de La Chachalaca presenta continuidad en el sentido de una faja horizontal, entre 70 y 100 msnm, en las faldas del Cerro El Jardín; el parche desaparece al ascender hacia el cerro. En sus dos transectos se observa un nivel importante de agregación dentro del parche: dos aglomerados en el transecto 1.1 y cuatro aglomerados principales en el 1.2. Un parche de cuasia como este puede originarse a partir de individuos adultos, aleatoriamente ubicados por agentes dispersores de semilla, que en un momento favorable de la dinámica del bosque producen regeneración. La ubicación de aglomerados a lo largo de la pendiente parece de origen aleatorio, mientras que las agrupaciones de arbustos del transecto 1.2 parecen coincidir con las lomas perpendiculares a la fila principal, en respuesta a la mayor disponibilidad de luz en esos sitios.

En el bosque secundario de Santa Cecilia, el parche, aunque muy denso en la parte baja del bosque de galería (300 msnm), muestra al menos dos aglomerados y luego disminuye drásticamente a partir de 350 msnm conforme avanza quebrada arriba, hasta desaparecer a 455 msnm. La ubicación de los aglomerados puede ser de origen aleatorio. Este es un sector de transición, debido al paso de vientos cargados de humedad desde el Atlántico y a su posición intermedia entre las llanuras húmedas de la Subvertiente Norte y las llanuras poco lluviosas del Pacífico Norte. Por lo tanto, es posible que conforme se asciende por la falda del volcán Orosi se den cambios microambientales marcados, particularmente mayor nubosidad y menor temperatura, que hacen menos probable la regeneración de cuasia por limitaciones de luz y disminuyen su capacidad competitiva en distancias relativamente cortas.

Aunque el promedio de densidad del transecto 2.1 (28 arb/100 m²), no supera el de los transectos 4.1 y 5.3 (33 y 32 arb/100 m²), debido a la baja densidad en la parte de mayor altitud, estas son superiores en la parte inicial (65 arb/100 m²) formada por bosques secundarios de galería muy jóvenes, algunos en la segunda fase de la sucesión (Finegan 1984), y de reducidas dimensiones debido a la antigua actividad ganadera. Al ascender hacia el volcán el bosque aumenta de tamaño, con lo que disminuye la disponibilidad de luz.

En el bosque de galería de Agua Buena, menos disturbado y con áreas de tipo primario, las densidades son menores; aunque el parche es más homogéneo que en otros sectores es clara la existencia de aglomerados, probablemente en función de la disponibilidad aleatoria de progenitores y condiciones propicias para la regeneración. El parche desaparece dentro del bosque de sabana al aumentar la altitud y alejarse del nivel de agua del río.

Si se acepta que el bosque de Agua Buena tiene un nivel de disturbación intermedio entre el de Santa Cecilia y La Chachalaca puede esperarse que, para un parche antiguo de *Q. amara*, los niveles de densidad y continuidad de la agrupación sean mayores en la medida en que el bosque haya sido disturbado años atrás, facilitando con ello la regeneración.

En La Pacífica, donde las densidades son también altas, se diferencian dos aglomerados principales a lo largo del transecto 4.1, cuya separación parece relacionarse con un leve aumento de altitud y distanciamiento del manto freático o con la existencia de "entradas" del ganado hacia el río que dañarían los arbustos.

Los transectos de los bosques secundarios de Surtubal, aunque muestran densidades altas, describen parches reducidos y aislados. Aparte de la limitación de brillo solar en el sur de la costa Pacífica, debe considerarse que en Surtubal el bosque está en un estado sucesional más avanzado que en Santa Cecilia y es más extenso y uniforme, por lo que la disponibilidad de condiciones propicias para la regeneración puede resultar menor ahí.

Es probable que a lo largo de la sucesión (sin perturbaciones por el hombre), los niveles de agregación y densidades de cuasia en Santa Cecilia se asemejen a las observadas en Agua Buena, Surtubal y La Chachalaca, aunque con las diferencias que pueda provocar el macroclima y otros factores.

En los transectos de Saavegre se observaron densidades menores y un comportamiento de agregados característico de la especie en el Pacífico Sur. Mientras que en San Andrés la población se concentra en la ladera, en Barú el parche se da en la parte superior de la fila costera y desaparece al alejarse hacia el norte. Esta diferencia puede deberse a la ubicación aleatoria de los progenitores del parche y a las pendientes, mucho mayores en la cima de la fila San Andrés, que pueden hacer más viable la acumulación y germinación exitosa de semillas de cuasia en sitios intermedios de la ladera.

La agregación que a nivel regional condiciona la formación de parches o agrupaciones aisladas de cuasia puede ser de origen aleatorio, condicionada por la actividad de los agentes dispersores de semilla o por la disponibilidad de niveles adecuados de humedad en el suelo: cercanía de ríos en lugares con época seca prolongada, o sitios con buen drenaje en lugares muy lluviosos. En menor escala, se da otro nivel de agregación en la formación de aglomerados de densidades y dimensiones variadas: la interacción entre condiciones climáticas, como la precipitación y la disponibilidad de luz, y factores microambientales que varían en el tiempo y el espacio.

Características dasométricas de poblaciones de *Quassia amara*

Los valores promedio de densidad y variables dasométricas fueron calculados tomando en cuenta solo las parcelas con cuasia (Cuadro 4). Aunque hay mayores valores de área basal (G) en los sectores del Pacífico Norte y Central (2, 3, 4 y 5), la diferencia respecto de los demás sectores no corresponde a la densidad.

