

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIO DE POSGRADO DE BIOLOGIA

**AUTOECOLOGIA DE**  
***Elaeagia uxpanapensis* D. Lorence (Rubiaceae),**  
**EN LA RESERVA BIOLÓGICA ALBERTO MANUEL BRENES,**  
**SAN RAMON, COSTA RICA.**

Tesis sometida a la consideración del Programa de Estudios de Posgrado en la Escuela de  
Biología para optar al grado de Magister Scientae

Liz María Brenes Cambroneró

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

1999

## DEDICATORIAS

A mis hijos Ronald y Elena y a mi esposo Ronald por su amor, comprensión y apoyo.

A mi padre de grata memoria, a mi madre y hermanos.

A las madres que amamantan.

## AGRADECIMIENTOS

**A la Universidad de Costa Rica y muy especialmente a la Sede de Occidente, por la beca otorgada para realizar estos estudios.**

A José Francisco D'Stéfano, Director de Tesis, maestro y amigo.

Al Dr. Luis A. Fournier, siempre con consejos sabios, magistrales y amables.

Al MSc. Ricardo Soto, por su calidad en sus valiosas sugerencias, y su contribución como lector y Miembro del Comité de Tesis.

A la M.Sc. María Isabel Morales por su cuidadosa, responsable y valiosa revisión a la tesis y por representar el Sistema de Estudios de Posgrado de Biología.

Al Dr. Gerardo Avalos por aceptar representar al Sistema de Estudios de Posgrado.

A mi esposo MSc. Ronald Sánchez P. por su orientación e increíble ayuda en las labores de campo.

A la Fundación Idea Wild, por financiar el equipo para escalar los árboles.

A los estudiantes Sr. Allan Artavia por su ayuda en el campo, así como a Sr. Erick Montero, por escalar los árboles y recolectas de frutos.

A Eugene Cambroner por su ayuda en informática.

A Denis Salas de la Escuela de Geografía por su ayuda en la elaboración de los mapas de distribución espacial de la especie en estudio.

A Centro de Investigaciones Agronómicas, por los análisis de suelos.

A Centro de Microscopía Electrónica, por las facilidades brindadas en las fotografías de microscopía electrónica.

A todas aquellas personas que contribuyeron con la realización de este trabajo.

“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 Scientae”.

Gerardo Avalos Rodríguez, Ph. D.  
Representante de la Decana  
Del Sistema de Estudios de Posgrado



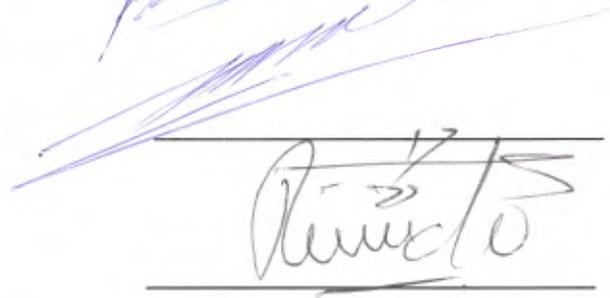
---

José Francisco Di Stéfano Gandolfi, Ph. D.  
Director de Tesis



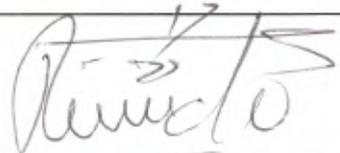
---

Luis A. Fournier Origgi, Ph. D.  
Miembro del Tribunal



---

Ricardo Soto Soto, M.Sc.  
Miembro del Tribunal



---

María Isabel Morales Zurcher, M.Sc.  
Representante Del Programa de  
Maestría de Biología



---

Liz María Brenes Cambronero.  
Sustentante



---

## INDICE GENERAL

DEDICATORIAS .....	II
AGRADECIMIENTOS .....	III
HOJA DE APROBACION .....	IV
INDICE GENERAL .....	V
RESUMEN .....	VI
LISTA DE CUADROS .....	VIII
LISTA DE FIGURAS .....	X
INTRODUCCION.....	2
REVISION DE LITERATURA.....	6
DESCRIPCION DEL SITIO .....	30
METODOLOGIA .....	34
Suelos .....	34
Estructura de población de <i>E. uxpanapensis</i> .....	34
Daños y epifilia .....	35
Ramets .....	36
Distribución espacial de ejes de <i>E. uxpanapensis</i> .....	37
Fenología .....	37
Frutos.....	38
RESULTADOS .....	41
Análisis de Suelos .....	41
Estructura de población <i>E. uxpanapensis</i> .....	42
Daños y epifilia .....	44
Ramets .....	48
Distribución espacial de ejes de <i>E. uxpanapensis</i> .....	57
Fenología .....	57
Caída de Follaje .....	60

