

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Biología Reproductiva de *Caryocar costaricense* (Caryocaraceae) y
evaluación del potencial de sus frutos como un producto forestal no
maderable**

Tesis sometida a la consideración de la comisión del Programa de Estudios
de Posgrado en Biología para optar al grado de *Magister Scientiae Biología*

Sylvia Solís Madrigal

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

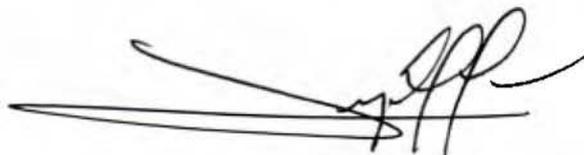
2006

Dedicatoria y Agradecimientos

Dedico este trabajo a mis Padres Pablo Y Sandra, y a mi compañero de la vida Bill, por incontables razones, pero especialmente por haber estado siempre ahí.

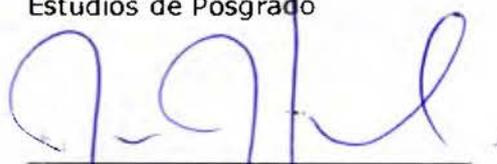
Mis más sinceros agradecimientos primero a mi amigo primero y mentor Jorge Lobo, por su compañía durante todo mi trabajo de campo, en las buenas y en las malas. A Virginia Solís, Belén Momeñe, Joel Stewart y Frank Joyce, que en diferentes momentos a lo largo de este proceso me dieron el apoyo y la confianza para seguir adelante y terminar. A Guido Saborío, Eduardo Chacón, Marcos Solís, Mauricio Fernández y Ruth Salas por asistencia en el trabajo de campo, y fuera del campo también. El trabajo de campo se llevó a cabo en su gran mayoría gracias al financiamiento y apoyo del Hotel El Remanso, en el Refugio de Vida silvestre Osa, que nunca nos cerró las puertas de la casa. Además participaron en el financiamiento de materiales la Fundación Idea Wild, el Sistema de Estudio de Posgrado (UCR) y el Consejo Nacional en Investigaciones en Ciencia y Tecnología (CONYCIT).

"Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae Biología*"



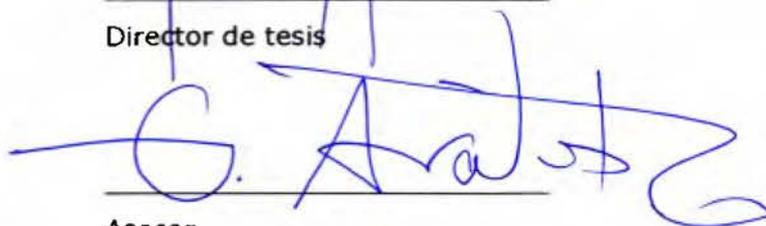
PhD. Jorge Azofeifa Navas

Representante del Decano del Sistema de Estudios de Posgrado



PhD. Jorge A. Lobo Segura

Director de tesis



PhD. Gerardo Ávalos Rodríguez

Asesor



MSc. Eric Fuchs Castillo

Asesor



MSc. Elmer García Díaz

Representante del Director del Programa de Estudios de Posgrado en Biología



Sylvia Solís Madrigal

Candidata

Indice

Portada	i
Dedicatoria	ii
Hoja de aprobación	iii
Indice	iv
Resumen	v
Lista de cuadros	vii
Lista de figuras.....	viii
Introducción	1
<i>Un caso de estudio de aprovechamiento de madera.....</i>	<i>1</i>
<i>El potencial de los Productos Forestales No Maderables (PFNM).....</i>	<i>2</i>
<i>Estudio de la biología reproductiva en poblaciones naturales.....</i>	<i>3</i>
<i>Objetivo.....</i>	<i>4</i>
Materiales y Métodos	5
<i>Sitio de estudio.....</i>	<i>5</i>
<i>Especie en estudio.....</i>	<i>5</i>
<i>Fenología</i>	<i>6</i>
<i>Visitación de fauna</i>	<i>6</i>
<i>Area de muestreo bajo la copa.....</i>	<i>6</i>
<i>Producción de frutos.....</i>	<i>7</i>
<i>Destino de la semilla en el suelo.....</i>	<i>8</i>
<i>Establecimiento de plántulas bajo la copa.....</i>	<i>8</i>
<i>Análisis de contenido y composición de aceites</i>	<i>10</i>
Resultados.....	11
<i>Fenología</i>	<i>11</i>
<i>Visitación de fauna</i>	<i>11</i>
<i>Producción de Frutos</i>	<i>12</i>
<i>Efecto del DAP en la producción de frutos.....</i>	<i>12</i>
<i>Destino de las semillas en el suelo.....</i>	<i>12</i>
<i>Establecimiento de las plántulas.....</i>	<i>13</i>
<i>Análisis químico de los frutos</i>	<i>14</i>
Discusión.....	15
<i>Recomendaciones para regular el aprovechamiento de C. costaricense</i>	<i>19</i>
Bibliografía	35

Resumen

Se llevó a cabo un estudio sobre la biología reproductiva de *Caryocar costaricense* Donn. Sm. (Caryocaraceae), una especie que se utiliza para el aprovechamiento de madera en la Península de Osa, Provincia de Puntarenas. El estudio se llevó a cabo de diciembre del 2002 a Mayo del 2005 en la Finca El Remanso, parte del Refugio de Vida Silvestre Osa, en Punta Matapalo, Osa. Se utilizó una muestra de árboles que forman parte de una población natural de *C. costaricense*. El objetivo del estudio es generar la información básica para determinar la capacidad de regeneración de esta especie ante la tala selectiva y la extracción y utilización de los frutos como un producto forestal no maderable (PFNM). De la historia natural de *C. costaricense* se hizo una descripción del patrón fenológico, y de la fauna que visita las flores y frutos en la copa del árbol. De la biología reproductiva se estudiaron los siguientes componentes: la producción de frutos, el destino final de las semillas en el suelo, y la demografía de las plántulas. Además, se determinó el porcentaje y la composición de grasas en los frutos de *C. costaricense*, como una evaluación inicial del potencial nutritivo de este recurso.

Se determinó que el patrón de la fenología reproductiva de *C. costaricense* varía entre años en sincronización, intensidad y duración a nivel individual. Durante la noche se observaron polillas (Sphingidae) y una martilla (*Potos flavus*) visitando las flores de *C. costaricense*, pero no se pudo determinar si estaban polinizando las flores. En la copa del árbol se observaron lapas rojas (*Ara macao*) consumiendo los frutos inmaduros, y un mono araña (*Ateles geoffroyii*) consumiendo los frutos maduros.

En promedio la producción de frutos anual es baja a nivel de individuo, y no varía significativamente entre años. Pero hay un grupo de individuos que dominan la reproducción en la población de estudio, y la variación de la producción anual está determinada por la variación anual de la reproducción de estos árboles. Los individuos más productivos están alrededor del tamaño promedio de la muestra de árboles reproductivos (123 cm. de diámetro a la altura del pecho), y se encontró una tendencia en los individuos de mayor tamaño (más de 2 m de diámetro) a disminuir su productividad a casi cero frutos por año. El destino más probable de un fruto en el suelo del bosque es de ser removido, la causa (caída de mantillo, erosión, depredación, dispersión secundaria) es incierta. Si el fruto no es removido puede quedar remanente en el suelo del bosque, y la semilla se puede mantener viable hasta por un año si el endocarpo leñoso se conserva intacto. El

establecimiento de plántulas ocurre a lo largo del año, y se favorece con la formación de claros de luz en el bosque. Se determinó que la principal causa de muerte de las plántulas es una condición de dosel cerrado y la destrucción por ramas caídas del dosel. La tasa de crecimiento anual promedio de una plántula es de 11.3 cm./año, no está influenciada por la luz o la vida de la plántula, pero si por la capacidad de rebrote que tiene *C. costaricense*, que funciona como un mecanismo de sobrevivencia. La probabilidad de sobrevivencia de una plántula es del 50% al cabo de un año de establecida, y disminuye al 30% a los dos años de vida.

Se encontró un 67.7% de grasa en peso seco en la pulpa de los frutos maduros, y el ácido palmítico (38.6%) y el ácido oleico (42.3%) son los ácidos grasos predominantes. La composición del aceite de la pulpa de los frutos de *C. costaricense* es comparable a productos de consumo comercial como el aceite de oliva y el aceite de soya entre otros. Esta característica nutritiva hace que los frutos de *C. costaricense* tengan el potencial para ser utilizados como un PFMN.

A modo de conclusión se hacen recomendaciones para regular el aprovechamiento de madera de *C. costaricense*, se aconseja disminuir el volumen de corta autorizada, identificar y vedar los individuos que domina la producción de frutos en la población objetivo, y eliminar la tala selectiva hacia los individuos que están alrededor del tamaño promedio en la población, que pueden resultar ser los más productivos.

Lista de Cuadros	pg
Cuadro 1. Densidad de plántulas por hectárea registradas como ingreso, muerte o remanentes, durante el lapso de estudio	31
Cuadro 2. Composición de los ácidos grasos en la pulpa de los frutos de <i>C. costaricense</i>	34

Lista de Figuras	pg
Figura 1. Mapa de la Península de Osa y ubicación del sitio de estudio.....	22
Figura 2. Precitación promedio (mm.) en la Finca El Remanso	23
Figura 3. Patrón de la fenología reproductiva de <i>C. costaricense</i>	24
Figura 4. Promedio (\pm DE) del número de frutos por individuo en cada año de estudio	25
Figura 5. Conteo máximo individual de frutos en el área bajo la copa para cada uno de los años de estudio	26
Figura 6. Promedio de cuadrados mínimos ("Least Squares Means") de la producción de frutos (\pm EE) obtenido del análisis de regresión (Proc GENMOD, SAS 1999)	27
Figura 7. Regresión del conteo máximo de frutos sobre el dap	28
Figura 8. Porcentaje de frutos marcados bajo la copa en cada categoría de destino final	29
Figura 9. Distribución del ingreso, mortalidad y sobrevivencia de plántulas	30
Figura 10. Regresión del crecimiento anual (cm./año) de una plántula sobre la altura inicial (cm.) de la misma	32
Figura 11. Curva de probabilidad de sobrevivencia de una plántula de <i>C. costaricense</i> en el tiempo	33

Introducción

La extracción de madera de bosques maduros como una actividad comercial ha provocado que se genere información científica que describa el efecto de ésta sobre la estructura y regeneración de los sitios alterados (Chapman y Chapman 1997, Webb 1997). Aún cuando se utilicen técnicas de manejo que disminuyen el grado de impacto de esta actividad sobre el bosque (i.e. tala selectiva, refinamiento del bosque), la extracción de árboles produce un efecto inmediato en la estructura del bosque que altera la dinámica de regeneración del mismo. Después de una extracción comercial de madera se ha detectado una reducción de hasta un 50% del área basal del bosque y un porcentaje igual de la densidad de individuos adultos (Seng *et al.* 2004), esta disminución estaría afectando principalmente la clase de individuos reproductivos o "semilleros", pero incluye individuos en cada una de las clases diamétricas (Chapman y Chapman 1997). Además, como consecuencia del proceso de la tala y caída de cada árbol se generan daños en la copa de los árboles remanentes y un incremento en la mortalidad de individuos sanos de más de 10 cm. diámetro a la altura del pecho (DAP), y por la formación de trochas y caminos secundarios para sacar la madera se da un incremento en la mortalidad de plántulas y plantas de sotobosque (Uhl y Guimaraes-Vieira 1989, Sist *et al.* 2003). Los claros de luz producidos por la extracción de madera son en promedio de mayor tamaño que los claros naturales que mantienen la dinámica de regeneración del bosque (Webb 1997), y puede favorecer el establecimiento de plántulas de las especies remanentes que son más resistentes a la luz directa, y la colonización por especies pioneras (Forget *et al.* 2001) o el establecimiento de plántulas de las especies maderable (Webb 1999), ambos casos pueden llevar posteriormente a una disminución en la diversidad de especies de árboles en el sitio alterado. Las alteraciones provocadas por la extracción de madera todavía se pueden detectar después de 50 años de regeneración. El cambio más evidente se refleja en la estructura del bosque, la densidad de individuos de mayor tamaño (100 cm. DAP) es menor a la original, aumenta la densidad de individuos en clases juveniles, y hay una reducción de plántulas en el suelo del bosque (Plumptre 1996, Pérez-Rivera 2002).

Un caso de estudio de aprovechamiento de madera En Costa Rica, el aprovechamiento de madera es una actividad comercial que ha ido creciendo en frecuencia y volumen. El plan de manejo que regula la extracción de madera permite extraer los individuos de más de 60 cm. DAP, que tengan una densidad

igual o mayor a 0.3 individuos por hectárea (Ley Forestal 7575). La regulación aplica por igual a todas las especies maderables, y no considera las diferencias entre especies en su biología reproductiva o capacidad de regeneración. En la Península de Osa, *Caryocar costaricense* Donn. Sm. (Caryocaraceae) es una de las especies forestales más importantes para el aprovechamiento de madera. Su madera se utiliza en construcciones pesadas por su resistencia a la humedad (Quesada *et al.* 1997). En el período entre 1997-1999 Barrantes *et al.* (1999) registraron una extracción de 166 individuos de *C. Costaricense* de más de 60 cm. de DAP, equivalente a 1655.22 cm³ de madera en cortas autorizadas dentro de Planes de Manejo en Osa. Esta cifra colocó a *C. costaricense* como la quinta especie con más volumen de madera extraída en la zona. Barrantes *etal.* (1999) determinaron que la explotación de madera de *C. costaricense* fue selectiva hacia los individuos de mayor diámetro, con una diferencia significativa entre los tamaños de los árboles remanentes o semilleros y los individuos extraídos, 75 cm. y 110 cm. de DAP, respectivamente. La explotación de este recurso está llevando las poblaciones de *C. costaricense* a niveles críticos, y ya se ha declarado como una especie amenazada (CITES, apéndice II).