Cuadro 4. Variables dasométricas (promedio, \bar{x} y desviación típica (s) de *Quassia amara* en los sectores muestreados

Sector	Identificación	N/100 m ²		Variables calculadas por cada 100 m ^{2*}									
				G		Biomasa		d _{0,3}		h		Ejes/árbol	
				\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1	Chachalaca	8	12	90	201	15,3	35,4	3,1	1,7	2,9	1,2	1,1	0,3
2	Santa Cecilia	28	31	98	96	10,6	10,4	2,3	0,7	2,5	0,6	1,5	1,0
3	Agua Buena	21	24	140	197	22,6	38,1	2,6	1,0	1,9	0,4	1,3	0,4
4	La Pacífica	27	21	225	236	27,5	32,9	3,1	1,2	2,3	0,4	2,2	0,9
5	Surtubal	26	38	207	485	30,7	82,5	2,4	1,4	2,4	0,8	1,6	1,1
6	Matapalo	7	5	111	49	20,2	10,0	5,0	2,0	3,4	1,3	1,3	0,4
7	San Andrés	2	1	22	29	3,7	6,1	3,1	1,7	2,6	1,3	1,2	0,4
8	Barú	2	2	15	26	2,6	5,2	2,3	1,7	2,3	1,4	1,0	0,1

*Calculadas para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

Brown (1995) estimó áreas basales de 264 y 207 cm²/ha en Kéköldi y La Pacífica. Si bien el sitio estudiado por Brown en La Pacífica no coincide con el del presente estudio, llaman la atención las diferencias en cuanto a la magnitud de los valores, pues el transecto con el menor promedio de área basal en La Pacífica presenta 1,29 m²/ha, 60 veces el valor estimado por Brown. El diseño usado por Brown fue una parcela de un cuarto de hectárea por sitio, con la metodología de punto de cuadrante central, considerando 20 puntos por parcela para obtener la muestra. Evidentemente la misma es mucho menor que la considerada en este estudio; por otra parte, Carmona (1981) advierte que la técnica de punto de cuadrante central tiende a subestimar poblaciones agrupadas como las mencionadas.

Aunque el promedio de área basal para el bosque primario de La Chachalaca fue de 9 cm²/100 m², el transecto 1.1 presentó un valor de 221 cm²/100 m², con una densidad de solo 17 arb/100 m², lo que demuestra la presencia de individuos de mayores dimensiones. Una tendencia similar ocurre en el transecto 5.1 del bosque secundario de Surtubal, con una densidad de 23 arb/100 m² y un valor de 238 cm²/100 m². Es decir, que en los sectores 1, 5 y 6 hay una contribución importante de individuos con grandes dimensiones al valor de área basal, tendencia confirmada por los valores relativamente altos de biomasa.

Los parches de Guanacaste los conforman, en general, altas densidades de individuos jóvenes y dimensiones reducidas, particularmente en el sector 2; es decir, que se trata de rodales relativamente jóvenes provocados por condiciones favorables a la regeneración. En sitios menos disturbados, como La Chachalaca y los sectores del Pacífico Sur, se dan densidades menores pero individuos de mayores dimensiones y edad.

La presencia de grupos viejos de cuasia en Surtubal, Pacífico Central con su historia de bosque secundario de gran regeneración, produjo poblaciones de alta densidad y grandes dimensiones, lo cual se refleja en el alto valor de biomasa.

En los sectores 7 y 8, las bajas densidades causadas por las condiciones de luminosidad e historia de los bosques originan bajas existencias de biomasa, pese a que en el primero se obtuvo un $d_{0.3}$ similar al de los sectores 1 y 4. El sector 6 presentó un valor alto de biomasa debido principalmente a las dimensiones de los arbustos, que mostraron el mayor $d_{0.3}$ medio, lo cual confirma la importancia del tamaño de los individuos como determinante de la biomasa disponible.

Los altos valores de desviación típica, tanto del área basal como de la biomasa, confirman la heterogeneidad del patrón de distribución dentro de los parches de cuasia. Los valores de altura y $d_{0.3}$ presentan desviaciones relativamente menores; estas variables pueden ser buenos indicadores del nivel de disturbación de las poblaciones en los últimos años y de la disponibilidad de recursos para el crecimiento; es decir, de la posibilidad de un individuo de alcanzar grandes dimensiones. Las mayores dimensiones promedio se presentaron en los sectores 6 y 1, o sea los que presentan poblaciones de cuasia poco disturbadas.

La mayor variación en altura de los sectores 7 y 8 puede deberse a la topografía muy quebrada y probablemente mayor diversidad de microambientes.

El número promedio de ejes por individuo de cuasia es uno de los mejores indicadores de intervención humana (Ling 1995), debido a los machetazos de los transeúntes o al maltrato provocado por el ganado. La Pacífica en la actualidad funciona como reserva privada, pero es básicamente una finca ganadera bastante transitada por turistas y peones y cercana a un centro de población; de allí el elevado número de ejes por individuo, que además son maltratados por las crecientes del río en la época lluviosa (Cuadro 4). El sector Surtubal, áreas privadas de bosque secundario donde es frecuente la cacería y con antecedentes de saqueo de cuasia, y Santa Cecilia, bosque secundario de protección de quebradas y hasta hace unos años rodeado de potreros, presentan también un buen número de ejes por arbusto. Agua Buena, antigua finca ganadera alejada de centros de población y actual parque nacional de acceso restringido, presenta un número de ejes inferior junto con Matapalo, bosque protegido por su propietario. Los sectores restantes son áreas poco transitadas por humanos, ya sea por su difícil acceso o lejanía de centros de población, lo cual coincide con el bajo número de ejes.

La biomasa disponible en un parche de cuasia no solo depende de la densidad sino también de las dimensiones de los arbustos, influenciadas por la edad de los grupos que originaron el parche, la disponibilidad de factores de crecimiento como luz, agua y nutrientes y niveles de disturbación del sitio. Aunque las densidades de Santa Cecilia y La Pacífica son muy altas, la combinación de altas densidades e individuos grandes en Surtubal significa una mayor biomasa.

Si se consideran los resultados de Villalobos (1995), en cuanto al contenido de cuasinoides respecto del diámetro de las ramas, es probable que las poblaciones con individuos de mayores dimensiones posean una biomasa de mayor calidad, en cuanto a su composición.

Efecto de factores microambientales en las parcelas

Cuando se establece la relación entre una variable ambiental cualitativa y la frecuencia de aparición de una especie, el uso de la frecuencia promedio de las parcelas donde se presenta la especie como valor esperado resulta sesgado, pues favorece a las clases ambientales presentes en mayor número de parcelas (Greig-Smith 1983). En este estudio, cada parcela corresponde a una sola observación de frecuencia y condición ambiental, por lo que no se recurre a un análisis como el de X^2 .

Crecimiento de *Q.amara* en relación con la ubicación topográfica

El Cuadro 5 resume la influencia de las categorías topográficas sobre la frecuencia y las variables dasométricas de la especie. Dado el escaso número de parcelas en algunas de las categorías, estas fueron agrupadas respetando su ordenamiento de clases más a menos iluminadas.