Brotos Foliare	60
Floración	63
Fructificación	65
Frutos	71
<b>DISCUSION</b>	<b>82</b>
<b>Análisis de Suelos</b>	<b>82</b>
<b>Estructura de población</b>	<b>83</b>
<b>Daños y epifilia</b>	<b>87</b>
<b>Ramets</b>	<b>89</b>
<b>Distribución espacial de ejes de <i>E. uxpanapensis</i></b>	<b>91</b>
<b>Fenología</b>	<b>93</b>
Caída de Follaje	93
Brotos Foliare	95
Floración	96
Fructificación	98
Frutos	99
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>101</b>
<b>RECOMENDACIONES</b>	<b>104</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	<b>105</b>

## RESUMEN

Se estudió *E. uxpanapensis* D. Lorence, "madroño" (Rubiaceae) en un radio de 1 km en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica, árbol emergente que alcanza hasta 45 m de altura y diámetro a la altura de pecho (DAP) de hasta 1.40 m. La densidad total media (en dos parcelas de una ha cada una) de todas las clases diametrales fue de 1.03/100 m<sup>2</sup>. Sus ejes menores a 1.5 m representan el 60.3% de la población estudiada (parcela 1, n: 94; parcela 2, n:85) Su frecuencia fue de 49% y su cobertura promedio de 6.5%. El madroño puede crecer en pendientes de hasta 52% y reproducirse vegetativamente a partir de ejes caídos o ramas desprendidas que abren claros en el bosque y posteriormente forman ramets (p1, 0.8 y p2, 0.3 ramets/100 m<sup>2</sup>). Las plántulas presentaron daños por herbivoría, presencia de hongos, "daños mecánicos" y yemas dañadas, según su altura. No se encontró una correlación significativa entre el número de ramets en cada rama, con la biomasa disponible en las mismas ( $r:-0.0006$ , n:18, ns). La distribución de los adultos de esta especie es aleatoria (Distancia promedio al vecino más cercano en p1 de 14.26m, 1.07, n:15, en p2 de 15.33m, 1.34, n:18) y agrupada en plántulas y juveniles. La caída de follaje y brotes foliares mostró ser continua, y la floración y fructificación fue supranual y prolongada. En general el comportamiento fenológico pareció no estar asociado con los factores climáticos analizados. Su flor es monoica con estigma bifido, papilas multicelulares, numerosos rudimentos seminales, aunque cada fruto dehiscente capsular sólo produce dos semillas. Sus frutos colectados a una altura promedio de 27 m tenían una longitud de 0.8 hasta 4 mm de largo, de ancho de 1 a 3.9 mm y de peso fresco de 0.0002 a 0.0215 g y más del 95% tenían perforaciones, probablemente debidas a un gorgojo (*Eulechriof sp.* nueva especie) al ovopositar. Se estimó que un 98% de las semillas fueron dañadas o destruidas y la presencia de epifruto, en la última fructificación observada.

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Escala con su porcentaje respectivo para las etapas fenológicas: caída de follaje (CF), brotes foliares (Br), floración (Fl) y Fructificación (Fr) (Fournier, 1974). Además esta escala empleada en herbivoría (HB), hongos (H), epifilia (EP), mecánicos (DM), en plántulas. Marzo 1998, REBAMB .....	40
Cuadro 2. Análisis de suelo de las parcelas 1 y 2 en la REBAMB. 1998 .....	41
Cuadro 3. Retención de humedad en las parcelas 1 y 2. REBAMB, 1998 .....	41
Cuadro 4. Análisis de textura, en las parcela 1 y 2 de la REBAMB. 1998.....	42
Cuadro 5. Porcentaje de plántulas de <i>E. uxpanapensis</i> con daños (herbivoría, hongos, epifilia y daños mecánicos y epifilia, en la parcela 1 (P1, n:70) y parcela 2 (P2, n:38). REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	47
Cuadro 6. Correlación entre daños (herbivoría, hongos, pifilia, años mecánicos y número de yemas dañadas) y epifilia con la altura de plántulas de <i>E. uxpanapensis</i> (Parcela 1, n: 70; parcela 2, n: 38, 1%) REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	48
Cuadro 7. Número de ejes, número de ejes con ramets, total de ramets y gran total de ejes y ramets de <i>E. uxpanapensis</i> , en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998 .....	56
Cuadro 8. Número de ramets por ejes caídos o ramas desprendidas con dos o más ramets de <i>E. uxpanapensis</i> en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998 .....	56

Cuadro 9. Media y Desviación estándar (DE) del largo, ancho y peso fresco De os frutos de <i>E. uxpanapensis</i> durante las cinco colectas, durante la tercer fructificación observada de agosto a diciembre 1997. REBAMB, Costa Rica .....	80
Cuadro 10. Número de total de frutos observados con epifruto (n: 1000) de <i>E. uxpanapensis</i> , julio a diciembre 1997. REBAMB, Costa Rica. ....	80

## LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Ubicación del área de estudio, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, San Ramón, Alajuela, Costa Rica, 1998 .....	32
Fig. 2. Temperatura (C), humedad relativa (%) y precipitación (mm) promedio de 10 años de la Estación Meteorológica Bella Vista, La Balsa, San Ramón, Costa Rica. Total en precipitación 3195 mm.....	33
Fig. 3. Temperatura (C), precipitación (mm) y luz ( $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) promedio de la REBAMB. Total en precipitación 5320 mm. 1996 .....	33
Fig. 4. Número acumulativo de ejes de <i>E. uxpanapensis</i> , cada $100 \text{ m}^2$ , de todas las clases diametrales, en las dos parcelas 1 y 2 de una ha . REBAMB, 1997-1998 .....	45
Fig. 5. Porcentaje de plantas de <i>E. uxpanapensis</i> en cada categoría de altura-diámetro, en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998 .....	45
Fig. 6. Porcentaje de plántulas de <i>E. uxpanapensis</i> , según su altura, menores a 1.5 m de altura, en cada categoría diamétrica, en las dos parcelas. REBAMB, Costa Rica. 1998.....	46
Fig. 7a y b. Ramas de <i>E. uxpanapensis</i> con brotes foliares, seis semanas después de caer al suelo de la REBAMB, Costa Rica. 1998 .....	50
Fig. 8. Rama desprendida de <i>E. uxpanapensis</i> con raíces. REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	51
Fig. 9a y b. Eje vivo de <i>E. uxpanapensis</i> con abundantes brotes aéreos en su propio fuste y b. uno de esos brotes es ya un ramet, que ancló en un árbol de otra especie, pero con raíces que anclarán en el suelo. REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	53
Fig. 10. Dos ramets pequeños de <i>E. uxpanapensis</i> creciendo sobre un tocón caído de la misma especie. REBAMB, Costa Rica 1998 .....	54

Fig. 11. Ramet de <i>E. uxpanapensis</i> de 3 m de altura creciendo sobre el mismo tocón de la Fig. 9. REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	55
Fig. 12. Distribución de <i>E. uxpanapensis</i> en la parcela 1, REBAMB .....	58
Fig. 13. Distribución de <i>E. uxpanapensis</i> en la parcela 1, REBAMB .....	59
Fig. 14. Dendrofenograma de <i>E. uxpanapensis</i> (n: 13) de marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica .....	60
Fig. 15. Caída de follaje de los ejes 1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15 promedio total de la población observada (n: 13) de <i>E. uxpanapensis</i> , marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica .....	61
Fig. 16. Correlaciones lineales entre 1: caída de follaje, 2: brotes, 3: floración y 4: fructificación (n: 13) y humedad relativa, precipitación y temperatura, en <i>E. uxpanapensis</i> REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	60
Fig. 17. Brotes de los ejes 1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15 y promedio total de la población observada (n: 13) de <i>E. uxpanapensis</i> , marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica .....	62
Fig. 18. Floración de los ejes 1, 2, 3, 4, 7 y 12 y promedio total de la población observada (n: 13) de <i>E. uxpanapensis</i> , árbol 15 no floreció. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB .....	64
Fig. 19. Racimos de flores subopuestos en la inflorescencia de <i>E. uxpanapensis</i> , REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	66
Fig. 20. Flor de <i>E. uxpanapensis</i> , estigma bifido. Tomada con microscopio electrónico (ME) de barrido. 1998 .....	67
Fig. 21. Corte transversal de ovario con numerosos rudimentos seminales, de <i>E. uxpanapensis</i> , Costa Rica, 1998 .....	68
Fig. 22. Estambres de <i>E. uxpanapensis</i> , foto tomada en ME de barrido. Costa Rica, 1998 .....	69