El potencial de los Productos Forestales No Maderables (PFNM) El creciente interés en el uso de productos forestales no maderables (PFNM) se le atribuye a que 1) contribuye de diversas maneras al bienestar de las poblaciones que viven alrededor del bosque, 2) en términos ecológicos es una actividad menos destructiva de la tala selectiva y 3) las cosechas de PFNM le pueden dar un valor agregado al bosque tropical incentivando la conservación de éstos (Michael-Arnold y Ruiz-Pérez 2001).

La cosecha de frutos de *C. costaricense* como un PFNM podría llegar a ser una alternativa de aprovechamiento para esta especie si la actividad resulta viable económicamente. En Brasil se conocen varias especies dentro del género *Caryocar* con importancia económica porque se utilizan para el consumo local, principalmente en la zona del Cerrado (Barbosa da Silva *et al.* 2001). El volumen de cosecha y consumo de estos frutos despertó el interés de investigadores para determinar su valor nutritivo y posibles usos adicionales. *Caryocar brasiliense* (piquí) es una especie muy abundante en el Cerrado, y una de las que más se consume a nivel local. En lo que se refiere al valor nutricional, en 100 g de la pulpa de los frutos de *C. brasiliense* hay 20 mil microgramos de vitamina A, y 63,8% de los ácidos grasos de la pulpa son insaturados, con predominancia del ácido palmítico y ácido oleico

(Barbosa-da Silva 2001). Los frutos de *C. villosum* (piquiá) son muy apreciados en la región Norte de Brasil, de los cuales se aprovecha la pulpa oleaginosa que rodea el endocarpo, y las semillas aceitosas son consumidas frescas o tostadas. El análisis de la pulpa de *C. villosum* muestra que el mesocarpo puede tener en materia seca hasta un 76% de aceite, 3% de proteína, 14% de fibra y 11% de carbohidratos; el ácido palmítico y oleico son los ácidos grasos predominantes, igual que en el aceite de palma (Marx *et al.* 1997). Además del valor nutritivo de estas especies, los análisis citogenéticos mostraron actividad antitumorífica en los extractos etanólicos de *C. brasiliense*, entre los diferentes compuestos que se han identificado el ácido oleico es el único que ha mostrado este tipo de actividad (de Oliveira *et al.* 1968). *Caryocar amygdaliferum* es una de las tres especies de este género que es utilizada tradicionalmente como veneno para peces en las tribus indígenas del Amazonas y Colombia (Prance 1976).

El uso, manejo y domesticación de especies frutales por humanos es una práctica milenaria que también ha producido alteración en la composición y distribución de especies en los bosques (Moengerburg 2001). En el caso de *Bertholletia excelsa* (Nuez del Brasil) la extracción intensiva de frutos ha producido poblaciones senescentes con ausencia de las clases juveniles (Peres y Baider 1997). La extracción desmesurada de PFM puede generar competencia humano-fauna por el recurso disponible, y en el caso de que se cosechen flores o frutos se puede estar ejerciendo selección negativa en contra de genes que producen fenotipos del PFM que son favorecidos en la población, al haber una presión selectiva hacia alguna característica determinada como tamaño o color (Michael-Arnold y Ruiz-Pérez 2001).

Estudio de la biología reproductiva en poblaciones naturales Los trabajos que se enfocan en el estudio de la regeneración de poblaciones de especies comerciales (Webb 1999, Zuidema 2000), no exploran la dinámica de la población en condiciones naturales. En el caso de *C. costaricense* no se conoce a fondo la biología o su historia natural, pero se sabe que en poblaciones naturales la densidad y frecuencia de los individuos reproductivos son relativamente escasos en gran parte de su área de distribución, y los individuos en edades intermedias de crecimiento son raros (Barrantes *et al.* 2003), pero esta información es insuficiente para determinar cómo está se está afectando la regeneración de la especie por la extracción de madera.

En condiciones naturales el reclutamiento de las plántulas en una población puede estar limitado por la producción de los frutos, la dispersión y sobrevivencia de las semillas, y el establecimiento exitoso de las semillas germinadas. Se ha propuesto que la probabilidad de sobrevivencia de las semillas y de las plántulas está asociada positivamente a la distancia al árbol madre, y negativamente a la densidad local de conespecíficos (Janzen 1970, Connell 1971), y este efecto se ha demostrado en especies de árboles tropicales que producen grandes cantidades de frutos en cada temporada (Clark y Clark 1984, De Steven y Wright 2002, Lambert 2002). Por otro lado, se han registrado especies donde el reclutamiento de las plántulas varía positivamente tanto con la producción de frutos como con la fluctuación del establecimiento de plántulas entre años (De Steven y Wright 2002).

Las tasas de depredación, remoción y germinación de semillas son muy variables tanto en sitios alterados como en bosques intactos, y dependen de varios factores como la especie, la densidad local de frutos en el suelo y el grado de alteración del bosque (Lambert 2002, Guariguata *et al.* 2000, Guariguata *et al.* 2002).

Objetivo Este trabajo pretende estudiar algunos aspectos de la biología reproductiva en una población natural de *C. costarricense* para obtener parte de la información necesaria para determinar la capacidad de regeneración de esta especie ante la tala selectiva y la extracción de frutos. Además, se hace una evaluación inicial del potencial nutritivo de los frutos.

Se obtendrán datos en los siguientes aspectos de la reproducción: fenología, producción de frutos, destino de las semillas y demografía de plántulas, que pueden utilizarse como una base para determinar el impacto de la extracción de madera sobre la población, la tala selectiva hacia el tamaño, y el aprovechamiento de los frutos de *C. costarricense*. La información obtenida sobre la producción y sobrevivencia de frutos y plántulas (fertilidad) puede ser complementada con estudios de mortalidad y crecimiento de individuos juveniles y adultos (Barrantes *et al.* 2003), para realizar análisis demográficos que ayuden a determinar efecto de la extracción de frutos o adultos sobre el tamaño futuro de la población (Boot y Gullison 1995). Además, se realizó una evaluación inicial para estimar el potencial nutritivo de los frutos de *C. costarricense*, que consistió en determinar el contenido y composición de la grasa en los frutos.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio El trabajo se llevó a cabo en la Finca El Remanso (8°23'11" N, 83°78'26" O) que es parte del Refugio de Vida Silvestre Osa, localizado al SE de la Península de Osa (Figura 1). El Refugio tiene una extensión de ca. 3000 ha, y está compuesto en su mayor parte por bosque maduro poco intervenido. El área está ubicada dentro de un corredor biológico que conecta con el Parque Nacional Corcovado. El Remanso comprende 55 ha de bosque tropical húmedo, con elevaciones de 0-200 msnm y 4000mm de precipitación anual (Figura 2). El sitio de estudio presenta parches de bosque secundario de regeneración avanzada y bosque maduro con suelos aluviales bien drenados. En esta zona se encuentra una de las poblaciones más importantes de *Caryocar costaricense*, con densidades de hasta 4 adultos (más de 50 cm. de DAP) por hectárea (Barrantes *et al.*: 2003).

Especie en estudio Caryocaraceae es una familia exclusivamente neotropical que contiene 25 especies distribuidas en 2 géneros, *Caryocar* y *Anthodiscus*. La familia está distribuida desde Costa Rica hasta Paraguay y tiene su centro de diversidad en la cuenca del Amazonas (Sothers y Souza 1999), *Caryocar costaricense* es la única especie de éste género que está fuera de la cuenca del Amazonas. Su distribución es casi endémica a Costa Rica: se encuentra en las zonas de vida tropicales muy húmedas del Pacífico desde Herradura, cerca del Golfo de Nicoya, hacia el sureste hasta la Península de Osa, siendo éste último el refugio más importante (Hartshorn 1991, Holdridge *et al.* 1997, Quesada *et al.* 1997). El registro más al sur está al Norte de Panamá, cerca de San Blas (Prance, 1976). No hay colectas de *C. costaricense* para Colombia (com. pers.¹).

Un individuo adulto puede alcanzar los 50 m de altura y más de 2 m de DAP. Las flores se han observado entre enero y febrero, y los frutos maduros en marzo y abril (Quesada *et al.* 1997). La inflorescencia es un racimo agrupado con 30-35 flores, pero puede producir hasta 60 botones (obs. personal), El pedúnculo floral sobresale de la copa exponiendo las flores. Las flores son amarillas, hermafroditas con aproximadamente 150 estambres largos (Prance 1976). La antesis inicia alrededor de las 19:00 hrs. y cada noche abren entre cuatro y cinco flores por inflorescencia. Las flores se mantienen en la copa hasta la mañana siguiente, cuando caen y dejan un fuerte olor a ajo en el suelo alrededor del tronco (de ahí su nombre común, Holdridge *et al.* 1997, Quesada *et al.* 1997, obs. pers.). Aunque no se conoce a fondo la ecología reproductiva de la especie, se supone basado en la

¹ Datos suministrados por el Herbario Nacional de Colombia y el Herbario de Antioquia.

morfología floral, que la polinización la realizan los murciélagos. La morfología de los frutos de *C. costaricense* no está incluida dentro de la descripción general de la especie, sin embargo, se asemeja a los frutos de *C. amygdalyferum* y *C. brasiliense* y se ajusta a la descripción general: drupa globosa elipsoide, con exocarpo glabro y un pericarpo aceitoso o carnoso, el endocarpo leñoso con tubérculos o espinas en el exterior, protege a la semilla que es una nuez reniforme o subreniforme (Prance 1976). El fruto maduro es dehiscente y expuesto fuera de la copa, los frutos que no son removidos en la copa caen en el área bajo la copa.

Fenología Las observaciones se enfocaron en la fenología reproductiva de la especie. La fase reproductiva de la fenología se dividió en las siguientes categorías: retoños de hojas (HN), botones florales (Bt), floración (FI) y frutos inmaduros (Fr). Se cuantificó la cobertura de la copa por las diferentes categorías usando un índice de cobertura de 0-4 siguiendo Fournier (1974). Las observaciones se llevaron a cabo semanalmente de Diciembre a Abril, en los años 2002-03 (n=15) y 2004-05 (n=22). Los resultados se utilizaron para describir la duración, intensidad y sincronización de cada una de las fases reproductivas, para cada individuo de la población de estudio. La población de estudio del 2005 incluyó tres individuos no reproductivos.

Visitación de fauna Las observaciones sobre visitación de fauna se llevaron a cabo en una plataforma puesta en la copa de uno de los individuos en los que se siguió la fenología. La plataforma estaba a 30m de altura. Se realizaron filmaciones nocturnas en las flores entre las 6:00-10:00 pm, durante la floración de los años 2003 y 2004. Al término del estudio se obtuvo un total de 40 horas de filmación nocturna en las flores, la lluvia fue el factor limitante para coleccionar más horas de observación. En el año 2004 se obtuvo 45 horas de observación directa desde de los frutos en la copa de *C. costaricense*. Las observaciones ocurrieron durante el día.

Área de muestreo bajo la copa Para estimar los componentes de la capacidad reproductiva de *C. costaricense*: producción de frutos, destino de las semillas y demografía de plántulas, se ubicaron 11 árboles reproductivos, sin traslape de copa entre conespecíficos. En observaciones preliminares se determinó que la sombra de semillas era irregular alrededor del tronco adulto, por lo que se utilizó un área de 20m de radio alrededor del tronco de cada individuo como área de muestreo, la que de ahora en adelante se va a referir como *el área bajo la copa*. En los análisis que involucran los datos generados en el área bajo la copa se utilizaron

los números absolutos de los conteos siguiendo Clark y Clark (1984) para eliminar errores inducidos por la variación del área de muestreo con la distancia al árbol madre.

Producción de frutos Por la altura y densidad del dosel en el sitio de estudio fue imposible llevar a cabo un conteo de frutos en la copa. Para estimar la producción de frutos por individuo se asumió que la cantidad de frutos caídos bajo la copa es proporcional a la producción total del árbol. Este no es un conteo de la producción total de frutos porque no toma en cuenta los frutos que están siendo dispersados en la copa del árbol, pero es efectivo si se quiere estimar la cantidad de frutos disponibles en el suelo. El endocarpo leñoso es resistente a la descomposición, y al lo largo del período de fructificación los frutos que caen al suelo se acumulan en el mismo sitio por semanas si no son removidos. Durante la época de fructificación se hizo un conteo semanal de frutos en el área bajo la copa, el valor estimado de la producción de frutos consistió en el conteo máximo semanal registrado. El análisis estadístico se hizo para determinar si hay un efecto del año, individuo y DAP sobre la producción de frutos.

Para determinar la existencia de una variación significativa en la producción de frutos (Y) entre años (A) y entre individuos (I) se aplicó un análisis de regresión siguiendo el modelo:

$$\ln Y = b_0 + b_1 A + b_2 I + \epsilon$$

donde A e I son variables "dummy" categóricas, cuyo coeficiente b indica la presencia o ausencia de la variable. La población de estudio incluyó los árboles con más de dos años de datos (n=8).