La tendencia de cuasia de formar aglomerados en condiciones topográficas de mayor exposición a la luz en las regiones más lluviosas resulta evidente si se analizan los valores de frecuencia en los sectores 1, 5, 7 y 8. En el Pacífico seco esta tendencia solo parece presentarse en Agua Buena (sector 3), probablemente debido al menor grado de disturbación reciente, lo cual permitiría observar una respuesta de cuasia a condiciones de mejor drenaje e iluminación dentro del bosque de galería.

En el sector 4, la región más seca, la tendencia se invierte: la presencia del arbusto es limitada por la influencia del río sobre el nivel freático más que por la disponibilidad de luz, por lo que resulta más frecuente en áreas bajas, mientras que la sombra del bosque de galería puede resultarle necesaria para reducir la desecación en los periodos de sequía.

La densidad solo presenta una tendencia similar a la frecuencia, en cuanto a la respuesta a condiciones de mayor exposición, en el sector 5 (Pacífico Central). Es probable que durante la regeneración secundaria de este bosque, las poblaciones de cuasia hayan tenido mayores posibilidades de regenerarse una vez formado un dosel alto, en las condiciones topográficas que permitían una mayor iluminación a las copas para estimular la floración. Esto, a la vez, ha redundado en una mayor producción de biomasa, más por el número de individuos que por sus dimensiones, según se desprende de la observación de G , biomasa, $d_{0.3}$ y h (Cuadro 5).

Cuadro 5. Crecimiento de *Quassia amara* en relación con la ubicación topográfica de las parcelas para cada uno de los sectores muestreados

Sector	Transecto	*Grupo de clases topográficas	Parcelas			Variables calculadas /100 m ² **						
			Total	Con cuassia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0.3} cm	h m	Ejes/ árbol	
				Nº	%							
1	1	11-22	8	3	38	4	60	9,2	4,3	3,4	1,3	
1	2	23-25	53	14	26	11	130	22,4	2,9	3,0	1,1	
1	3	26-33	18	3	17	11	90	15,6	3,5	3,2	1,0	
1	4	41-42	4	0	0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	
2	2	23-25	2	2	100	10	40	4,1	1,9	2,2	1,1	
2	3	26-33	37	30	81	23	90	10,2	2,4	2,5	1,4	
2	4	41-42	17	16	94	40	120	12,8	2,0	2,4	1,3	
3	2	23-25	12	12	100	23	180	27,7	2,7	1,9	1,4	
3	3	26-33	12	11	92	26	170	27,7	2,9	2,0	1,3	
3	4	41-42	19	8	42	23	120	19,0	2,2	1,8	1,2	
4	2	23-25	6	1	17	18	960	151,00'	8,3	3,9	3,3	
4	3	26-33	4	2	50	32	180	20,5	3,1	2,3	3,3	
4	4	41-42	48	42	88	28	220	25,5	3,0	2,3	2,1	
5	1	11-22	9	4	44	71	440	58,7	3,3	2,4	1,4	
5	2	23-25	72	27	38	29	250	37,4	2,5	2,4	1,4	
5	3	26-33	5	1	20	8	100	12,8	4,1	2,8	3,0	
6	4	41-42	13	13	100	7	110	20,2	5,0	3,4	1,3	
7	1	11-22	5	2	40	4	80	17,4	5,3	3,2	1,0	
7	2	23-25	67	9	13	3	30	4,4	3,3	2,8	1,3	
7	3	26-33	14	0	0	0	0	0,0	-	-	-	
8	1	11-22	13	2	15	2	20	2,7	3,5	3,6	1,0	
8	2	23-25	66	6	9	4	40	6,7	3,0	2,6	1,1	
8	3	26-33	6	0	0	0	0	0,0	-	-	-	

*Agrupaciones conformadas por las siguientes clases:

- 11 parte superior de una fila
- 12 borde entre fila y ladera
- 21 cresta de lomo
- 22 borde entre lomo y ladera
- 23 ladera (>30% pendiente)
- 24 terraza en una ladera
- 25 borde exterior de terraza

- 26 ladera suave (30% pendiente)
- 27 ladera debida a quebrada
- 31 borde inferior de ladera
- 32 llano aldeaño a quebrada
- 33 fondo de concavidad
- 41 borde llano-depresión
- 42 llano

** Para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

En los sectores 7 y 8 (Pacífico húmedo), cuasia solo está presente y crece mejor en condiciones topográficas más expuestas. En cambio, la densidad alta en los sectores 3 y 4 (Pacífico seco) no parece relacionarse con los niveles de exposición topográfica, aunque la preferencia por ambientes intermedios en el sector 4 podría estar relacionada con el equilibrio entre drenaje y disponibilidad de agua en el suelo.

En La Pacífica, las mayores dimensiones de los individuos en sitios topográficamente más expuestos conducen a un alto valor de biomasa, lo cual refleja una combinación muy favorable de disponibilidad de agua en el suelo y brillo solar; las parcelas menos expuestas de este sector presentan, además, problemas de drenaje e inundación en la época lluviosa.

En el sector 2, en un transecto de gradiente altitudinal, se observan mayores densidades en condiciones de llanura. Al ser un bosque de galería más angosto en la llanura que en las faldas del volcán, es probable que condiciones de disponibilidad de luz, agua y calidad de suelos hayan sido más favorables para la regeneración en los sectores bajos y llanos. La misma tendencia se presenta con las variables relacionadas con la biomasa, en particular área basal.

Algo similar, aunque en la región lluviosa, ocurre en los sectores 6, 7 y 8, muy cercanos entre ellos y que en conjunto también abarcan un gradiente altitudinal, donde la mayor densidad y producción de biomasa se da en la llanura, no tanto por la altitud en sí como por la disponibilidad de factores de crecimiento.

La tendencia encontrada en Talamanca (Ling 1995), en cuanto a la presencia de mayores diámetros basales en sitios más bajos y poco expuestos, parece darse en los sectores húmedos de topografía accidentada (1, 7 y 8). Es posible que en bosques lluviosos poco disturbados, como estos, la presencia de individuos jóvenes de menor diámetro sea mucho más común en áreas expuestas que facilitan la regeneración, lo cual hace disminuir el valor promedio del diámetro.

En Surtubal, en un bosque producto de una sucesión secundaria generalizada y con mayor disponibilidad de brillo solar, es probable que esta tendencia se llegue a manifestar en un plazo más largo. En los bosques de galería del Pacífico seco, las condiciones propicias para la regeneración son más generalizadas y menos dependientes de la topografía, lo cual impide que se presente este tipo de tendencia.