Fig. 23. Granos de polen germinando de <i>E. uxpanapensis</i> encontrados en el estigma de la flor. ME. Costa Rica .....	69
Fig. 24. Fructificación de los ejes 1, 2, 3, 4, 7 y 12 y promedio total de la población observada (n: 13) de <i>E. uxpanapensis</i> , árbol 15 no floreció. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB Costa Rica 1998 .....	70
Fig. 25. Fruto de <i>E. uxpanapensis</i> , aproximadamente 2 mm de largo. Foto tomada al microscopio de luz(ML). Costa Rica, 1998.....	72
Fig. 26. Mínimos y máximos del largo del fruto (mm) de <i>E. uxpanapensis</i> , durante las cinco colectas(n: 1000). 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB.....	73
Fig. 27. Mínimos y máximos del ancho del fruto (mm) de <i>E. uxpanapensis</i> , durante las cinco colectas(n: 1000). 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica .....	73
Fig. 28. Mínimos y máximos de peso (g) fresco de frutos (n: 1000) de <i>E. uxpanapensis</i> , durante las colectas. 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica.....	74
Fig. 29 a. y b. Fruto de <i>E. uxpanapensis</i> con perforaciones de entrada de gorgojo. b. acercamiento de una perforación de entrada (ME). REBAMB, Costa Rica, 1998 .....	76
Fig. 30. Porcentaje de frecuencia de daños, según categoría, de los frutos de <i>E. uxpanapensis</i> , durante los cinco muestreos. Del 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica .....	74
Fig. 31a. y b. Gorgojo <i>Eulechriof</i> sp., depredador de semillas de <i>E. uxpanapensis</i> (ME), b. mitad de fruto y el gorgojo (ML). REBAMB, Costa Rica, 1998.....	77
Fig. 32a. y 32b. perforación de salida del gorgojo, en el fruto de <i>E. uxpanapensis</i> . REBAMB, Costa Rica, 1998.....	78
Fig. 33. Semilla de <i>E. uxpanapensis</i> , ya dañada. REBAMB, Costa Rica, 1998.....	81
Fig. 34. Hepática foliosa <i>Lepidoleujenea</i> y cianoficea creciendo como epifruto, en <i>E. uxpanapensis</i> (ME), diciembre, 1998. REBAMB, Costa Rica.....	81

Fig. 34. Hepática foliosa *Lepidoleujenea* y cianofícea creciendo como epifruto, en *E. uxpanapensis* (ME), diciembre, 1998. REBAMB, Costa Rica. ....81

## INTRODUCCION

En Costa Rica las políticas de reforestación en el pasado se orientaron sólo hacia la siembra de especies exóticas, tanto en plantaciones comerciales como en la restauración de bosques (Fournier y Herrera de Fournier 1977). De preferencia se plantaron teca, pino, melina, ciprés y eucalipto.

Uno de los factores que se señalan para seguir esas políticas de reforestación, es la supuesta mayor cantidad de conocimientos silviculturales y autoecológicos que se tienen acerca de estas especies, en comparación con las nativas. Sin embargo, sólo entre el 54% y 70% de los proyectos de reforestación son exitosos (Fundación Neotrópica 1988; 1991), lo que demuestra que para la mayoría de las especies utilizadas todavía existe una inadecuada selección del sitio, persisten malos manejos en el vivero, hay una baja calidad de la semilla o aparecen plagas no contempladas inicialmente, entre otros. Así como descuido en el mantenimiento de las plantaciones en los primeros años.

En la actualidad, como alternativa se está impulsando el uso de especies nativas maderables para reforestación (CATIE 1989, MIRENEM 1989), por lo que se estimula las investigaciones tanto autoecológicas como silviculturales básicas. Esto se ha impulsado con el fin de subsanar el conocimiento casi nulo que se tiene de éstas (Nichols y González 1991: Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Forestales Nativas 1992)

Sin embargo, debido a la pérdida de hábitat por deforestación y sobre-explotación de los bosques de Costa Rica (casi siempre, los árboles maderables se explotan sin tomar en cuenta ningún criterio ecológico), las poblaciones de muchas especies maderables se reducen drásticamente al punto de encontrarse en la categoría de amenazadas o en peligro de extinción (Jiménez 1993)

Por lo tanto, es urgente realizar el máximo esfuerzo para estudiar los diferentes aspectos de la vegetación y las especies forestales de los remanentes de bosques naturales que quedan en el país. La deforestación en Costa Rica ha alcanzado niveles tales que alrededor del 70% del territorio se encuentra desprovisto de bosques primarios, los que en su mayoría se localizan en las áreas protegidas (CONIF 1993). Más del 90% de los productos forestales se extraen en Costa Rica del bosque natural (Fournier 1985).

*E. uxpanapensis* D. Lorence (Rubiaceae) o “madroño” (otros miembros de la familia Rubiaceae, también se conocen como madroños) es extraída para ser usada como madera de cuadro, postes y otros (Mora 1995)\* y se ha encontrado en el sur de México y en Costa Rica (Burger y Taylor 1993; Instituto Nacional de Biodiversidad Missouri Botanical Garden 1995). Esta es una especie con potencial maderable, cuenta con fustes rectos de grandes dimensiones y ramificación alta

- 
- Mora, V. Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes. San Ramón Costa Rica. Enero 1995. Comunicación personal

Por ser *E. uxpanapensis* emergente del dosel en el bosque pluvial premontano de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (REBAMB), ha sido tan poco estudiada, que ni siquiera existía una descripción de sus frutos (Burger y Taylor 1993) y por lo tanto de sus semillas.