Para determinar el efecto del diámetro (D) en la producción de frutos se utilizó un modelo de regresión polinomial de segundo grado:

$$\ln Y = b_0 + b_1(D) + b_2(D)^2 + \epsilon$$

en ambos modelos, b_0 es el intercepto cuando el efecto de las variables es 0, y ϵ se refiere al error residual, que sigue una distribución binomial negativa (Proc GENMOD; SAS 1999). La población de estudio incluyó los árboles con al menos un año de producción de frutos donde se logró medir el DAP (n=11). Se consideró apropiado utilizar una distribución binomial negativa para la variable "número de frutos" por ser conteos con distribuciones muy dispersas con promedio y varianza diferente a 0 (White y Bennetts 1996).

Para determinar la significancia de los efectos año, árbol y el DAP sobre la producción de frutos se realizó un análisis de varianza Tipo I, donde el efecto de cada variable se prueba con la siguiente fórmula:

$$2\log(L^*) - 2\log(L)$$

donde L^* es la función verosimilitud que contiene el efecto de la variable de interés, y L es la función de verosimilitud sin el efecto de esa variable. Esta diferencia sigue una distribución χ^2 con grados de libertad igual al número de parámetros incluidos en cada variable. En adelante se denominará esta prueba como "likelihood ratio test" (LRT; gl.; p).

Destino de la semilla en el suelo. Durante la fase de fructificación de los años 2003 y 2004 se marcó un máximo de 60 frutos caídos en el área bajo la copa, los cuales se monitorearon semanalmente en los primeros dos meses después de la caída, y de forma mensual hasta por un máximo de un año. En cada fruto marcado en el área bajo la copa se anotó la distancia al árbol madre, y la densidad local de frutos la cual se midió como el número de frutos en un área de 1m radio (Clark y Clark 1984). En las revisiones semanales se registró el destino de cada semilla como presente (pre) si se mantenía intacto el endocarpo leñoso, depredada (dep) si el endocarpo leñosos aparecía perforado, no encontrado (noe) cuando la semilla desaparecía del sitio marcado al ojo del observador, o germinada (ger) si había radícula y al menos un par de hojas. El destino final de los frutos en la categoría "ext" es incierto, el fruto pudo ser depredado, removido o simplemente mantenerse en el mismo sitio cubierto por el mantillo (presente). Se determinó si cada una de las variables año (A), distancia al árbol madre (D) y densidad local (L), altera significativamente la probabilidad de que una semilla termine o no depredada, desaparecida o presente-germinada (agrupadas dentro de una misma categoría) aplicando un modelo de regresión logística binaria para cada destino por separado:

$$\text{Logit}(p) = b_0 + b_1(A) + b_2(D) + b_3(L) + \epsilon$$

donde $\text{logit}(p)$ es el logit de la probabilidad del evento (dep, ext, prever). De este análisis se reporta la razón de verosimilitud ("odds ratio") con un intervalo de confianza de 95% (IC95%) para los factores que tienen un efecto significativo (Proc Logistic; SAS 1999). La razón de verosimilitud es la razón entre la probabilidad del evento con el efecto de la variable y la probabilidad del evento sin el efecto de la variable (Stokes *et al.* 2000).

Establecimiento de plántulas bajo la copa Desde Julio del 2003 hasta Abril del 2005 se registró el ingreso, mortalidad y crecimiento de plántulas en el área

bajo la copa. Cada plántula se marcó e identificó con un código que incluía un número y el adulto de procedencia. Se midió la distancia de la plántula al árbol madre y se le asignó una medida cualitativa de luz. El índice de luz va de 1-4 y está basado en la apertura del dosel, donde 1: dosel cerrado, relativamente la cantidad mínima de luz que pueden recibir las plántulas; 2: en dosel ralo con entrada de luz que no cae directamente sobre la plántula; 3: dosel semiabierto con entradas de luz que caen directamente en la plántula en algún momento del día; 4: claro de bosque con luz directa sobre la plántula a lo largo del día.

Las revisiones se llevaron a cabo cada cuatro meses. Se describió la distribución de ingresos y muertes a lo largo del periodo de estudio para identificar las épocas de altos ingresos o alta mortalidad, y la densidad de plántulas acumuladas en el tiempo.

La tasa de crecimiento anual se calculó como el promedio del crecimiento anual de cada plántula. El crecimiento anual es la diferencia de altura entre la primera y la última medición (cm.), dividida entre el número de días entre ambas mediciones equivalente en años. Los intervalos de medición están en un ámbito de 48-590 días. Se aplicó un análisis de regresión para determinar el efecto de la luz (L), altura inicial de la plántula (H) y el tiempo (T) sobre la tasa de crecimiento anual de las plántulas (Y) con el modelo:

$$Y = b_0 + b_1(L) + b_2(H) + b_3(T) + \epsilon$$

donde luz está codificada como variable "dummy" con cuatro valores posibles: 1, 2, 3, 4. Para determinar la significancia del efecto de cada variable se reporta el "likelihood ratio test" con un grado de libertad.

Para determinar el efecto de la luz y la proximidad al árbol madre sobre el tiempo de vida de las plántulas se realizó una regresión del tiempo de vida (T) de la plántula como variable dependiente y la luz (L) y distancia (D) como variables predictoras con el siguiente modelo:

$$\text{Log}(T) = b_0 + b_1L + b_2D + \epsilon$$

donde T es el tiempo de vida en días, b_0 el intercepto, b_i son los coeficientes de regresión del efecto de la variable i , ϵ es el error residual que sigue una distribución Weibull y ϵ es un factor que corrige por la sobre dispersión de los datos. Para determinar la significancia de cada efecto se calculó el "likelihood ratio test" como fue definido en el análisis del destino de semillas.

Para visualizar la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas en función del tiempo, se estimó la curva acumulativa de la probabilidad de sobrevivencia,

$$S(t)=1-F(t)$$

$$F(t)=Pr(T \leq t)$$

donde $Pr(T \leq t)$ es la probabilidad de sobrevivir en el tiempo $T \leq t$. La función $S(t)$ fue calculada con el programa Lifetest (SAS 1999), que estima la función de sobrevivencia con datos censados (casos donde no ocurrió el evento durante el tiempo de observación) (Allison 1995). En todas las pruebas estadísticas se utilizó un nivel de significancia de 0.05.

Análisis de contenido y composición de aceites Se llevó a cabo un análisis de grasas en una muestra de cáscara, pulpa, y semilla de frutos maduros, y en una muestra de cáscara y pulpa de frutos inmaduros de *C. costaricense*. Las muestras se colocaron en una estufa a 40°C hasta obtener peso constante. Una porción de 2.00 gr de cada muestra se disolvió en 150 ml de hexano en un balón de fondo plano previamente tarado en estufa durante tres horas. El balón se colocó en el sifón de un soxhlet armado con los condensadores, y cada muestra se puso a reflujar durante ocho horas para separar el aceite del resto de la muestra. Al terminar el reflujado, se destiló el hexano en un rotovapor. Los balones se colocaron en la estufa por dos horas a 105-110°C, y al final se dejaron enfriar en un desecador antes de pesarlos de nuevo. La masa de grasa en la muestra se calculó de la diferencia entre el peso inicial y final del balón. El porcentaje de grasa en peso seco se calculó como la proporción de grasa en la muestra.

Se caracterizaron los grupos funcionales de aceites contenidos en la grasa de la pulpa de frutos maduros e inmaduros con espectrometría de Infrarrojo, en un Perkin Elmer FT-IR modelo Spectrum UV1000. Se hizo una transformación del aceite a ésteres metílicos para determinar la composición de ácidos grasos con cromatografía de gases acoplada a masas, en un GCMS modelo QP 5050 marca Shimadzu. Para la síntesis de ésteres metílicos se mezcló 1 ml de ácido sulfúrico (H_2SO_4), 50 ml de metanol (MeOH) y 3 gr de aceite. La mezcla se dejó reflujar de 3-4 horas. En un baño maría se evaporó parte del metanol, controlando que la temperatura no pasara los 70°C para que el éster producido no se fuera a carbonizar. El residuo se neutralizó con bicarbonato de sodio ($NaHCO_3$). El éster se extrajo con hexano, se lavó con agua y se pasó por un filtro de sulfato de magnesio ($MgSO_4$). El filtrado se puso en el rotovapor a 50°C para evaporar el hexano, para luego coleccionar el residuo sólido.

Todos los análisis químicos se llevaron a cabo en el Centro de Investigaciones en Productos Naturales (CIPRONA) de la Universidad de Costa Rica.

Resultados

Fenología El ciclo reproductivo de *C. costaricense* es anual y todos los individuos reproductivos adultos entraron en reproducción cada año. El ciclo reproductivo inicia con una fase decidua cuando el árbol cambia completamente el follaje, esta fase coincide con la época cuando se registra una disminución en la precipitación mensual (Figura 2), esta fase inicial dura aproximadamente dos semanas. La población de estudio varía entre años en la sincronización, duración e intensidad de las fases reproductivas (Figura 3). La muestra observada en el 2005 fue más abundante en número de individuos que en el 2003. A nivel de población, la duración de la fase reproductiva varía de 92-125 días según el año; la fase decidua (período sin hojas) tarda entre una y dos semanas y en lo siguientes 10-30 días completa el follaje; 28-48 días en desarrollar botones florales; 35-39 días en floración; 71-110 días en madurar los frutos. Durante los tres años de estudio se reportaron irregularidades en la fenología de la población, dos individuos presentaron floraciones extemporáneas a mediados de noviembre del 2003 y en julio del 2005, en el segundo caso no se anotó si hubo fructificación. En el 2005 dos individuos produjeron dos eventos floración-fructificación consecutivos, sin traslape entre la primera producción de frutos y el inicio de la segunda floración. En la Figura 3 están identificados como AGY y 1.10, los datos muestran fases de floración y fructificación prolongadas.

Visitación de fauna En las grabaciones nocturnas sobre la plataforma se registró la visita de polillas (Sphingidae) y hormigas a las flores, y una Martilla (*Potos flavus*) que se acercó a varias inflorescencias dentro de la copa, manipulaba inflorescencias sin dañarlas y aparentemente chupaba néctar de ellas. Durante la mañana llegan varias especies de aves alrededor de las flores sin hacer uso de ellas. Hay un registro de Mono Carablanca (*Cebus capucinus*) llegando a las flores de *C. costaricense* cerca del mediodía, botando flores y botones a su paso. Durante la fase de fructificación, hubo un registro de Lapa Roja (*Ara macao*) comiendo la semilla de frutos inmaduros, y dos registros de monos arañas (*Ateles geoffroyi*) hembra con una cría en la espalda comiendo los frutos maduros en la copa, la mona se llevaba los frutos maduros a la boca y luego los dejaba caer. En varias ocasiones se encontró frutos maduros en el área bajo la copa con marcas de dientes raspando la pulpa.

Producción de Frutos A lo largo de los tres años de observaciones el promedio de cobertura de frutos en la copa fue menor de 50%. La Figura 4 muestra la producción de frutos promedio por individuo. El 2005 presenta una gran variación debido a que en un 30% de los árboles (n=22) no se encontró frutos bajo la copa, y al mismo tiempo fue el año que registró la mayor cantidad absoluta de frutos por individuo. El análisis de regresión mostró que el año no tuvo un efecto significativo sobre la producción de frutos (LRT=1.42; gl=2; p=0.4919).

Se demostró un efecto significativo del árbol en la producción de frutos (LRT=27.75; gl=7; p< 0.001; Figura 5 y 6). La producción de frutos aparentemente está concentrada en unos pocos individuos de la población. En general, el 50% de la producción de frutos viene de dos individuos, y el 50% de la población produce el 90% de los frutos (n=8 árboles; 3 años). Los árboles AEQ y ASO mantuvieron la dominancia en la producción de frutos durante los tres años (Figura 5). Se pudo observar que en los años de mayor producción de frutos, 2003 y 2005, fueron años donde aumentó la variación entre árboles en los niveles de producción.

Efecto del DAP en la producción de frutos La población muestreada tiene un promedio (\pm DE) de 123.9 ± 39.42 cm de DAP, con un ámbito de 37.0-242.0 cm. La producción promedio (\pm DE) para esta muestra fue de 48.06 ± 72.05 frutos por individuo, con un ámbito de 1-315 frutos por árbol. El diámetro del árbol tiene un efecto significativo en la producción de frutos. El análisis de regresión polinomial reveló un efecto de signo positivo para el DAP (LRT=4.92; gl=1; p=0.0265), y un efecto de signo negativo para el DAP al cuadrado (LRT= 12.97; gl=1; p=0.003). La ecuación que describe la producción de frutos en función del DAP y DAP² es $\log y = -8,69 + 0,1775x - 0,0006x^2$, los individuos con mayor producción están más cerca del diámetro promedio de la muestra (Figura 7).

Destino de las semillas en el suelo La variación general en la reproducción de los árboles del 2003 al 2004 se refleja en la cantidad de frutos marcados bajo la copa, y en el número de árboles con frutos. En el año 2003 se marcaron 260 frutos (maduros e inmaduros) de 11 árboles, mientras que en el año 2004 se marcaron 157 frutos en seis árboles. La diferencia en la cantidad de frutos no afecta la proporción de semillas depredadas o germinadas en el suelo, sino que hay un aumento en la proporción de semillas no encontradas, o que permanecieron intactas en el mismo sitio al cabo de un año (Figura 8).