Crecimiento de *Q.amara* en relación con la pendiente

En el Cuadro 6 las variables en discusión se promedian con respecto a varias categorías de la pendiente mayor de las parcelas. A diferencia de la clasificación subjetiva de parcelas por ubicación topográfica, que representa mejor las condiciones ambientales, la pendiente máxima de la parcela no parece influir en forma clara sobre la frecuencia de aparición de la especie, influencia por demás difícil de analizar considerando los diferentes números de parcelas que representan cada categoría.

Cuadro 6. Crecimiento de *Quassia amara* en relación con la pendiente mayor de las parcelas para cada uno de los sectores muestreados

Sector	Transecto	Grupo de pendiente %	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²					
			Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0,3} cm	h m	Ejes/ árbol
				Nº	%						
1	1	0,01-15	8	1	13	1	1	0,1	1,1	1,5	2,0
1	2	15,1-30	21	7	33	6	53	9,1	3,1	3,0	1,1
1	3	30,1-45	25	10	40	13	180	30,9	3,7	3,2	1,1
1	4	45,1-60	22	5	23	3	21	3,3	2,3	2,7	1,1
1	5	60,1-75	9	2	22	3	23	3,3	3,5	3,5	1,0
1	6	>75,1	2	1	50	4	7	0,6	1,4	1,6	1,0
2	1	0,01-15	21	18	86	31	89	9,1	2,2	2,5	1,3
2	2	15,1-30	26	22	85	28	112	12,2	2,4	2,5	1,8
2	3	30,1-45	4	4	100	23	77	8,6	1,7	2,1	1,0
2	4	45,1-60	5	5	100	23	92	10,2	2,4	2,7	1,3
3	1	0,01-15	22	14	64	24	113	17,4	2,4	1,8	1,3
3	2	15,1-30	13	13	100	16	75	9,4	2,3	1,9	1,2
3	3	30,1-45	3	3	100	45	544	107,2	3,5	2,0	1,4
3	4	45,1-60	1	1	100	8	35	3,9	2,4	1,6	1,6
3	5	60,1-75	2	2	100	20	160	24,4	3,2	2,0	1,5
3	6	>75,1	2	2	100	14	178	25,2	3,6	2,3	1,8
4	1	0,01-15	50	44	88	27	207	24,5	3,0	2,3	2,2
4	2	15,1-30	4	1	25	60	321	37,2	2,6	2,3	1,5
4	4	45,1-60	4	1	25	18	962	151,0	8,3	3,9	3,3
5	1	0,01-15	1	1	100	4	11	1,0	1,9	2,3	1,5
5	2	15,1-30	4	4	100	9	119	14,1	3,6	2,8	2,8
5	3	30,1-45	4	1	25	1	1	0,1	1,1	1,8	1,0
5	4	45,1-60	13	4	31	4	53	8,2	2,6	2,5	1,1
5	5	60,1-75	30	14	47	34	364	58,7	2,1	2,1	1,5
5	6	>75,1	34	17	50	32	160	20,5	2,5	2,5	1,5
6	7	0,01-15	13	13	100	7	111	20,2	5,0	3,4	1,3

...continuación

Sector	Transecto	Grupo de pendiente %	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²					
			Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0,5} cm	h m	Ejes/ árbol
				Nº	%						
7	1	0,01-15	14	14	100	0	0	0,0	0,1	0,1	0,1
7	2	15,1-30	3	2	67	4	41	6,8	4,6	3,7	1,1
7	3	30,1-45	2	2	100	4	90	18,0	5,2	4,0	1,7
7	4	45,1-60	18	7	39	2	20	3,1	3,0	2,6	1,1
7	5	60,1-75	22	5	23	1	7	1,0	2,6	2,4	1,2
7	6	>75,1	40	7	18	1	12	1,7	2,8	2,3	1,1
8	1	0,01-15	6	1	17	2	18	2,7	3,4	3,0	1,0
8	2	15,1-30	18	7	39	1	6	0,9	2,0	2,0	1,0
8	3	30,1-45	30	7	23	2	9	1,1	1,7	1,9	1,0
8	4	45,1-60	19	5	26	3	39	7,3	3,3	2,8	1,0
8	5	60,1-75	4	0	0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0
8	6	>75,1	8	1	13	1	4	0,5	2,4	3,7	1,0

Las categorías de pendiente tienen un significado difícil de interpretar en los sectores 2, 3 y 4 del Pacífico seco, donde las mayores pendientes en que se encuentra la especie se deben a la concavidad formada por el lecho del río y no a una condición topográfica extensa. La aparente mayor frecuencia de la especie en las pendientes mayores de Agua Buena (sector 3) podría relacionarse con aspectos de drenaje.

Las frecuencias y densidades del sector 5 (Pacífico Central) parecen mayores en las parcelas de mayor pendiente, lo cual confirmaría lo comentado para el cuadro 5, en el sentido de que condiciones más expuestas, como laderas o bordes de filas, propician la regeneración de cuasia durante la sucesión secundaria. En este sector la topografía no es tan accidentada como en los bosques más lluviosos donde se trabajó (sectores 1, 7 y 8). En estos sectores, la tendencia opuesta de frecuencias reducidas en las áreas de mayor pendiente podría indicar dificultades físicas para el establecimiento de poblaciones en pendientes excesivas, tanto por el arrastre de semillas a causa de las altas precipitaciones como por la menor profundidad del suelo y su carácter erosionado. Debe considerarse, sin embargo, el bajo número de parcelas en las categorías de mayor pendiente.

Crecimiento de *Q. amara* en relación con el tipo de vegetación

El Cuadro 7 promedia las variables en relación con las formaciones vegetales donde se ubica la parcela. Además, de manera subjetiva se determinó la influencia de un río sobre la parcela, cuando esta se encuentra a menos de 6 m de distancia, o el nivel de agua está a menos de 1 m del nivel medio de la parcela. En los bosques de galería del Pacífico seco es evidente que el bosque existente aprovecha el manto freático, aunque las parcelas más alejadas del río se califiquen como fuera de su influencia.