La REBAMB es parte de la vertiente Atlántica de la Cordillera de Tilarán, Costa Rica, geológicamente pertenece al grupo Aguacate, se caracteriza por ser una zona montañosa, de pendientes abruptas donde los ríos (como San Lorenzo y sus afluentes: San Lorencito, Palmital y Jamaical) han formado profundos cañones (Vargas 1991). La zona central presenta una topografía de lomas aisladas entre cadenas de montañas.

El bosque denso de la REBAMB intercepta las corrientes de vientos húmedos que llegan de barlovento y provocan una intensa precipitación pluvial. Además el aire ascendente lleva un rozamiento superficial sobre la vegetación y origina la formación de estratos y estratocúmulos los que producen lluvias débiles, lloviznas y nieblas (Vargas 1991). Estas condiciones y otras como la temperatura, humedad relativa, suelos de origen volcánico provocan que la REBAMB sea una zona de alta biodiversidad. Ortiz (1991) señala que se han registrado 559 especies de flora, 233 de avifauna, 57 de mastofauna, 25 de herpetofauna, 274 de mariposas. Además se han clasificado especies de flora nuevas como *Passiflora tica*, *Coccoloba liportizii*, *Ocotea morae*, *Ticodendrom icognitum*, el género *Povedadaphne* (Burger 1991) y la familia Ticondendraceae.

Además los bosques de la REBAMB poseen una mezcla interesante de especies que pertenecen a las zonas bajas y altas de Costa Rica (Burger 1991).

Esta investigación pretende aportar aspectos de la autoecología de *E. uxpanapensis* en un bosque pluvial premontano de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, con el fin de contar con bases para que se pueda iniciar ensayos con ésta, como una alternativa más silvicultural para el país. Los objetivos de esta investigación fueron:

1. Determinar la estructura de población de *E. uxpanapensis* en dos hectáreas de bosque pluvial premontano.
2. Estudiar los daños (herbivoría, presencia de hongos, daños mecánicos y número de yemas dañadas) y epifilia en plántulas de acuerdo a su altura.
3. Investigar la distribución espacial de plántulas y juveniles en relación con los árboles padres.
4. Investigar el comportamiento fenológico de la especie en cuanto a caída de follaje, brotes foliares, floración y fructificación.
5. Contribuir en la descripción de sus frutos y semillas.

## REVISION DE LITERATURA

### A. Importancia de los estudios autoecológicos de especies forestales nativas.

Costa Rica tiene una buena reputación internacional de país interesado en conservación, sin embargo, tiene la tasa más alta de deforestación en América Central (Leonard 1987). La Dirección General Forestal declaró que Costa Rica tiene sólo un 29% en cubierta boscosa (Comisión Nacional de Investigación y Desarrollo Forestal 1993; Butterfield 1994).

Más recientemente el Centro de Estudios para el Desarrollo Sostenible (CIEDES), mediante tecnología satelital, metodologías de levantamiento, control de calidad reproducibles y comprobación de campo estimó que Costa Rica posee una cobertura total forestal de 40% del territorio, aunque un 8.7% del territorio no pudo ser interpretado por cobertura de nubes (CCT-CIEDES-CI/FONAFIFO 1998). Estos análisis incluyeron cobertura de bosques primarios, secundarios y plantaciones forestales y se reconoció que el estudio tenía deficiencias ya que existieron errores de clasificación principalmente con los sistemas agroforestales de café (CCT-CIEDES-CI/FONAFIFO 1998) y probablemente silvopastoriles como cañal y pastos.

Una limitación del uso de especies nativas en reforestación es que su información, se limita a aspectos botánicos y dendrológicos (Allen 1956; Pennington y Sarukhan 1968; Holdridge y Poveda 1975; Zamora 1989), no así al conocimiento autoecológico. En la mayoría de especies tropicales existe desconocimiento de patrones de distribución y comportamiento de poblaciones en el bosque, así como de la biología de la reproducción, comportamiento sucesional y estructura vertical (Vílchez 1993).

### **B. Descripción de *E. uxpanapensis*.**

La familia Rubiaceae está constituida por árboles, arbustos, lianas leñosas e hierbas, y está representada por 450 a 500 géneros y cerca de 6000 a 6500 especies ampliamente distribuidas en regiones subtropicales y tropicales; algunas existen en regiones templadas (Niembro Rocas 1992).

El género *Elaeagia* está distribuido en México, América Central, América del Sur tropical y Cuba (Woodson y Schery 1980; Burger y Taylor 1993). Especies de este género son: *E. alterniramosa*, *E. arborea*, *E. asperula*, *E. auriculata*, *E. barbata*, *E. brasiliensis*, *E. cuatrecasasii*, *E. cubensis*, *E. ecuadorensis*, *E. glomiflora*, *E. grandis*, *E. pastoensis*, *E. karsteni*, *E. laxiflora*, *E. magniflora*, *E. maguirei*, *E. mariae*, *E. microcarpa*, *E. mollis*, *E. multinervia*, *E. myriantha*, *E. nitidifolia*, *E. obovata*, *E. ruiz-teranii*, *E. subspicata*, *E. utilis* (Andersson 1992) y *E. uxpanapensis*.