Los resultados de la regresión logística muestran que el año tuvo un efecto significativo en el destino de una semilla en el suelo. Cuando se compara el destino final de una semilla en el año 2003 respecto al año 2004, la probabilidad de depredación para una semilla aumentó en el 2004 (razón de verosimilitud=0,503; IC 95%=0,256-0,989), la probabilidad de permanencia o germinación aumentó en el 2004 (razón de verosimilitud=0,230; IC 95%=0,126-0,417), y la probabilidad de que una semilla se extraviara fue mayor en el 2003 (razón de verosimilitud=4,188; IC 95%=2,540-6,905). Se puede concluir que el principal efecto de la variable año sobre el destino de los frutos resultó en un aumento de los frutos extraviados en el 2003, y en el aumento de los frutos remanentes en el 2004.

No hubo un efecto significativo de la distancia al árbol materno sobre el destino de la semilla, pero la probabilidad de depredación de una semilla aumenta con la densidad local de éstas (razón de verosimilitud=1,236; IC 95%=1,023-1,494).

La figura 8 muestra que el evento más frecuente fue el extravío del fruto (50-80%), seguido de la remanencia del fruto después de un año (8-30%), la depredación (10-14%) y la germinación (1.5-1.9%) resultaron eventos poco comunes.

Durante el tiempo que se le dio seguimiento a las semillas de *C. costarricense*, se encontró que pueden permanecer intactas y viables en el suelo hasta un año. Se obtuvo un 50% de germinación en una muestra de 15 frutos (semilla + endocarpo) que se recuperó un año después de haber sido marcados en el suelo del bosque. La cubierta seminal leñosa que protege la semilla resulta ser muy resistente al agua, y a los hongos e insectos, que usualmente consumen la pulpa oleaginosa dejando el endocarpo leñoso intacto.

Establecimiento de las plántulas A lo largo del tiempo de estudio se marcó un total de 304 plántulas en el área bajo la copa de siete individuos adultos. Un 57% de las plántulas se marcaron en el área de un sólo individuo (identificado como ASO), mismo individuo que tiene el 50% de los ingresos en cada uno de los censos. El establecimiento de las plántulas ocurre a lo largo del año, y durante el lapso de estudio se reconocen dos picos de ingresos, el primero en Julio del 2004 y el segundo en Diciembre del 2003 (Figura 9). Los dos picos de establecimientos coinciden con el inicio y el final de la época lluviosa, respectivamente, pero no hay relación aparente con la época de fructificación. El porcentaje de muertes, obtenido del número máximo de plántulas presentes en el período correspondiente, aumenta

durante el período de Enero a Abril del 2005, que coincide con la estación seca y **con el** ingreso y densidad máximas de plántulas reportadas durante el estudio. El establecimiento de plántulas en el área bajo la copa del árbol ASO inició en un claro de luz que se formó entre Setiembre y Octubre del 2003, el claro está contiguo al adulto y traslapando con el área bajo la copa. A partir de este momento comenzó un incremento en la curva de acumulación de reclutas (Figura 9).

Entre Marzo y Julio del 2004 la densidad de plántulas en el área bajo la copa alcanzó un máximo de **2.7 individuos** por hectárea, al término del estudio la densidad de plántulas quedó en 2 individuos por hectárea (Cuadro 1). El número de ingresos de plántulas por hectárea de muestreo llegó a valores máximos en Diciembre del 2003 y Julio del 2004, mientras que las tasas de mortalidad máximas se observaron durante la época seca en Enero y Abril del 2005 (Cuadro 1).

El ámbito de tiempo de vida registrado para la población de estudio de plántulas es de 48 a 590 días, límite inferior para las plántulas que quedaron vivas al término del estudio. La cantidad de luz y la distancia al árbol madre no afectaron el tiempo de vida de las plántulas (luz: $LRT=1.67; gl=1; p=0.2$; distancia: $LRT=1.58; gl=1; p=0.21$). Sin embargo, una condición de dosel cerrado con *ausencia parcial o total de luz indirecta o directa, disminuye el tiempo de vida de una plántula* ($LRT=6.02; gl=1; p=0.01$).

Durante el tiempo de estudio la muestra de plántulas estuvo en un ámbito de tamaño de 4.2-122.3 cm. de altura, la tasa promedio de crecimiento anual de un plántula de *C. costaricense* en el área bajo la copa es de 11.3 cm./año ($DE=30.3$). La cantidad de luz o el tiempo de vida (en días) afectaron la tasa de crecimiento de *las plántulas, pero el tamaño inicial de la plántula tuvo un efecto negativo en la tasa de crecimiento de la plántula* ($LRT= 5.995; gl=1; p=0.0143$). Al parecer las plántulas más pequeñas crecen más rápido, y la tasa de crecimiento disminuye cuando se alcanzan los 50 cm de altura (Figura 12). En varias ocasiones se encontró una plántula quebrada por una rama caída, que en el siguiente censo **había** vuelto a desarrollar hojas, por lo que **hubo** datos de crecimiento negativo. La **probabilidad** de sobrevivencia de una plántula al primer año es 50%, y al cabo de **dos años** disminuye a 30% (Figura 11).

Análisis químico de los frutos La pulpa de los frutos maduros tienen el mayor porcentaje de grasa en peso seco con 62.7%, seguido de 30% en las semillas. En la pulpa de los frutos inmaduros se encontró 49% de grasa, y la **cáscara** de los frutos es la parte que tiene menos aceite con menos de 1% en peso

seco, sin importar el estado de madurez. La composición del aceite de la pulpa de un fruto maduro se presenta en el Cuadro 2 en una tabla comparativa que incluye varios aceites de carácter comercial. El ácido oleico seguido del ácido palmítico son los principales compuestos del aceite de la pulpa de *C. costaricense*.

Discusión

Caryocar costaricense se puede describir como una especie con un ciclo reproductivo anual que ocurre durante la época seca. Aparentemente el recambio de follaje determina el inicio de la fase reproductiva en *C. costaricense*, y precede la formación de botones florales en los adultos. Esta fase decidua está ausente en los individuos no reproductivos, y el cambio de follaje ocurre de manera gradual. A diferencia de otras especies deciduas de bosque lluvioso que se reproducen sin hojas, *C. costaricense* completa su follaje durante la producción de los botones florales (Frankie *et al.* 1974, Heidenman 1989). Se observó que en cada una de las fases reproductivas el grado de sincronización entre los individuos de la población de estudio cambió de un año a otro.

Todavía no se puede hacer una descripción detallada de la fauna asociada a las flores y frutos de *C. costaricense*. Basado en la similitud morfológica de la especie en estudio y *C. brasiliense*, se esperaba que las flores de *C. costaricense* fueran visitadas por murciélagos (i.e. nectarívoros) y mariposas nocturnas (Sphingidae y Noctuidae) (Gribel y Hay 1993). Todavía queda por probar si la martilla funciona como polinizador para esta especie, ya que no hay referencias de que esa especie esté cumpliendo esa función en árboles tropicales. Sin embargo, las visitas diurnas de pájaros en las flores que se mantienen en la copa pueden resultar importantes en la polinización. Melo (2001) reporta que las flores de *C. brasiliense* todavía tienen néctar en la mañana siguiente, menos volumen de néctar pero con mayor concentración de azúcar, y son visitadas por aves que pueden resultar potenciales polinizadores.

La producción de frutos en la población de estudio de *C. costaricense* estuvo concentrada en un grupo de cinco de los once individuos, éstos mismos árboles mantuvieron su dominancia reproductiva a lo largo de los tres años de estudio. En este estudio se determinó que la variación entre años en la producción de frutos a nivel de población está determinada por la variación en la fecundidad de los individuos que dominan la reproducción (Figura 5). Esta conclusión es posible obtenerla a partir del registro del comportamiento individual (árbol) en la

producción de frutos, a diferencia de otros estudios que han documentado la variación en la fructificación a nivel de población, y fallan en describir el comportamiento individual (Herrera 1998, Herrera *et al.* 1998, De Steven y Wright 2002). En el caso de *C. costaricense* la producción de frutos aumenta con el incremento en el diámetro los individuos, y la capacidad máxima de producción se concentra en los individuos de más de 100 cm de DAP (Fisher y Dos Santos 2001, Gaudje *et al.* 2003, Zuidema y Boot 2002). Sin embargo, los individuos que dominan la fructificación no corresponden con los diámetros máximos dentro de la población (Figura 7). En varias especies se ha observado que hay una disminución en la tasa crecimiento y en la asimilación de carbono asociada al tamaño del árbol, que resulta en una reducción del vigor y la productividad del individuo (Mencuccini *et al.* 2005).

Barrantes *et al.* (1999) reportan que la tala de *C. costaricense* es selectiva hacia los individuos de mayor tamaño. El DAP promedio de corta reportado en zonas de aprovechamiento (110 cm.), corresponde con la clase diamétrica que presenta la mayor producción de frutos en la población de estudio en El Remanso. De acuerdo con esta información se confirma que en los planes de aprovechamiento forestal dentro de la Península de Osa se estuvo sustrayendo los individuos de *C. costaricense* con mayor capacidad reproductiva dentro de la población, dejando como semilleros individuos con baja producción de frutos. Para reforzar este argumento, Barrantes *et al.* (2003) reportaron que la densidad de plántulas de *C. costaricense* en las áreas alteradas por la tala selectiva era menor que en las poblaciones dentro del bosque intacto, aún cuatro años después de una extracción de madera.

La tasa de mortalidad de las semillas resultó asociada positivamente por la densidad local de frutos, pero no por la proximidad al árbol madre. Los porcentajes de mortalidad de semillas en el suelo reportados para árboles tropicales están en el ámbito de 30-75% (Lambert 2002, Wyatt y Silman 2004), y superan el rango de 10-14% encontrado en *C. costaricense*. Los rastros de depredación que hay en los frutos en el suelo corresponden en su mayoría a la depredación por la lapa roja, que ocurre en la copa del árbol. Sin embargo, la mayor parte de la cosecha de los frutos de *C. costaricense* están siendo removidos o enterrados del suelo, este evento se puede explicar en parte como el resultado de factores físicos como lluvia, erosión del suelo, producción de mantillo, etc., pero también pueden estar actuando dispersores y depredadores atraídos a un fruto de alta calidad nutritiva. Por otro

lado, la tasa de ingresos en los alrededores del árbol ASO indica que un número alto de frutos están quedando alrededor del adulto, ya sea por ausencia de depredación o de dispersión secundaria.

Las semillas de *C. costaricensis* pueden permanecer viables en el suelo del bosque hasta por un año, y tiene la capacidad de germinar en cualquier momento en el transcurso de ese tiempo. Esta población remanente viene a formar un banco de semillas en el suelo del bosque que proporciona establecimientos potenciales a lo largo del año. Aparentemente, la germinación de estas semillas en el suelo se activa por efecto de la luz. En *C. brasiliensis* se encontró que las semillas entran en un estado de dormancia que dificulta su germinación (Araujo 1994). Dombroski *et al.* (1998) obtuvieron una media de 68.3% de germinación al remover el endocarpo leñoso de las semillas. No hay mucha literatura que documente este proceso en otras especies tropicales, se sabe que las semillas de *Manilkara bidentata* que sobreviven los primeros seis meses en el suelo después de la caída tienen una germinación retrasada de 10-12 meses (Forget *et al.* 2001). Las semillas de *Bertholletia excelsa* permanecen viables hasta tres años en el suelo del bosque mientras se descompone la cubierta leñosa del fruto, el pico de germinación ocurre durante el segundo año (Zuidema y Boot 2002).

Durante el estudio se obtuvieron las siguientes observaciones que respaldan la existencia de un banco de semillas en poblaciones de *C. costaricensis*:

- A pesar de que el destino de las semillas desaparecidas es incierto, la distribución del ingreso de plántulas en el tiempo y el espacio indica que una gran parte de estas semillas están quedando en el suelo del bosque en ausencia de depredación o dispersión secundaria. Entre Setiembre 2003 y Marzo del 2004, el número de plántulas establecidas en el individuo ASO superó al número de frutos encontrados en el suelo durante ese año, y ninguna de las plántulas establecidas correspondió con alguno de los frutos marcados en el evento de fructificación anterior.

- El establecimiento de plántulas ocurre durante todo el año en bajas densidades, y pueden haber episodios de reclutamiento masivo que ocurren en épocas del año alejadas de la fase de fructificación (Figura 9).

- Las semillas que se colectaron del suelo del bosque un año después de su producción, tenían el endocarpo intacto. Estas empezaron a germinar dos semanas después de que se colocaron en un espacio abierto similar a un claro de luz, y el porcentaje de germinación fue del 50%. Con esto se prueba que la semilla puede

mantenerse viable mientras el endocarpo leñoso se mantenga intacto y la proteja de hongos u otros depredadores.

Las implicaciones de la existencia de un banco de semillas en el suelo son relevantes para la regeneración de las poblaciones de árboles en el bosque, se ha determinado que los bancos de semillas pueden ser importantes reservorios de semillas en sitios que han sido alterados por extracción de madera, más que las semillas que se encuentran sobre el suelo (Chapman y Chapman 1997). En el caso de *C. costaricense* la existencia de un banco de semillas en el suelo puede compensar por la ausencia de individuos adultos, o eventualmente la extracción de éstos de la población.