Si bien las condiciones de disturbación pueden favorecer la regeneración de cuasia, esta puede ser frecuente en el bosque lluvioso primario, como se observa en el sector 1 (lo que apoya las versiones de que el arbusto era común en bosques de San Carlos), donde los aglomerados se formarían a partir de los pequeños claros producidos en la dinámica natural del bosque.

El bosque calificado como intervenido (sector 1), con una menor frecuencia de cuasia, coincide con las partes más bajas y menos quebradas del sector; estos niveles de frecuencia podrían ser originados por menores densidades de cuasia en el momento de la intervención, provocadas por condiciones de topografía menos expuestas.

En San Andrés (sector 7, Pacífico húmedo) cuasia parece haberse regenerado mejor en áreas más intervenidas del bosque primario, mientras que en Matapalo y Barú (sectores 6 y 8), el escaso número de parcelas fuera del bosque primario muy intervenido impide observar tendencias.

En el sector 5 (Surtubal, Pacífico Central) no se observa relación entre la edad del bosque secundario y la frecuencia de la especie, aunque se confirma su capacidad de crecer en tacotales, iniciando su regeneración en las primeras etapas de la sucesión secundaria. Si la especie estaba difundida en Surtubal desde antes de la antigua deforestación, es probable que la mayoría de las agrupaciones actuales sean tan viejas como los bosques, y la regeneración haya sido favorecida por los niveles mayores de brillo solar.

Las densidades medias para las parcelas consideradas bajo la influencia directa del río en Surtubal son muy bajas. Esto probablemente se debe a que las quebradas y ríos de la región forman concavidades profundas, donde la luz es limitante para estimular la regeneración de cuasia.

En los sectores 2 y 3 (Santa Cecilia y Agua Buena) del Pacífico seco, la frecuencia de cuasia parece alta en las áreas consideradas bajo la influencia del río. En cambio, en el sector 4 (La Pacífica), correspondiente a un bosque seco de galería rodeado de potreros, esta tendencia no se repite lo cual indica que, en las condiciones de uniformidad de este bosque, el criterio empleado no resultó un buen indicador de la influencia del río.

En La Pacífica, cuasia se limita al bosque de galería, dentro del cual la velocidad del viento y su efecto desecante, así como la variación en el déficit de saturación y la humedad relativa, son mucho menores que los medidos en áreas abiertas de sabana o en la copa de los árboles, a tal grado que el bosque se comporta casi como un sistema cerrado (Richards 1979).

Cuadro 7. Crecimiento de *Quassia amara* en relación con el tipo de vegetación y la influencia de ríos sobre las parcelas para cada uno de los sectores muestreados

Código	Sector	Tipo de bosque	Influencia directa de río	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²					
				Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0,3} cm	h m	Ejes/ árbol
					Nº	%						
1	110	primario	no	29	14	48	5	4	5,1	2,69	2,8	1,1
1	120	primario intervenido	no	56	12	21	11	15	27,1	3,49	3,1	1,2
1	121	primario intervenido	sí	2	0	0	0	0	0,0	0,00	0,0	0,0
2	131	primario muy intervenido	sí	2	2	100	58	14	12,4	1,66	2,2	1,5
2	210	secundario viejo	no	9	5	56	4	2	2,5	2,49	2,4	1,1
2	211	secundario viejo	sí	1	1	100	20	3	2,3	1,29	1,6	1,0
2	220	secundario	no	18	16	89	14	6	6,5	2,56	2,5	2,1
2	221	secundario	sí	25	25	100	40	14	15,0	2,15	2,5	1,2
2	250	charral	no	1	0	0	0	0	0,0	0,00	0,0	0,0
3	121	primario intervenido	sí	5	4	80	13	8	10,8	2,31	1,5	1,3
3	131	primario muy intervenido	sí	5	5	100	44	26	43,9	2,46	1,9	1,2
3	211	secundario viejo	sí	3	3	100	41	25	44,0	2,87	1,8	1,0
3	221	secundario	sí	21	21	100	17	12	18,8	2,71	2,0	1,3
3	320	secundario espinoso	no	6	1	17	1	0	0,1	1,13	1,6	1,0
3	340	tacotal espinoso	no	2	1	50	1	0	0,1	1,44	1,9	3,0
3	350	charral espinoso	no	1	0	0	0	0	0,0	0,00	0,0	0,0
4	121	primario intervenido	sí	22	19	86	31	22	25,5	2,90	2,3	2,0
4	130	primario muy intervenido	no	5	4	80	25	31	45,3	4,18	2,5	2,5
4	131	primario muy intervenido	sí	19	12	63	32	28	34,2	3,33	2,3	2,1

...continuación

Código	Sector	Tipo de bosque	Influencia directa de río	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²					
				Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0.3} cm	h m	Ejes/ árbol
					Nº	%						
4	220	secundario	no	5	5	100	12	11	13,4	3,13	2,3	2,9
4	221	secundario	sí	4	4	100	31	25	29,4	3,10	2,3	2,0
4	240	tacotal	no	1	1	100	3	1	0,5	1,46	2,2	1,0
4	250	charral	no	2	1	50	14	5	4,0	2,04	1,6	2,4
5	210	secundario viejo	no	36	18	50	39	34	54,3	2,63	2,5	1,2
5	211	secundario viejo	sí	3	1	33	1	0	0,0	0,91	1,5	1,0
5	220	secundario	no	33	13	39	18	17	20,6	2,53	2,3	1,8
5	221	secundario	sí	7	3	43	1	1	0,6	2,49	2,6	3,7
5	240	tacotal	no	6	6	100	3	2	2,2	1,93	2,2	1,4
5	400	potrero	no	1	0	0	0	0	0,0	0,00	0,0	0,0
6	130	primario muy intervenido	no	13	13	100	7	11	20,2	4,98	3,4	1,3
7	110	primario	no	18	3	17	1	2	2,4	3,90	2,6	1,3
7	120	primario intervenido	no	39	9	23	2	3	5,4	3,02	2,1	1,2
7	130	primario muy intervenido	no	28	12	43	2	2	2,8	2,97	3,0	1,1
7	220	secundario	no	1	0	0	0	0	0,0	-	-	-
8	120	primario intervenido	no	4	1	25	1	0	0,0	0,75	0,8	1,0
8	130	primario muy intervenido	no	73	20	27	2	2	2,7	2,38	2,4	1,0
8	220	secundario	no	4	0	0	0	0	0,0	-	-	-
8	230	secundario joven	no	2	0	0	0	0	0,0	-	-	-
8	240	tacotal	no	2	0	0	0	0	0,0	-	-	-

Es probable que cuasia pueda existir lejos de los ríos, bajo el dosel de bosques secos primarios bien desarrollados, donde no existan limitaciones importantes de humedad; pero este tipo de bosque es muy escaso en la actualidad.