*E. uxpanapensis* se ha encontrado en Costa Rica, en la Cordillera de Tilarán, en el valle del río Peñas Blancas, en la Reserva Forestal de San Ramón (Gómez Laurito 12065 CR) (Burger y Taylor 1993), en la provincia de Alajuela, en la Cordillera de Talamanca (Chacón A. 252), Parque Nacional Braulio Carrillo (Boyle B. 1315) y en la Cordillera de Guanacaste (Penneys D. 570) (Instituto Nacional de Biodiversidad y Missouri Botanical Garden 1995). Más recientemente, el madroño se observó en el bosque nuboso de la cuenca superior del río Cataratas y en la Reserva Los Alpes localizada a 2 km. del cacerío de Bureal de Piedades Sur de San Ramón. Esta especie también se localizó al sur de México (Burger y Taylor 1993).

Burger y Taylor (1993) señalan que *E. uxpanapensis* tiene racimos de flores opuestos subsésiles a lo largo de las ramas de inflorescencias, las flores muy pequeñas y los rudimentos seminales biloculares con placentas nacidas en el septo. El gran tamaño de los árboles, las ramitas jóvenes aplanadas y el domacio ocasional a lo largo de la vena media son características adicionales. Cuando fue descubierto en Costa Rica se creía que los especímenes estaban relacionados con *Harszewicsia schwackei* Schum, de Sur América. Burger y Taylor (1993) describen a esta especie así:

**Pecíolos** de 3 a 9 cm de grosor, aplanados en estado temprano, glabros y cilíndricos al principio.

### **C. Fenología**

La fenología sirve para identificar patrones en las plantas que puedan representar síndromes adaptativos, y brindan una unidad de análisis como contexto para la organización de la información (Newstrom, Frankie y Baker 1994). Las tres formas principales de clasificación para describir los patrones fenológicos tropicales son:

- 1 La que se basa en fecha o estación y fue importada de la fenología de zona templada (Croat 1975).
- 2 La clasificación de fenología de floración específicamente para el trópico es la propuesta por Gentry (1974).
- 3 La clasificación basada en duración, que se utiliza en discusiones del comportamiento del forrajeo de polinizadores y la biología reproductiva (Newstrom, Frankie y Baker 1994).

Los períodos fenológicos, en los trópicos húmedos son largos y frecuentemente no son anuales (Newstrom, Frankie y Baker 1994). Estos autores proponen una clasificación básica de patrones de floración: continuo (floración con período cortos esporádicos durante el año), subanual (floración con más de un ciclo por año), anual (solamente un ciclo mayor por año) y supra-anual (un ciclo por más de un año). Por existir períodos fenológicos supranuales es que Newstrom, Frankie y Baker (1994) proponen hacer estudios de la fenología tropical, de por lo menos cinco años de duración.

En cuanto a la floración Newstrom Frankie y Baker (1994) apuntan tres aspectos diferentes caracterizan los patrones de floración en los trópicos húmedos:

1. Los episodios de floración ocurren en cualquier momento del año.
2. Tanto los patrones de floración como los intervalos de no floración varían grandemente en duración y
3. En la especies tropicales varían en el número de ciclos por año.

Ortiz y Fournier (1983) añaden que la formación de flores no parece ser afectada en forma significativa por la precipitación, en las especies del estrato superior del bosque de Cataratitas. Otros autores señalan que más bien existe una tendencia, en la mayoría de las especies tropicales a alcanzar la mayor producción de floración en la época seca y en el veranillo, períodos en que los días son más largos y menos nubosos (Frankie *et al.* 1974; Fournier 1976; Fournier y Herrera de Fournier 1986; Ortiz y Fournier 1983; Céspedes 1991). La floración, generalmente coincide con la mayor caída del follaje, el menor crecimiento vegetativo, y la época de mayor estrés hídrico (Frankie *et al.* 1974; Fournier y Herrera de Fournier 1986; Céspedes 1991).

Ortiz y Fournier (1983) encontraron que la temperatura y la precipitación no influyen significativamente en el proceso de fructificación.