No se determinó que la sobrevivencia de las plántulas fuera afectada por efecto de la densidad o distancia a conespecíficos (Clark y Clark 1984). A excepción del árbol ASO el establecimiento de plántulas en cada individuo fue muy escaso, esto impidió determinar el efecto de la densidad local en la mortalidad de las plántulas. La única tendencia que se notó fue el incremento de la mortalidad que coincidió con el incremento en la densidad acumulada de plántulas. No se logró determinar otras causas de mortalidad en las plántulas de *C. costaricense* más que la ausencia de luz (dosel cerrado) (Augsburger 1984), y ramas que quiebran las plántulas al caer. Los individuos de *C. costaricense* (plántulas, juveniles y adultos) tienen la capacidad de rebrotar de ramas caídas, las plántulas quebradas por ramas regeneran en cuestión de meses e introducen gran variación en la tasa de crecimiento anual. A lo largo de tres años de estudio se encontraron al menos cuatro individuos de 2-4 m de altura creciendo de rebrotes. Para los objetivos de este estudio, es importante incluir este dato para explicar como ocurre la regeneración de los individuos en condiciones naturales, y ya que si este evento ocurre con frecuencia se debe incluir como un factor más que está afectando el reclutamiento de individuos dentro de la población.

A pesar de que se estimó una tasa de crecimiento de 11,3 cm./año en individuos de hasta 1 m de altura, no se encontró un factor extrínseco a la plántula que estuviera afectando el crecimiento de éstas. La baja densidad de plántulas que ingresan a la población cada año (Cuadro 1), cada una con una probabilidad de sobrevivencia de 30% a los dos años de vida, reflejan la escasez de individuos en las clases de 1-10 m de altura (obs. pers.). Esta información se va utilizar más adelante para realizar análisis demográficos que pueden revelar con más precisión el comportamiento de los individuos por clases de tamaño, permitiendo hacer

predicciones del impacto de la extracción en la distribución de tamaños de una población (Boot y Gullison 1995).

El análisis químico de los frutos de *C. costaricense* mostró que la pulpa de los frutos tiene una composición de ácidos grasos similar a los frutos de otras especies en *Caryocar* sp. que son consumidas localmente como *C. brasiliense* y *C. villosum* (Handro & Barradas 1971, Alfaro-Calvo 1990, Friedhelman *et al.* 1997; Cuadro 2). Las concentraciones de ácido oleico y linoleico de la pulpa de los frutos de *C. costaricense* son similares a aquellas encontradas en el aceite de oliva y aceite de girasol. Debido a estas propiedades los frutos de *C. costaricense* se perfilan como un producto apto para el consumo humano.

Sin embargo *C. costaricense* presenta características en su reproducción que requieren de más investigación (extracción de aceites, germinación) que permitan que la cosecha de frutos resulte una actividad económicamente viable (Pereira y Pedroso 1982, Miranda 1986, Zuidema 2000). Todavía existe la posibilidad de utilizar el producto a nivel local, ya que se puede extraer la grasa de la pulpa sin dañar la cubierta leñosa que protege la semilla (obs. per.), de manera que se éstas se pueden devolver al banco de semillas en el bosque. Sin embargo la limitante más importante para el aprovechamiento de los frutos de *C. costaricense* es la baja producción de frutos por árbol, rasgo muy diferente al otras especies del mismo género como *C. brasiliense*.

Recomendaciones para regular el aprovechamiento de C. costaricense La descripción de la estrategia reproductiva de *C. costaricense* que se presenta en este estudio corresponde a una población que ha sufrido pocas alteraciones de origen antropogénico, la densidad local de la especie es una de las más altas en su rango de distribución dentro de la Península de Osa (4 individuos de más de 60 cm. DAP/ha), lo que indica que es una zona que reúne condiciones óptimas para esta especie. Se espera que en las áreas donde ha habido extracción de madera de *C. costaricense* haya una variación con un efecto negativo en la regeneración de las poblaciones, respecto a los resultados obtenidos en este estudio.

En Costa Rica la ley forestal 7575 permite la corta del 50% de los individuos de más de 60 cm. de DAP, con lapsos de 15 años entre los períodos de corta. En una población de *C. costaricense* la disminución en la densidad de adultos implica una disminución del ingreso de semillas al suelo del bosque y al banco de semillas, consecuentemente ocurre una disminución en la densidad de plántulas establecidas, que son los potenciales reclutas para la población. La estrategia de manejo bajo la

cual se ha estado extrayendo la madera de *C. costaricense* posiblemente está eliminado los individuos que aportan más frutos a la población, y este efecto se acentúa en los sitios con densidades de adultos tan bajas como 0.5-1 individuo por hectárea, donde ya naturalmente la regeneración es más difícil por la abundancia de individuos reproductivos.

Aunque la apertura de claros en el bosque remanente puede favorecer la germinación de las semillas que se mantienen en el suelo (Forget *et al.* 2001), el balance neto de estas tendencias demográficas parece ser negativo para esta especie, ya que en promedio la densidad de plántulas *C. costaricense* en bosques alterados por tala selectiva es 50% menor a la de sitios no alterados (Barrantes *et al.* 2003).

Para disminuir el impacto que las prácticas actuales están provocando sobre la regeneración de las poblaciones remanente de *C. costaricense*, se sugiere modificar los parámetros de corta en los siguientes aspectos: 1) eliminar el porcentaje de corta permitido que rige actualmente, y determinar un porcentaje que sea proporcional a la densidad de adultos presentes, y al estado de la población en el sitio. 2) Identificar y vedar los individuos que dominan la producción de frutos dentro de la población objetivo, en caso de que éstos vayan a ser extraídos se debe asegurar al menos cinco temporadas de alta fructificación antes de la extracción, para compensar la ausencia con frutos que queden remanentes en el suelo del bosque, e idealmente favorecer el establecimiento de plántulas en el sitio de la extracción. 3) Bajar el diámetro promedio de corta utilizando equitativamente todo el ámbito de diámetros de los individuos de la población, siempre y cuando se respete las indicaciones del punto 2. 4) Se debe alargar el tiempo entre períodos de corta, los 15 que dicta la ley actual no son suficientes para que haya reclutamiento de juveniles en la población. El lapso entre cortas debe ser mayor al tiempo máximo estimado para que un individuo llegue a un estadio con una probabilidad de mortalidad cerca de cero. Existe la posibilidad de establecer varios sectores de aprovechamiento y rotarlos por temporadas, para que siempre haya un sitio con recurso disponible, y mientras el resto está en regeneración.

La calidad nutritiva de la pulpa de los frutos de *C. costaricense* le da el potencial para ser utilizados como un PFNM. Si la baja disponibilidad de frutos en el suelo del bosque resulta una limitante para que el recurso tenga una salida económicamente viable, entonces se debe idear una estrategia para que el recurso sea de consumo local. La resistencia del endocarpo leñoso permite que se haga una

extracción artesanal del aceite de la pulpa (Barbosa da Silva *et al.* 2001) sin dañar la semilla, que puede ser devuelta posteriormente al bosque, o invernaderos. En la región de Osa el turismo extranjero le puede dar un valor agregado a los productos autóctonos, y a la vez se minimiza el volumen del producto requerido. Además, todavía quedan por explorar más propiedades químicas en la pulpa del fruto de *C. costaricense* que han resultados ser relevantes en otras especies de *Caryocar* sp., contenido de proteínas, carbohidratos y aminoácidos, y vitaminas entre otros.

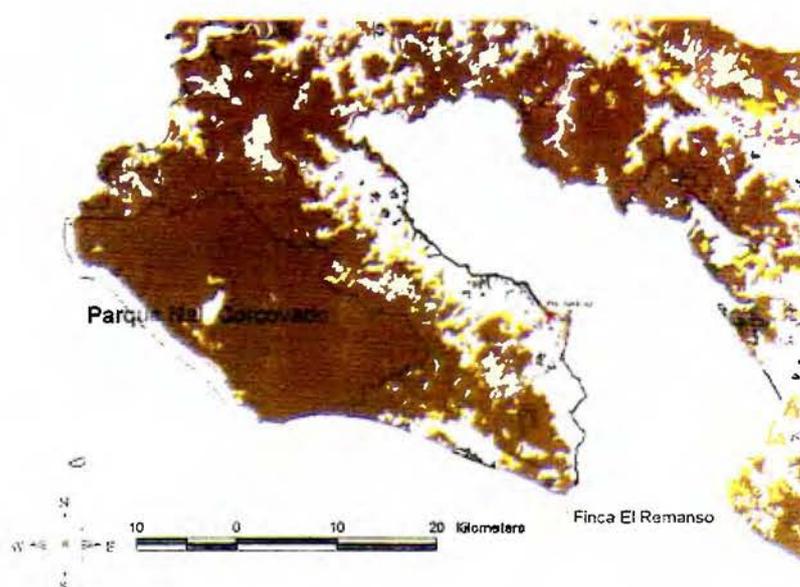


Figura 1. Mapa de la cobertura forestal de Península de Osa en el año 1995. La Finca El Remanso se ubica en Punta Matapalo ($8^{\circ}23'11''$ N, $83^{\circ}78'26''$ W), parte del Refugio de Vida Silvestre Osa. EL color verde corresponde a la cobertura por bosques maduros y de sucesión avanzada; el amarillo corresponde a pastizales y el rojo son pueblos; el blanco son nubes y agua.

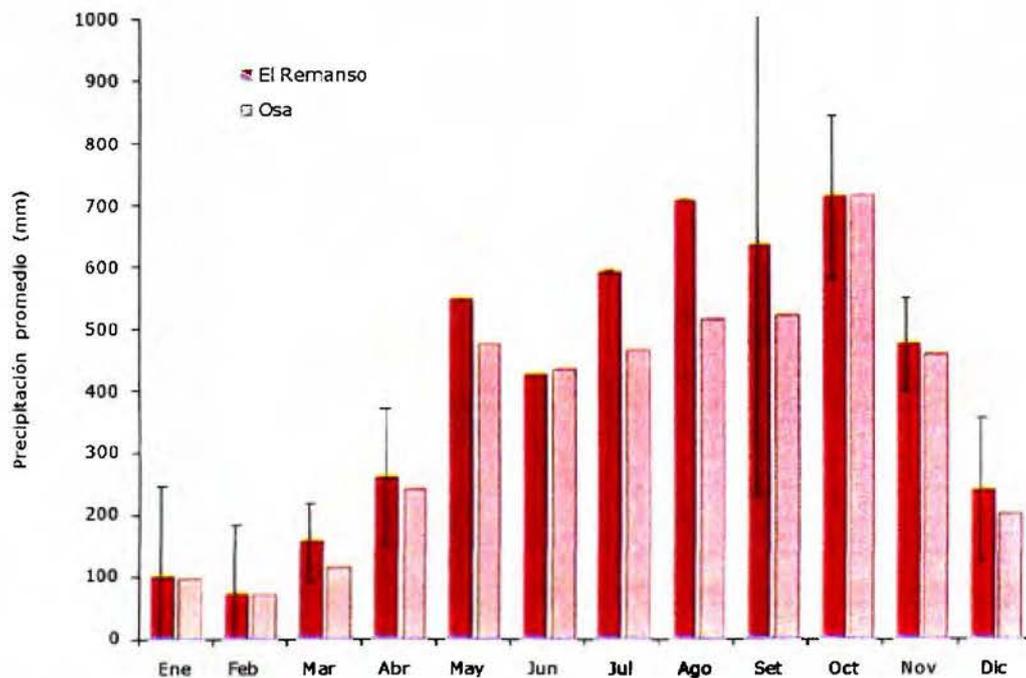


Figura 2. Precipitación promedio (mm) en la Finca El Remanso durante los años de estudio (2003-2005) y el promedio de precipitación (mm) de tres estaciones en la Zona Sur: Rincón de Osa, Río Claro y Palmar Sur (Instituto Meteorológico de Costa Rica). Las líneas son desviaciones estándar para los meses en que hubo datos en más de un año.