Crecimiento de *Q.amara* en relación con la altura del dosel superior

El Cuadro 8 presenta los promedios de las variables de crecimiento respecto a varias categorías de altura del dosel principal del bosque en las parcelas. Estos datos confirman la relación, antes apuntada, de cuasia con el bosque de galería en los sectores del Pacífico seco: Santa Cecilia (2), Agua Buena (3) y La Pacífica (4), donde la frecuencia de la especie disminuye notablemente cuando el dosel del bosque es poco desarrollado, como en el bosque de sabana.

La tendencia se invierte en los sectores lluviosos de la Subvertiente Norte (1), Pacífico Central (5) y Barú (8) donde la disponibilidad de luz es un factor limitante para la regeneración. En el sector 7 (Pacífico Sur) esta tendencia no se manifiesta, probablemente por lo accidentado de la topografía, factor crítico en este sector como condicionante de la disponibilidad de luz.

Las densidades y variables dasométricas de los individuos promedio, representan solo las parcelas con cuasia y no parecen estar influenciadas por la altura del dosel.

Crecimiento de *Q.amara* en relación con la categoría de iluminación

Las categorías de iluminación superiores a 2.0 aparecen agrupadas debido al escaso número de parcelas clasificadas en categorías superiores a 2.5 (Cuadro 9). Se supone que la categoría de iluminación es representativa de la condición de la parcela, pero es factible la existencia de microclimas distintos dentro de la misma.

Greig-Smith (1983) advierte contra el uso de una sola lectura de intensidad lumínica al centro de la parcela: el significado de la lectura se pierde si se incrementa el tamaño de la parcela para alcanzar un mínimo de individuos presentes.

En los sectores 2, 3 y 4 del Pacífico Seco se confirma el ambiente poco propicio que representan las áreas abiertas, como el bosque espinoso (o de sabana) y los potreros, para el establecimiento de individuos de cuasia debido a la limitación de humedad en la época seca, sin la protección de un dosel.

Sin embargo, al observar las demás variables medidas en las parcelas donde se encuentra la especie establecida, las más expuestas de los sectores 2 y 3 son más densas y con individuos de mayor crecimiento. Esto confirma la capacidad de cuasia de responder a la luz, incluso en climas secos.

Es probable que varias parcelas con iluminación mayor a 2.5 en el sector 2 estén fuera del dosel protector del bosque de galería, y por lo tanto, expuestas a algún nivel de déficit hídrico que explicaría la disminución de los valores relacionados con la biomasa y las dimensiones de los arbustos.

Cuadro 8. Crecimiento de *Quassia amara* en relación con la altura del dosel superior de las parcelas para cada uno de los sectores muestreados

Sector	Transecto	Grupo de altura de dosel (m)	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²						
			Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{1,3} cm	h m	Ejes/ árbol	
				Nº	%							
1	4	25-29,9	11	4	36	16	28	49,1	5,1	3,8	1,0	
1	2	>30	76	22	29	6	5	9,1	2,7	2,8	1,2	
2	1	00-14,9	6	4	67	15	7	7,4	2,5	2,6	1,6	
2	2	15-19,9	17	15	88	26	9	9,9	2,3	2,3	2,0	
2	3	20-24,9	19	16	84	33	10	10,6	2,1	2,4	1,2	
2	4	25-29,9	8	8	100	32	11	11,8	2,1	2,4	1,2	
2	5	>30	6	6	100	22	11	12,5	2,6	2,7	1,0	
3	1	00-14,9	12	5	42	11	10	13,5	2,5	2,0	1,8	
3	2	15-19,9	11	11	100	25	18	30,5	2,8	2,0	1,3	
3	3	20-24,9	12	11	92	28	17	28,7	2,5	1,9	1,2	
3	4	25-29,9	8	8	100	14	7	9,0	2,3	1,8	1,2	
4	1	00-14,9	15	5	33	33	24	29,5	3,1	2,5	2,0	
4	2	15-19,9	15	13	87	25	26	32,0	3,3	2,2	2,4	
4	3	20-24,9	15	15	100	28	24	29,6	3,0	2,3	2,3	
4	4	25-29,9	12	12	100	27	16	17,9	3,0	2,3	1,9	
4	5	>30	1	1	100	36	32	41,4	3,4	2,6	1,2	
5	2	15-19,9	5	4	80	8	3	3,5	2,2	2,4	1,5	
5	3	20-24,9	13	9	69	43	18	20,8	2,3	2,4	1,3	
5	4	25-29,9	50	24	48	25	27	43,1	2,6	2,4	1,8	
5	5	>30	18	4	22	18	5	6,2	1,8	2,2	1,0	
6	1	00-14,9	7	7	100	7	13	24,0	5,6	3,4	1,5	
6	2	15-19,9	3	3	100	10	10	17,7	3,9	2,7	1,1	
6	3	20-24,9	2	2	100	4	6	10,8	5,2	4,8	1,1	
6	4	25-29,9	1	1	100	11	11	20,0	3,6	2,5	1,2	

* Para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

...continuación

Sector	Transecto	Grupo de altura de dosel (m)	Parcelas			Variables calculadas /100 m ²					
			Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0.5} cm	h m	Ejes/ árbol
				Nº	%						
7	1	00-14,9	2	1	50	2	4	5,8	4,7	3,6	1,0
7	2	15-19,9	30	5	17	3	2	3,3	3,1	2,9	1,0
7	3	20-24,9	12	5	42	2	3	6,6	2,5	1,8	1,2
7	4	25-29,9	24	4	17	1	3	4,6	4,5	2,9	1,3
7	5	>30	18	9	50	2	1	1,7	2,6	2,7	1,3
8	1	00-14,9	30	10	33	1	1	0,8	2,2	2,4	1,0
8	2	15-19,9	42	10	24	3	1	2,2	2,0	2,0	1,0
8	3	20-24,9	9	1	11	4	11	23,1	6,0	4,5	1,0
8	4	25-29,9	4	0	0	0	0	0,0	-	-	-

* Para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

Una tendencia opuesta se observa en los sectores más lluviosos estudiados (7 y 8 del Pacífico Sur), donde los niveles de exposición a la luz están fuertemente influenciados por la topografía. En estos sectores, la frecuencia de aparición de cuasia -aunque no la densidad- es mayor en parcelas más expuestas.