Sin embargo, se observó una estrategia entre la pérdida de hojas y la fructificación que puede ser una respuesta a la competencia por los agentes de dispersión (Howe y Smallwood 1982; Ortiz y Fournier 1983; Kinnaird 1992) o por la variabilidad de las semillas. En los bosques tropicales la mayoría de las especies dispersadas por viento, tienen frutos que se abren y liberan semillas, cuando la mayoría de los árboles están desprovistos de hojas (Janzen 1967; Croat 1969; Smythe 1970; Foster 1982; Howe y Smallwood 1982; Lieberman 1982 y Putz 1979)

Foster y Brokaw (1982) en Barro Colorado, Panamá, encontraron un patrón general de fructificación del bosque, con dos períodos durante los cuales la diseminación máxima de semillas fue mucho mayor que en el resto del año, como se describe a continuación:

- 1) Un pico amplio de fructificación desde marzo hasta junio, seguido de una leve depresión en julio y agosto.
- 2) Un pico estrecho en setiembre y octubre, seguido de un bajo prolongado desde noviembre hasta febrero.

En la fenología vegetativa tropical se observó que la producción de hojas nuevas de varias especies del sotobosque o dosel, ocurre durante los primeros meses de la época húmeda (Fournier 1976; Fournier y Herrera de Fournier 1986; Rundel y Becker 1987; Bullock y Solís Magallanes 1990; Céspedes 1991)

Otros autores encontraron una correlación estrecha entre la brotación y la precipitación (Foster 1982; Hitry 1980), y la temperatura en los tres estratos del bosque de Cataratitas, San Ramón, Costa Rica (Ortiz y Fournier 1983). Además, Ortiz y Fournier (1983) encontraron que la precipitación y temperatura tenían correlación significativa con caída de follaje de especies arbóreas de tres estratos de bosque (Ortiz y Fournier 1983).

Se sabe que las características fenológicas de los bosques tropicales humedales es de gran importancia para comprender los recursos de otras poblaciones o comunidades y para el aprovechamiento racional de las comunidades forestales, tan diversas en estructura, composición florística y comportamiento fenológico (Ortiz y Fournier 1983; Bullock y Solís Magallanes 1990; Newstrom, Frankie y Baker 1994). Sin embargo, los estudios de la fenología tropical tienden a ser imprecisos porque se retrasaron debido a la carencia de términos y métodos estandarizados (Newstrom, Frankie y Baker 1994).

Los estudios fenológicos permiten comprender mejor las respuestas de las comunidades forestales a su ambiente físico (Rathcke y Lacey 1985 y Bullock y Solís Magallanes 1990) y biótico así como a su misma dinámica (Ortiz y Fournier 1983).

En los bosques tropicales secos, donde el clima muestra una estacionalidad marcada, los bosques presentan periodicidad en sus características fenológicas, lo cual se refleja en sus fisonomías (Foster 1982; Ortiz y Fournier 1983; Terborgh 1983; Levey 1985).

En cambio en los bosques tropicales húmedos, donde las variaciones en los factores climáticos son menos drásticos y existe poca fluctuación del período, éste parece tener importancia en el comportamiento fenológico de las especies (Njoku 1963; Frankie *et al.* 1974; Bullock y Solís Magallanes 1990).

### **Estructura de población**

La estructura de población es la representación proporcional de las diferentes etapas del desarrollo de una especie dentro de ella, en un momento determinado (Finegan 1993). En bosques tropicales, por lo general, es imposible establecer la edad de los árboles (Borman y Berlín 1981), por eso la estructura de población se determina clasificando los árboles por su tamaño, normalmente se utiliza el diámetro a la altura de pecho (Finegan 1983). En este sentido, se puede caracterizar una población vegetal en términos de la distribución del número de individuos por clase (Hurtado 1996).

En las estructuras de poblaciones es frecuente encontrar que la proporción de plántulas y árboles juveniles con respecto a los adultos es muy elevada, en estos casos se describe como una curva en forma de "J" invertida. En estos casos se considera que la población respectiva se está rejuveneciendo con suficientes plántulas para mantenerse (Schroers y Breckle 1997).

Entre los factores que definen las diferentes estructuras de poblaciones de plantas se pueden mencionar "la teoría del escape", propuesta por Janzen (1970) y Connell (1971), la cual expone que ocurre una alta mortalidad de plántulas que estén cerca del árbol padre, por depredadores de semillas, herbívoros o patógenos.

Otro factor que podría determinar las estructuras de poblaciones de plantas sería lo concluido por Clark y Clark (1984) en un estudio realizado en La Selva, Costa Rica, con el árbol *Dipteryx panamensis*, en el que mencionan que la mortalidad de semillas y plántulas puede provocarse por la carencia de luz en cantidad y calidad y por formación impredecible de claros, los cuales pueden tener un mayor efecto en la distribución espacial de reclutamientos eventuales en una población. También se debe considerar la sensibilidad de los diferentes grupos de tamaños a los otros factores del medio.

Green *et. al.* (1997) consideran que algunos factores bióticos, como la depredación de semillas y plántulas, constituyen el factor que mayormente determina el reclutamiento de plántulas, y por lo tanto tiene gran efecto en la estructura de las poblaciones de plantas.