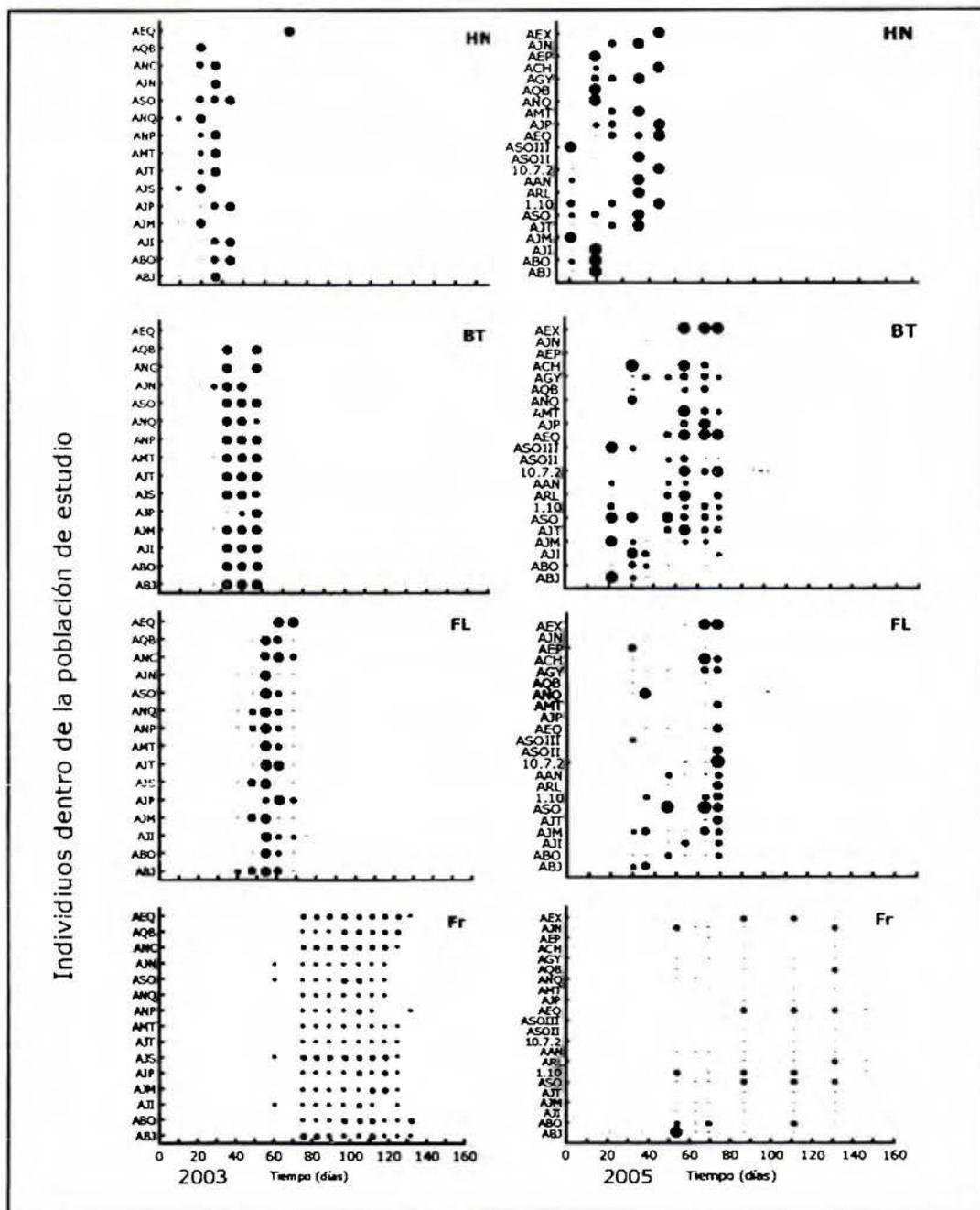


Figura 3. Patrón fenológico de las fases reproductivas de *C. costaricense* en dos años (2003-2005). En cada gráfico el eje Y muestra cada individuo de la población de estudio, el eje X es el período de observación en días que va del 1^{ro} de Diciembre al 9 de Mayo. Cada punto es una observación para cada árbol, el tamaño del punto es porcentaje de cobertura de la copa.

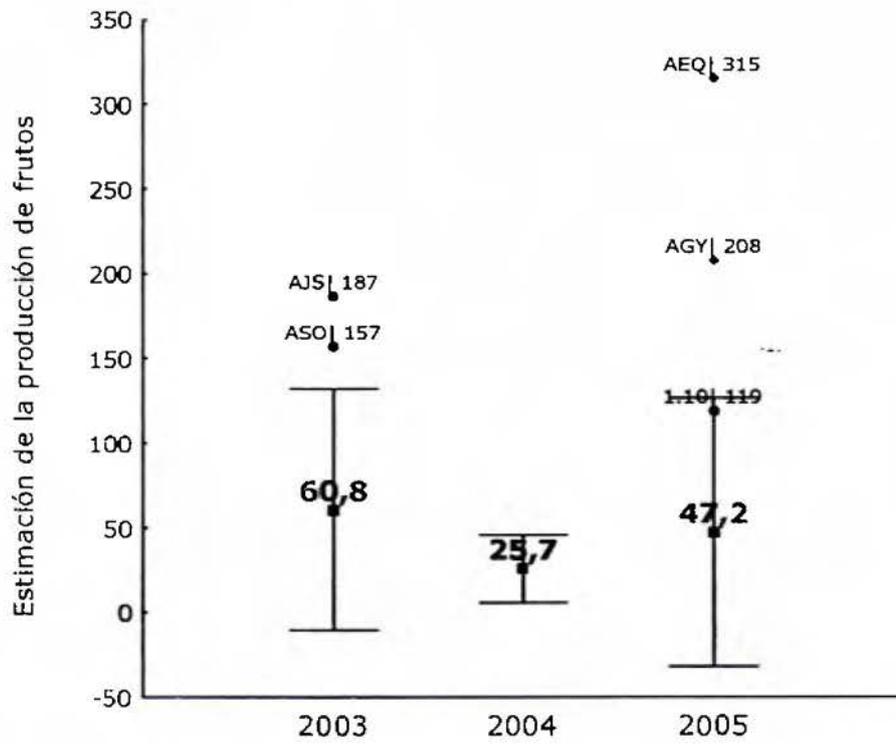


Figura 4. Promedio (\pm DE) del número de frutos por individuo en cada año de estudio (2003-2005). Se incluyen los individuos con registros máximos de frutos con valores sobresalientes (puntos) y extremos (rombos) con respecto al promedio.

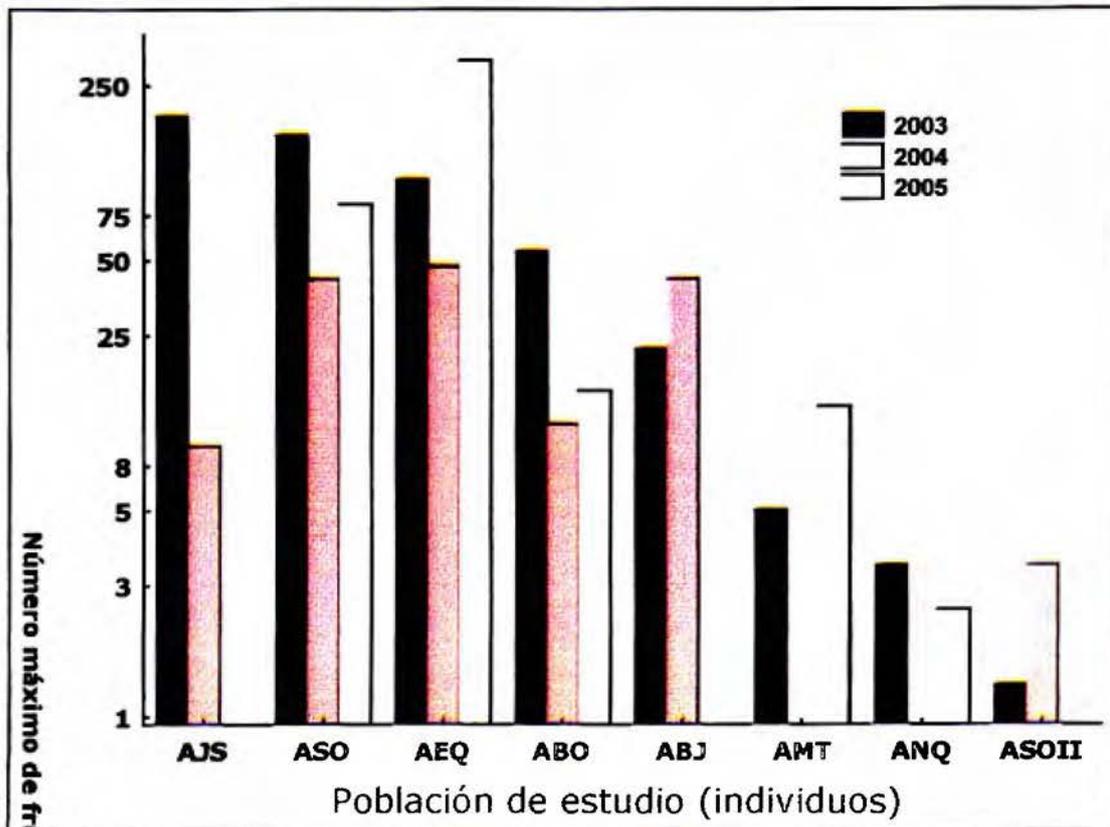


Figura 5. Conteo máximo individual de frutos en el área bajo la copa para cada uno de los años de estudio (2003-2005). La muestra incluye los árboles con más de dos años de datos. Las barras ausentes en ABJ-2005 y ASOII-2005 indican que no produjeron frutos, mientras que en AMT-2004, ANQ-2004, AJS-2005 no hubo observaciones.

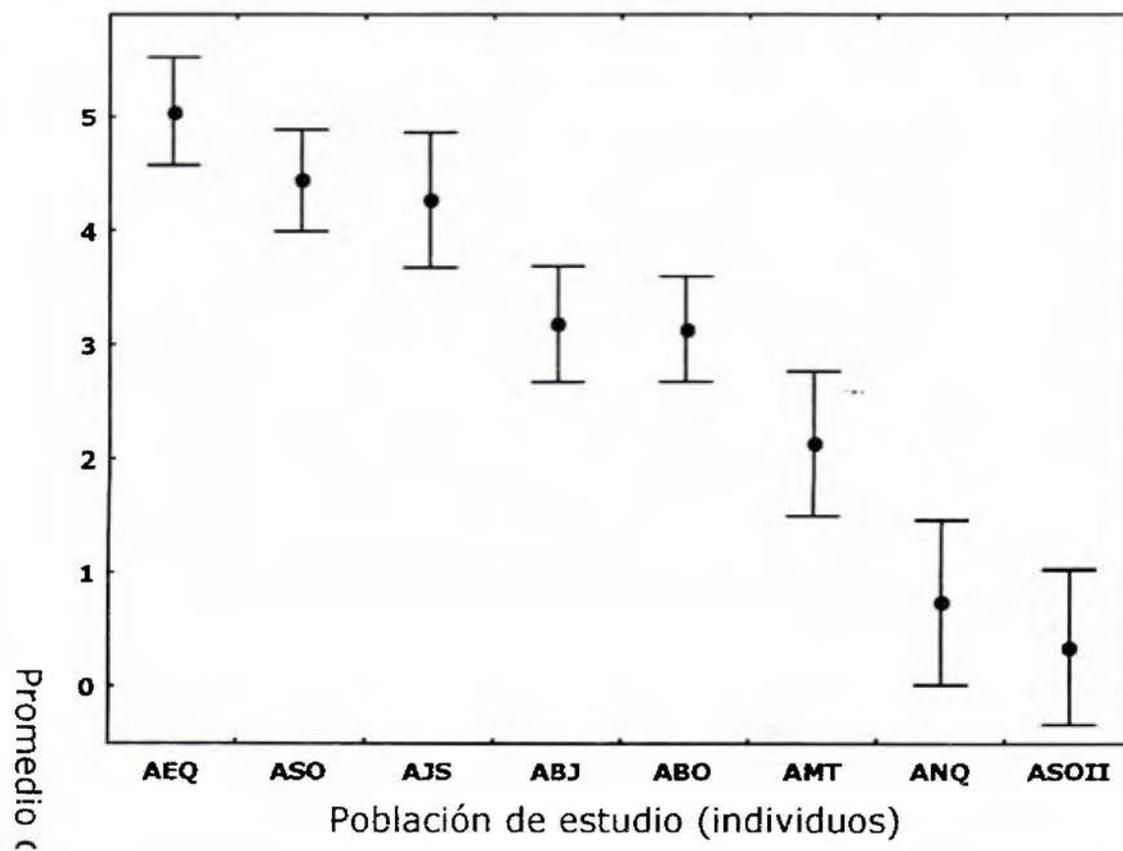


Figura 6. Promedio de cuadrados mínimos ("Least Squares Means") de la producción de frutos (\pm EE) obtenido del análisis de regresión (Proc GENMOD, SAS 1999). El promedio de la producción de frutos de los árboles AMT, ANQ y ASOII fue menor que el resto de la población ($p < 0,0001$).

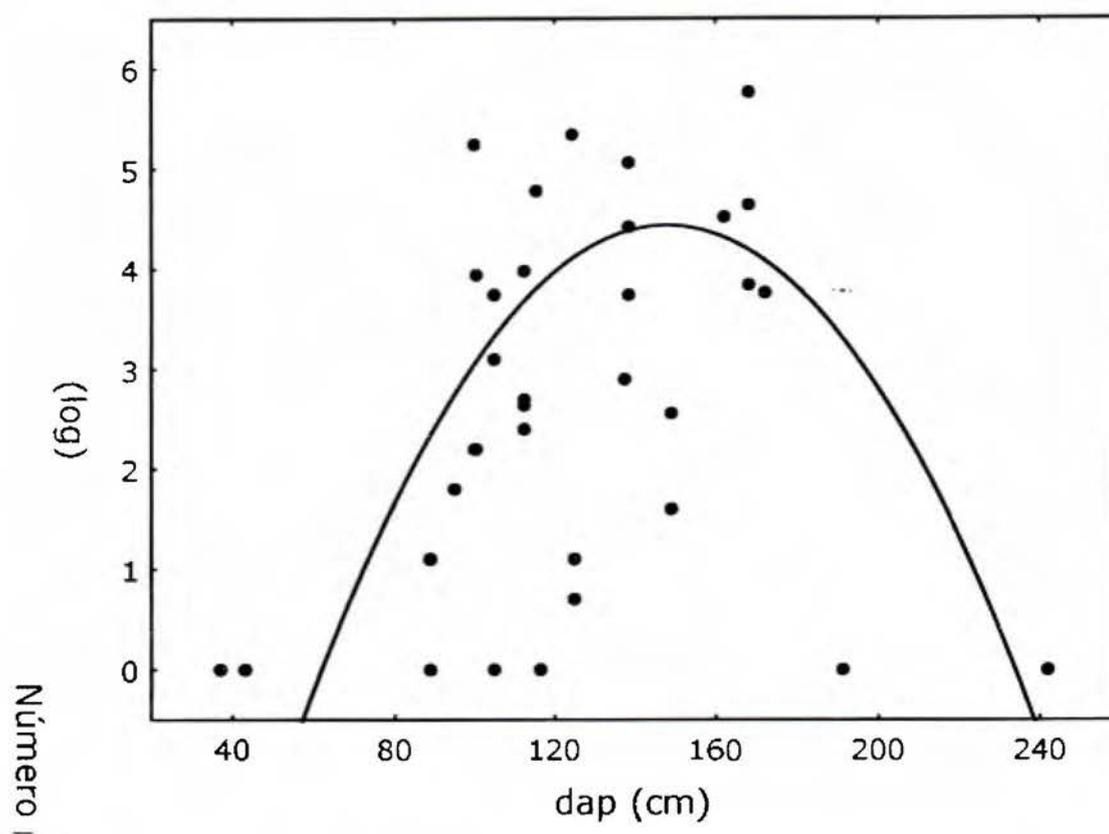


Figura 7. Regresión del conteo máximo de frutos sobre el dap. El modelo se ajusta a una ecuación cuadrática ($\log y = -8,69 + 0,1775(x) - 0,0006(x^2)$). Cada punto representa un individuo de *C. costaricense* de la población en estudio. No se encontró efecto de autocorrelación entre individuos con conteos en dos o más años.