En los sectores 1 (Subvertiente Norte) y 5 (Pacífico Central), con una mayor disponibilidad de brillo solar, no hay una relación marcada entre la frecuencia y densidad de cuasia y los niveles de exposición actual a la luz. En estos sectores la exposición a la luz no tiene una relación tan fuerte con la topografía como en los sectores 7 y 8, por lo que la calificación de categoría de luz para las parcelas se relaciona más directamente con las aperturas del dosel, cuyo efecto solo se manifiesta a largo plazo. Los claros actuales en el bosque primario de La Chachalaca (1) son producto principalmente de la dinámica del bosque, y no tienen relación con las agrupaciones actuales de cuasia.

En forma similar en el sector 5 (Surtubal), las agrupaciones de la especie pueden no mostrar relación con claros actuales sino con la disponibilidad de luz bajo el dosel en diversos momentos a lo largo de la sucesión secundaria.

La exposición a la luz de una parcela en el bosque húmedo no necesariamente se relaciona con el comportamiento actual de las poblaciones de cuasia. La especie responde a la luz de dos formas: con la floración, cuyo efecto se manifiesta a largo plazo por medio de la regeneración, y con el crecimiento, que será mayor en aquellos microambientes donde haya menos limitaciones de agua, luz y nutrientes.

Cuadro 9. Crecimiento de *Quassia amara* en relación con la categoría de iluminación asignada al centro de las parcelas en los sectores muestreados

Sector	Iluminación*	Parcelas			Variables calculadas /100 m ² **						
		Total	Con cuasia		N	G cm ²	Biomasa kg	d _{0,3} cm	h m	Ejes/ árbol	
			Nº	%							
1	1,5	27	9	33	4	41	7,3	2,8	2,8	1,1	
1	2,0	43	13	30	11	123	20,3	3,0	3,0	1,2	
1	>=2,5	17	4	24	6	92	17,0	3,7	2,9	1,1	
2	1,0	1	1	100	10	12	1,0	1,2	1,5	1,0	
2	1,5	9	9	100	16	82	9,5	2,7	2,6	1,5	
2	2,0	22	21	95	43	143	15,1	2,3	2,6	1,3	
2	>=2,5	24	18	75	18	60	6,3	2,1	2,3	1,7	
3	1,5	1	1	100	7	15	1,5	1,7	1,4	1,0	
3	2,0	11	11	100	10	50	6,6	2,3	1,8	1,2	
3	>=2,0	31	23	74	27	189	31,2	2,7	2,0	1,4	
4	2,0	22	22	100	32	275	34,0	3,2	2,4	2,1	
4	>=2,5	36	24	67	23	180	21,5	3,0	2,2	2,3	
5	1,5	3	1	33	4	11	1,2	1,9	2,6	1,0	
5	2,0	46	25	54	26	265	41,8	2,7	2,5	1,6	
5	>=2,5	37	15	41	29	125	14,3	2,1	2,2	1,6	
6	2,0	3	3	100	6	113	20,1	5,8	4,6	1,2	
6	>=2,5	10	10	100	8	110	20,3	4,7	3,0	1,4	
7	1,5	14	2	14	2	9	1,0	1,9	1,9	1,0	
7	2,0	45	10	22	2	23	4,2	2,8	2,5	1,2	
7	>=2,5	27	12	44	2	24	3,7	3,6	2,8	1,2	
8	1,5	12	1	8	3	62	11,4	5,1	3,6	1,0	
8	2,0	46	11	24	3	18	3,1	2,3	2,1	1,0	
8	>=2,5	27	9	33	1	7	0,9	2,0	2,3	1,0	

* Indices (Clark y Clark 1992)

5 Área completamente expuesta

4 Iluminación superior total

3 Alguna iluminación superior

2.5 Iluminación lateral alta

2.0 Iluminación lateral media

1.5 Iluminación lateral baja

1 Sin iluminación

** Para el subconjunto de parcelas con presencia de cuasia

Por lo tanto, criterios que midan la disponibilidad de luz en lapsos largos de tiempo, así como las condiciones topográficas, tienen mayor probabilidad de relacionarse con el comportamiento de las poblaciones de cuasia en bosques húmedos que los criterios que miden aperturas del dosel provocadas por la dinámica del bosque.

En el bosque seco, los niveles de exposición a la luz en la periferia del bosque de galería pueden ser indicadores de los niveles de déficit hídrico de una parcela a lo largo del tiempo, y mostrar así una relación más clara con la presencia de cuasia.

CONCLUSIONES

El principal condicionador de la distribución natural de *Quassia amara* en Costa Rica es la altitud, ya que no se presentan poblaciones importantes por encima de 500 msnm.

La humedad del suelo durante el año es el segundo factor que influye en la distribución de cuasia, que en condiciones de bsT solo puede sobrevivir bajo el bosque de galería, siempre y cuando no haya un déficit hídrico severo, ya sea por disminución del manto freático o por falta de un dosel protector durante la época seca.

La especie no tolera condiciones de mal drenaje, por lo que no es común en llanuras inundables, usuales en regiones cuya precipitación supera los 4500 mm anuales.

Aunque Brown (1995) considera que los animales no participan ampliamente en la dispersión de semillas de cuasia, es probable que su actividad justifique la existencia de individuos aislados y el inicio de pequeños parches en muchos sitios.

Todos estos factores provocan un comportamiento de agregación de la especie a nivel regional, dentro de su hábitat potencial, por abajo de los 500 msnm.

Donde los niveles de humedad del suelo resulten adecuados, es factible establecer arbustos de cuasia, cuya tasa de crecimiento dependerá básicamente de la disponibilidad de luz y nutrientes, aunque pueden crecer lentamente bajo el dosel del bosque. Cada individuo adulto puede contribuir a la formación de una agrupación de arbustos con su regeneración. La floración solo se logra si el clima del lugar, las condiciones del dosel o su ubicación topográfica le permiten la exposición a la luz solar directa.

Una población de *Q. amara* que ocupa un área geográfica determinada, forma aglomerados cuyo distanciamiento, forma, tamaño y densidad depende de la disponibilidad de agua y luz, a través del tiempo. La disponibilidad de luz se relaciona con las características del dosel superior y con el brillo solar de la región.