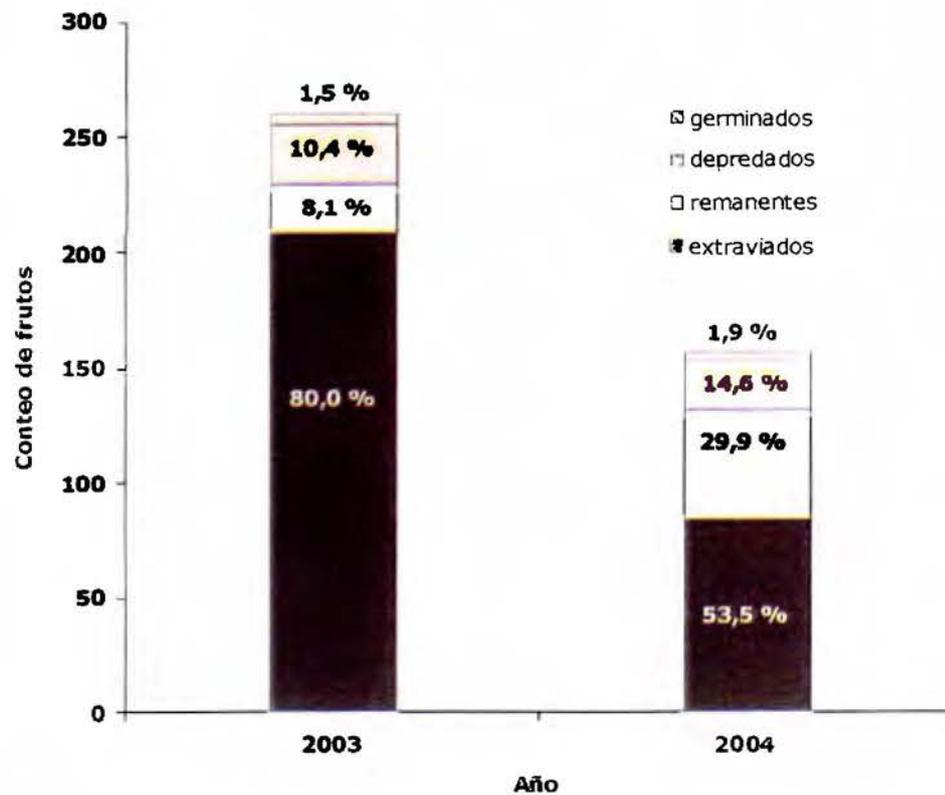


Figura 8. Porcentaje de frutos marcados bajo la copa en cada categoría de destino final: germinados, remanentes, depredados y no encontrados. En el año 2003 se marcaron 260 frutos en 11 árboles, en el año 2004 se marcaron 157 frutos en seis árboles.

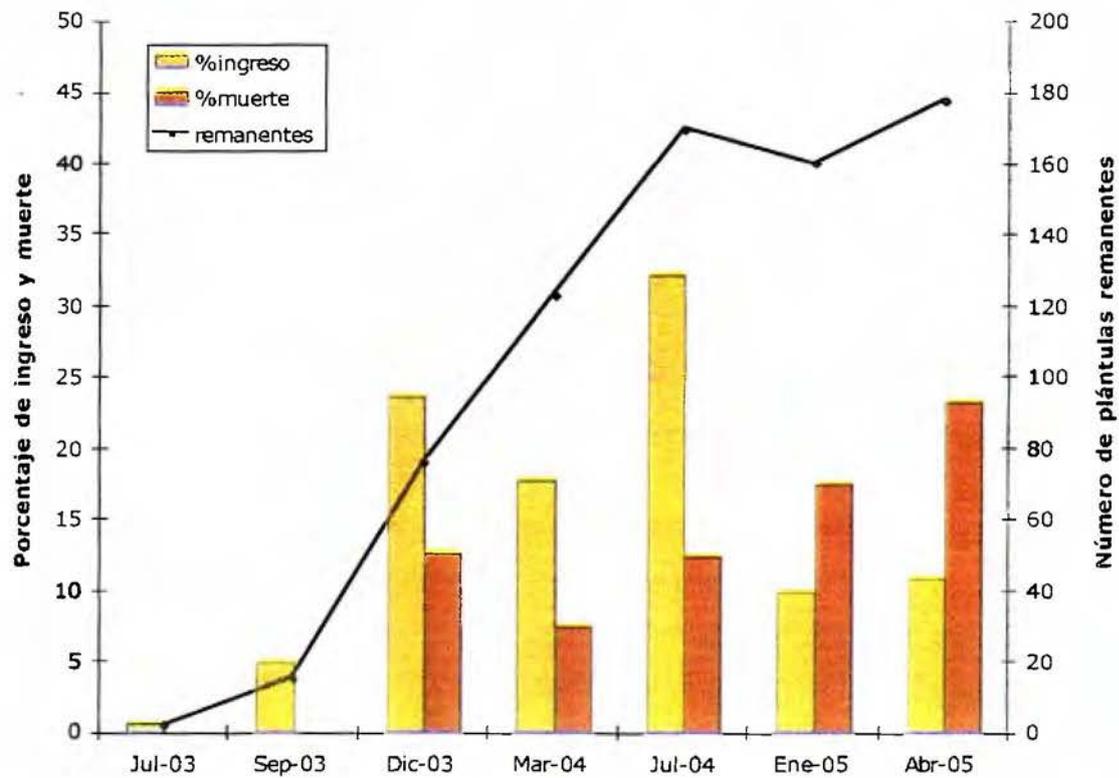


Figura 9. Distribución del ingreso de plántulas como un porcentaje del total de plántulas marcadas durante el estudio. Porcentaje de mortalidad del total de plántulas en cada fecha. La línea indica el número de plántulas remanentes acumulado en cada período.

Cuadro 1. Densidad de plántulas por hectárea (ha) registradas como ingreso, muerte o remanentes, durante el lapso de estudio, de Julio 2003 a Abril 2005. El número entre paréntesis indica el número de individuos revisados en el período respectivo. El número de plantas acumuladas en la fecha i se obtuvo de la fórmula: $\text{remanente}_i = \text{remanente}_{i-1} + \text{ingresos}_i - \text{muertes}_i$

Fecha	Ingreso	Muerte	Remanente	has muestreadas (# árboles)
Jul-03	0,03	0,00	0,03	0,75 (6)
Sep-03	0,20	0,00	0,20	0,75 (6)
Dic-03	0,82	0,13	0,86	0,88 (7)
Mar-04	0,61	0,11	1,40	0,88 (7)
Jul-04	1,3	0,38	2,71	0,63 (5)
Ene-05	0,4	0,54	2,55	0,63 (5)
Abr-05	0,38	0,61	2,02	0,88 (7)

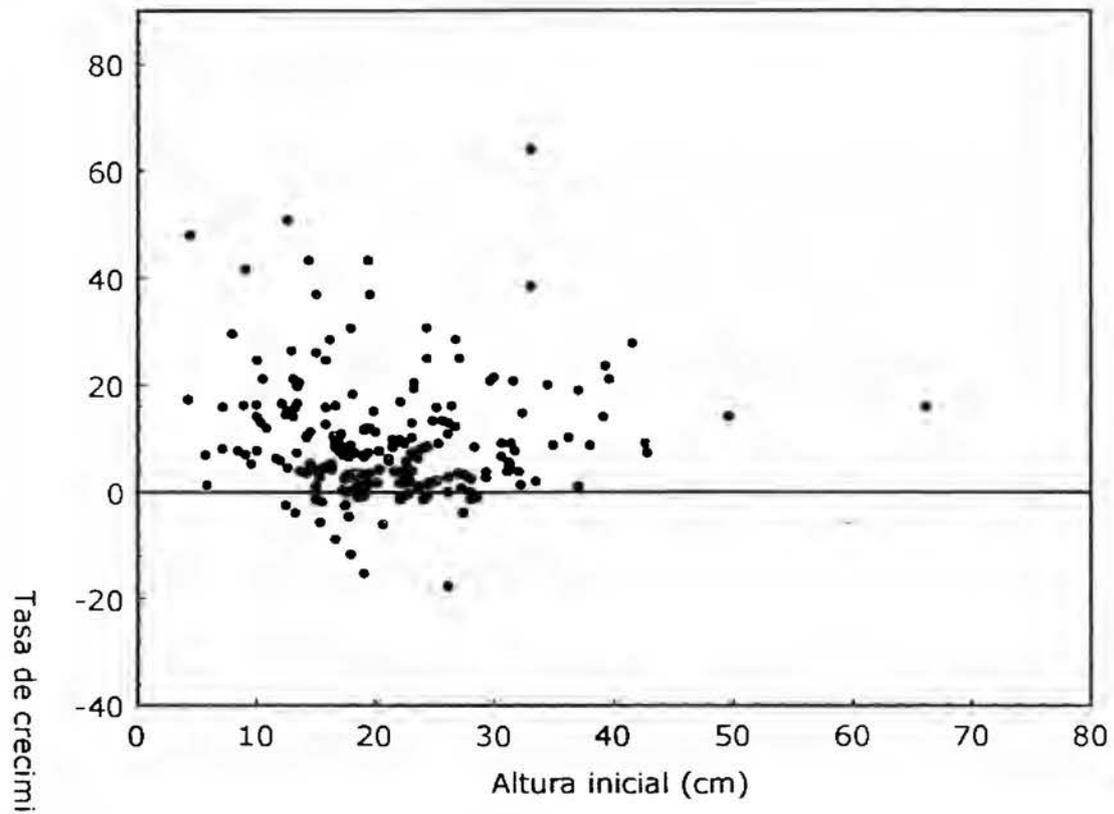


Figura 10. Regresión del crecimiento anual (cm/año) de una plántula sobre la altura inicial (cm) de la misma. Cada punto representa una plántula marcada en el área bajo la copa ($n=304$). Las plántulas más pequeñas tienen tasas de crecimiento más altas (LRT: 5,995; $gl=1$; $p=0.0143$). El gráfico no incluye dos individuos que tuvieron tasas de crecimiento anual extremas: -94.0 cm y 402.7cm.

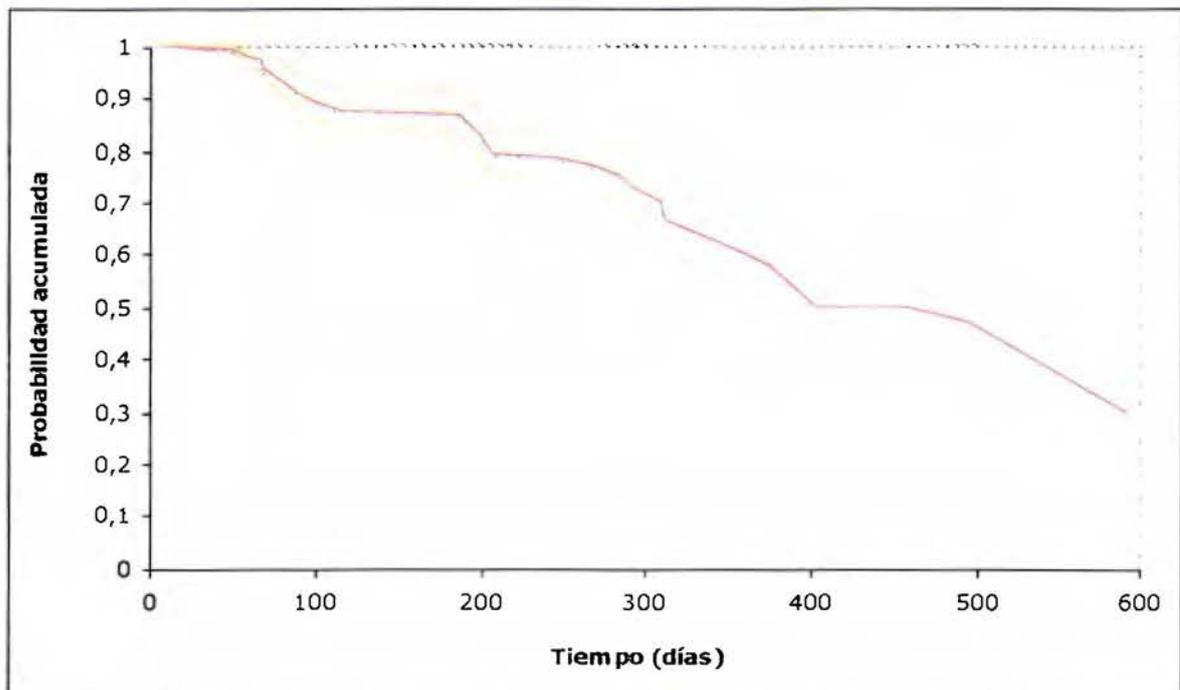


Figura 11. Curva de probabilidad de supervivencia de una plántula (individuos de altura menor a 122 cms) de *C. costaricense* (azul) en el tiempo. El intervalo de confianza de 95% (línea verde) no es mostrado para toda la curva por falta de información en algunos periodos.

Cuadro 2. Composición de los ácidos grasos en la pulpa de los frutos de *C. costaricensis* (negrita), y comparación con la composición de ácidos grasos de varios productos de uso comercial. El número entre paréntesis es la referencia del dato.

Fuente	<i>C. costaricensis</i>	<i>C. coriazeum</i> (1)	<i>C. brasiliense</i> (2)	<i>C. villosum</i> (3)	<i>C. brasiliense</i> (4)	Aceite de oliva (5)	Semillas de girasol (6)	Aceite de maíz (7)	Aceite de soya (7)	Aceite de coco (7)	Aceite de palma (8)
Acido graso	% pulpa	% pulpa	% pulpa	Pulpa (g/100g)	Pulpa (g/100g)	%	%	%	%	%	%
Palmitoílico	2,39	0,18	1,6-1,7	0,1	2,1						0-2,5
Palmitico	38,6	27,63	39,9	33,5	34,4			12,8	10,3	7,6	8-13
Esteárico	11,1	1,06	0,7-1,2	0,59	1,8			2,4	4,1	2	2-5
Láurico		0,18	0,1							46	
Mirístico		0,36	0,3						0,071	17	-
Oléico	42,36	56,34	52,0-54,0	29,5	57,4	55-85	55-75	30,2	39,3	7	17-26
Linoléico	1,18	5,2	2,0-3,5	0,52	2,8	9	26	54	42,2	1,9	2-20
Linolénico		4,42	1,0-1,2	0,003	1	0-1,5		0,9	3,5		<1
Araquiaico		1,82									<0,5
Aracaico											
Caprónico			0,8							0,7	
Caprílico			0,1							10	
Cáprico			0,1							6,6	
Saturados					36,2		9				
Insaturados					63,8						

- 1 Thomaz-Lima, M., Arraes-Maia, G., Lima-Guedes, Z.B. & Ferreira-Oriá, H. 1981. Composição de ácidos graxos da fração lipídica do piqui (*Caryocar coriazeum* wittm). Cien. Agron., 12(1/2): 93-96.
- 2 Handro, W. & Barradas, M.M. 1971. Sobre os óleos do fruto e da semente de pequi - *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae). Anais do 3o. Simposio sobre o Cerrado. Sao Paulo. Ed. Blucher/EDUSP. Pp. 110-113.
- 3 Friedhelman, M., Andrade, E.H. & Maia, J.G. 1997. Chemical composition of the fruit pulp of *Caryocar villosum*. Z Lebensm Unters Forsch A, 204:442-444.
- 4 Barbosa da Silva, D., Silva da, J.A., Vilela-Junqueira, N.T. & Miranda de Andrade, L.R. 2001. Frutas do Cerrado. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 178pp.
- 5 <http://www.oliveoilsource.com/olivechemistry.htm>
- 6 <http://www.sunflowerusa.com/oil/default.asp?contentID=43>

7 Alfaro-Calvo, T. 1990. Composición de ácidos grasos y contenido de colesterol en aceites y grasas de consumo en Costa Rica. Trabajo Final de Graduación para el grado de Licenciatura en Tecnología de Alimentos, Universidad de Costa Rica. 113pp.

Bibliografía

- Aldrich, P.R. & J.L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of Pasture Trees in a Fragmented Tropical Forest Mosaic. *Science* 281: 103-105.
- Alfaro-Calvo, T. 1990. Composición de ácidos grasos y contenido de colesterol en aceites y grasas de consumo en Costa Rica. Trabajo Final de Graduación para el grado de Licenciatura en Tecnología de Alimentos, Universidad de Costa Rica. 113pp.
- Allison PD. 1995. *Survival analysis using the SAS system: a practical guide*. Cary, NC: SAS Institute.
- Araujo, F.D. 1994. The ecology, ethnobotany and management of *Caryocar brasiliense* Camb. Around Montes Claros, MG, Brasil. Oxford University Press, Oxford, EUA. 175p.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6):1705-1712.
- Barbosa da Silva, D., Silva da, J.A., Vilela-Junqueira, N.T. & Miranda de Andrade, L.R. 2001. *Frutas do Cerrado*. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 178pp.
- Barrantes, G., E. Fuchs, J. Lobo & T. Maldonado. 2003. Análisis de la distribución geográfica y de la capacidad de regeneración de *Caryocar costaricense* y *Peltogyne purpurea* ante los planes de manejo forestal en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa. Informe preparado para el Area de Conservación Osa, Puntarenas, Costa Rica.
- Barrantes, G., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997-1999 en la Península de Osa: cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Informe para la Fundación Cecropia, Pto. Jiménez, Puntarenas, Costa Rica. 94 p.
- Boot, R. y R.E. Gullison. 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological applications* 5(4):896-903.
- Chapman, C.A. y L.J., Chapman . 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29:396-412.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*. 124(6): 769-788.

- Condit, R., S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 64(4):419-439.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En P.J. Boer y G.R. Gradwell (eds.) *Dynamics of populations*, Oosterbook, 1970. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. Pp:289-310.
- Connell, J.H. y P.T. Green. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81(2):568-584.
- De Oliviera, M.M., B. Gilbert & W.B. Mors. 1968. Triterpenes in *Caryocar brasiliense*. *As. Acad. Brasil. Cienc.* 40 (4): 451-452.
- De Stevens, D. y S.J. Wright. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. *Ecology* 83(8):2315-2327.
- Dombrosky, J.L.D., R. Paiva y I.P. de Camargo. 1998. Efeito de escarificacao sobre a germinacao do pequizeiro (*Caryocar brasiliense* Camb.). *Rev. Brasileira de Fruticultura* 20(1):68-73.
- Fischer, E. y F.A.M. Dos Santos. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:903-909.
- Forget, P., J.M. Rankin-de Merona y C. Julliot. 2001. The effects of forest type, harvesting and stand refinement on early seedling recruitment in a tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:593-609.
- Fournier L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Frankie, G., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Friedhelman, M., Andrade, E.H. y Maia, J.G. 1997. Chemical composition of the fruit pulp of *Caryocar villosum*. *Z Lebensm Unters Forsch A*, 204:442-444.
- Guariguata, M. R., H. Arias-La Claire y G. Jones. 2002. The seed fate in a Logged Fragmented forest landscape, northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34(3):405-415.

- Guedje, N.M., J Lejoly, B Nkongmeneck y WB Jonkers. 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management* 177:231-241.
- Guraiguata, M.R., J.J. Rosales Adame y B. Finegan. 2000. Seed Removal and fate in two selectively logged lowland forest with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4):1046-1054.
- Hall J., D. J. Harris, V. Medjibe, P. M. S. Ashton. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183: 249–264.
- Handro, W. & Barradas, M.M. 1971. Sobre os oleos do fruto e da semente de pequi - *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae). *Anais do 3o. Simposio sobre o Cerrado*. Sao Paulo. Ed. Blucher/EDUSP. Pp. 110-113.
- Hartshorn, G.S. 1991. *Caryocar costaricense*, pp 210-211. In D.H. Janzen (ed.): *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Heidenman, P.D. 1989. Temporal and Spatial Variation in the Phenology of Flowering and Fruiting in a Tropical Rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- Herrera, C.M. 1998. Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us?. *Oikos* 82(3):612-616.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián y A. Traveset. 1998. Annual Variability in Seed Production by Woody Plants and the Masting Concept: Reassessment of Principles and Relationship to Pollination and Seed Dispersal. *The American Naturalist* 152(4): 576-594.
- Holdridge, L.R., L.J. Poveda & Q. Jiménez. 1997. *Arboles de Costa Rica*. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 522 p.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104:501-528.
- Jiménez, J.J. 1996. Diagnóstico del mercado de madera de la Península de Osa. Informe de consultoría para la Fundación Neotrópica. Paginación irregular. San José, Costa Rica.
- Jiménez, Q. 1999. Arboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. Vol II actualizado y ampliado. Instituto Nacional de Biodiversidad. San José, Costa Rica. p187.

- Lambert, J.E. 2002. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and post-dispersal seed fate, pp 365-379. In D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti (ed): Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.
- Marx, F., E.H. Andrade y J.G. Maia. 1997. Chemical composition of the fruit pulp of *Caryocar villosum*. Z Lebensm Unters Forsch 204: 442-444.
- McCarthy, B.C. y J.A. Quinn. 1989. Within-and among-tree variation in flower and fruit production in two species of *Carya* (Juglandaceae). Amer. J. Bot. 76(7):1015-1023.
- McHargue, L.A. & G.S. Hartshorn. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. Turrialba 33: 399-404.
- Melo, C. 2001. Diurnal visiting of *Caryocar brasiliense* Cämb. In Central Brasil. Rev. Brasil. Biol. 61(2): 311-316.
- Mencuccini, M., J. Martínez-Vilalta, D. Vanderklein, H. A. Hamid, E. Korakaki, S. Lee y B. Michiels. 2005. Size-mediated ageing reduces vigour in trees. Ecology Letters 8(11):1183.
- Michael-Arnold, J.E. y M. Ruiz-Pérez. 2001. Can non-timber forest products match tropical forest conservation and development objectives? Ecological Economics 39:437-447.
- Miranda, J. de S. 1986. Contribucao ao estudo da cultura do piqui (*Caryocar* sp.) propagacao e concentracao de nutrientes. Tese Mestrado, Areia, PB:UFPB. 103p.
- Moegenberg, S. 2002. Harvest and management of forest fruits by humans: Implications for fruit-frugivore interactions, pp 479-494. In D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti (ed): Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.
- Pereira, A.P. y L.M. Pedroso. 1982. Influencia da profundidade de semadura na germinacao e vigor das mudas de *Caryocar villosum* (Caryocaraceae). Silvicultura em Sao Paulo, Sao Paulo, v. 16-A, pt. 2, p. 1100-1104.
- Peres, C.A. y C. Baider. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southwestern Amazonia. Journal of Tropical Ecology 13:595-616.
- Peres, C.A., C. Baider, P. A. Zuidema, L.H.O. Wadt, K.A. Kainer, D.A.P. Gomes-Silva, R.P. Salomao, L.L. Simoes, E.R.N. Franciosi, F.C. Valverde, R. Gribel, G.H. Shepard Jr., M. Kanashiro, P. Coventry, D.W. Yu, A.R. Watkinson, R.P.

- Freckleton. 2003. Demographic Threats to the Sustainability of Brazil Nut Exploitation. *Science* 302:2112-2115.
- Plumptre, A.J. 1996. Changes following 60 years of selective timber harvesting in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Forest ecology and Management* 89:101-113.
- Prance, G.T. 1976. Caryocaraceae. pp 541-546. In: R. E. Woodson y R. W. Shery (eds): *Flora of Panama*. Ann. Missouri Bot. Garden. 63(3, part 6).
- Quesada, F.J., Q. Jiménez, N. Zamora, R. Aguilar & J. González. 1997. Arboles de la Península de Osa. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica. p.412.
- SAS Institute. 1999. SAS user's guide: statistics. Release 6.10. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Seng, H.W., W. Ratnam, S.M. Noor, M.M. Clyde .2004 .The effects of timing and method of logging on forest structure in Peninsular Malaysia. *Forest Ecology and Management* 203:209-228.
- Sist, P., D. Sheil, K. Kartawinata, H. Priyadi. 2003. Reduced- impact logging in Indonesian Borneo: some results confirming the need for new silvicultural prescriptions. *Forest Ecology and Management* 179: 415-427.
- Sothers, C.A. y M.A.D. de Souza. 1999. Caryocaraceae. In J.E.L.S. Ribeiro (ed.) *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. pp 236-237
- Stokes, M.E., C.S. Davis y G.G. Koch. 2000. *Categorical data analysis using the SAS system*, 2nd ed. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Thomaz-Lima, M., Arraes-Maia, G., Lima-Guedes, Z.B. & Ferreira-Oriá, H. 1981. Composição de ácidos graxos da fração lipídica do piquí (*Caryocar coriazeum* Wittm). *Cien. Agron.*, 12(1/2): 93-96.
- Uhl, C. y I.C. Guimarães-Vieira. 1989. Ecological impact of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from Paragominas Region of the state of Pará. *Biotropica* 21(2):98-106.
- Webb, E.L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowlands swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95:117-129.
- Webb, E.L. 1999. Growth ecology of *Carapa nicaraguensis* Aublet. (Meliaceae): Implications for natural forest management. *Biotropica* 31:102-110.

- White, G.C. y R.E. Bennetts. 1996. Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology*, 77(8):2549-2557.
- Wyatt, J.L. y M.R. Silman. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140:26-35.
- Zuidema, P.A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. PROMAB Scientific Series 2, PROMAB - Riberalta, Bolivia.
- Zuidema, P.A. y R.G.A. BOOT. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 18: 1-31.