Procesos de sucesión secundaria en áreas donde hay uno o más individuos adultos de *Q. amara* y sin limitaciones importantes de agua y drenaje, conducen a la formación de aglomerados densos, debido a la disponibilidad de luz.

BIBLIOGRAFÍA

- BARRANTES, J.A.; LIAO, A.; ROSALES, A. 1985. Atlas climatológico de Costa Rica. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Instituto Meteorológico Nacional, San José. 29 p.
- BERTSCH, F.; MATA, R.; HENRIQUEZ, C. 1993. Características de los principales órdenes de suelos presentes en Costa Rica. *In* IX Congreso Nacional Agropecuario y de Recursos Naturales. 18-22 octubre, 1993. Memorias. San José.
- BOLAÑOS, R.A.; WATSON, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge. San José, Centro Científico Tropical. Esc. 1:200000. Color.
- BOSON, R. 1978. Desarrollo integral de los recursos forestales. Costa Rica. Los Bosques del país y su distribución por provincias. Dirección General Forestal-FAO, San José. 63 p.
- BRAUN, J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Trad. J. Lalucat. H. Blume, Madrid. 820 p.
- BROWN, N.R. 1995. The autoecology and agroforestry potential of the bitterwood tree *Quassia amara* L. ex Blom (Simaroubaceae). Thesis Ph.D., Cornell University. 250 p.
- CARMONA, S. 1981. Evaluación de métodos de muestreo para estimar densidad en arbustos. Tesis Ing. Agr. Universidad Autónoma de Nuevo León, México. 76 p.
- CHACON, A. 1985. Agroclimatología. Antología. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José. 522 p.
- CLARK, D.; CLARK, D. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344.
- GENTRY, A.H. 1993. A Field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). Conservation International, Washington. p. 783-786.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. 3 ed. Studies in ecology. Vol. 9. University of California Press, Berkeley. 359 p.
- HARTSHORN, G. *et al* 1982. Costa Rica. Perfil ambiental. Estudio de campo. Centro Científico Tropical, AID, San José. 151 p.
- HERRERA, W. 1985. Clima de Costa Rica. *In* L.D. Gómez. Vegetación y clima de Costa Rica. Vol. 2. Universidad Estatal a Distancia, San José. 118 p.
- HEUVELDOP, J.; PARDO, J.; QUIROS, S.; ESPINOZA, L. 1986. Agroclimatología tropical. Universidad Estatal a Distancia, San José. 378 p.
- HOLDRIDGE, L.R.; POVEDA, L.J. 1975. Árboles de Costa Rica. I. Palmas, otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas. Centro Científico Tropical, San José. p. 432-439.
- HOLDRIDGE, L.R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. 3a. Reimpresión. IICA, San José, C.R. 216 p.

- INSTITUTO METEOROLOGICO NACIONAL. 1988. Catastro de las series de precipitaciones medidas en Costa Rica. San José, Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas. 362 p.
- LING, F. 1991. Datos biológicos de las especies vegetales que se investigan en Talamanca, Costa Rica. Informe Interno, Proyecto Conservación para el Desarrollo Sostenible en América Central. CATIE, Turrialba. 17 p.
- LING, F. 1995. Estudio ecológico de *Quassia amara* en la Reserva Indígena de Kéköldi, Costa Rica. In Ocampo, R., ed. Potencial de *Quassia amara* como insecticida natural. Actas. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico. pp. 56-67.
- MACARTHUR, R.H. 1972. Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species. Princeton University Press, New Jersey. 269 p.
- MARMILLOD, D.; CHANG, Y.; BEDOYA, R. 1995. Plan de manejo de *Quassia amara* en la Reserva Indígena de Kéköldi. In Ocampo, R., ed. Potencial de *Quassia amara* como insecticida natural. Actas. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico. pp. 68-90
- MATTEUCCI, S.D.; COLMA, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. CONICIT, Washington. 168 p.
- PEREZ, E. 1990. Plantas útiles de Colombia. 14 ed. Victor Hugo, Medellín. p. 695-697.
- PEREZ, S.; RAMIREZ, E.; ALVARADO A. 1978. Mapa preliminar de asociaciones de subgrupos de suelos de Costa Rica. San José, Oficina de Planificación sectorial agropecuaria. 1:200000. Color.
- PITTIER, H. 1978. Plantas usuales de Costa Rica. 2 ed. Editorial Costa Rica, San José. p. 170.
- PORTER. 1973. Family 90. Simaroubaceae. In Woodson, R.E.; Shery, R.W., eds. Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 60:23-39.
- RICHARDS, P.W. 1979. The tropical rain forest. 6st reprint. Cambridge University Press, London. 450 p.
- ROJAS, O.E. 1985. Estudio Agroclimático de Costa Rica. Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura. Proyecto de Agroclimatología, San José. 178 p.
- SANCHEZ, P.A. 1981. Suelos del trópico. Características y manejo. Trad. E. Camacho. IICA, San José. 634 p.
- SANDOVAL, L.F.; SAENZ, R.; ACUÑA, J.; CASTRO, J.; GOMEZ, M.; LOPEZ, A.; MEDEROS, B.; MONGE, A.; VARGAS, J.; FERNANDEZ, T.; ULATE, R.; RAMIREZ, C. 1982. Mapa Geológico de Costa Rica. San José, Ministerio de industria energía y minas. Dirección de geología, minas y petróleo. Esc. 1:20000. Color.
- SANTANDER, C. 1992. Evaluación preliminar de los recursos forestales de Costa Rica. Informe técnico Consultoría y Asesoría Agroforestal Limitada. Texto, San José. 54 p.
- THOMAS, W.W. 1990. The american genera of Simaroubaceae and their distribution. Acta Botânica Brasilica 4(1):11-18.

- TROMP, S.W. 1980. Biometeorology. The impact of the weather and climate on humans and their environment (Animals and Plants). Heyden, Philadelphia. 346 p.
- VASQUEZ, A. 1983. Soils. In D.H. Janzen ed. Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago. p. 63-65.
- VILLALOBOS S., R. 1995. Distribución de *Quassia amara* L. ex Blom en Costa Rica, y su relación con los contenidos de cuasina y neocuasina (insecticidas naturales) en sus tejidos. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. 174 p.