Mientras tanto, Copeland y Moiseff (1997) estudiaron *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), árbol maderable de Guyana Francesa y concluyeron que el éxito de regeneración de plántulas varía de acuerdo a las producciones de frutos masivas que ocurren periódicamente. Estos autores señalan que *V. americana*, tiene como requisitos para alcanzar un reclutamiento efectivo la floración del árbol, buena sincronización entre el patrón de lluvia de semillas, actividad de roedores y humedad del suelo.

Otro aspecto que podría afectar la estructura de población es la selección de hábitat, que depende del dispersor, tal como lo señala Pulliam (1996). Este autor intenta relacionar la selección de hábitat con la denso-dependencia. De esta manera la densidad de población aumenta, mientras que la capacidad de adaptación disminuye igualmente en los hábitats ocupados y entre ellos.

Por otra parte, la capacidad de algunas especies de propagarse vegetativamente puede también afectar las estructuras de poblaciones.

Green *et. al.* (1997) consideran que algunos factores bióticos, como la depredación de semillas y plántulas, constituyen el factor que mayormente determina el reclutamiento de plántulas, y por lo tanto tiene gran efecto en la estructura de las poblaciones de plantas.

Mientras tanto, Copeland y Moiseff (1997) estudiaron *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), árbol maderable de Guyana Francesa y concluyeron que el éxito de regeneración de plántulas varía de acuerdo a las producciones de frutos masivas que ocurren periódicamente. Estos autores señalan que *V. americana*, tiene como requisitos para alcanzar un reclutamiento efectivo la floración del árbol, buena sincronización entre el patrón de lluvia de semillas, actividad de roedores y humedad del suelo.

Otro aspecto que podría afectar la estructura de población es la selección de hábitat, que depende del dispersor, tal como lo señala Pulliam (1996). Este autor intenta relacionar la selección de hábitat con la denso-dependencia. De esta manera la densidad de población aumenta, mientras que la capacidad de adaptación disminuye igualmente en los hábitats ocupados y entre ellos.

Por otra parte, la capacidad de algunas especies de propagarse vegetativamente puede también afectar las estructuras de poblaciones.

Begon y Mortimer (1992) señalan que las especies modulares (especies con crecimiento indeterminado, según Begon Harper y Townsend 1990) que tienen la capacidad de reproducirse clonalmente, llegan a tener una colonia de plantas fisiológicamente independientes del mismo genotipo, que son potencialmente competidoras.

### **Condiciones que intervienen en el reclutamiento de plántulas a partir de semillas.**

El reclutamiento de semillas a plántulas afectan de manera directa la estructura de población, ya que define los procesos de semilla a plántula, de plántula a juvenil y de juvenil a adulto. Antes del reclutamiento de semillas ha ocurrido la reproducción sexual que tiene como una de sus ventajas promover la variabilidad genética. Hamrick y Nason (1996) citan que los genes pueden dispersarse durante dos estados del ciclo de las plantas que son: la distribución de polen antes de la fertilización y la dispersión de frutos o semillas.

La dispersión de frutos o semillas puede ocurrir por animales o por viento, tal como lo observaron Foster y Brokaw (1982), en un estudio realizado en Barro Colorado, Panamá. La dispersión por viento es máxima en el periodo de transición de la estación seca a la lluviosa. Las semillas dispersadas por animales caen entre setiembre y octubre, y tienden a germinar de mayo a junio.

Una de las condiciones que intervienen en el reclutamiento de plántulas es como lo indica Howe (1990) el comportamiento de esos agentes dispersores de semillas que determinan los patrones de distribución de semillas y definen las condiciones bajo las cuales las plántulas viven o mueren. Janzen (1970) citado por Howe (1990) propuso que los frugívoros tropicales ayudan a las semillas o plántulas a escapar de la destrucción que ambos sufren bajo el árbol padre. Recientemente los ecólogos reconocen que el escape de semillas y plántulas, de depredadores o patógenos, debajo del árbol padre, es una de varias posibles ventajas de la dispersión de semillas (Howe y Smallwood 1982).

Otra condición importante para el reclutamiento de plántulas es la apertura de claros en el bosque. Muchos, si no la mayoría de los árboles que llegan a alcanzar el dosel en bosques tropicales húmedos y muy húmedos, requieren de la existencia de una apertura en el dosel para que se puedan regenerar (Denslow 1980; Clark y Clark 1987; Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987). Algunos autores agregan que las especies en regeneración se distinguen por el tamaño del claro y el micrositio dentro del claro donde pueden regenerarse (Hartshorn 1978; Whitmore 1974; Denslow 1980; Foster y Brokaw 1982).

Hubbel y Foster (1987) sugieren que las especies intolerantes a la sombra tienen distribuciones "seniles" (especies con relativa poca regeneración o pocos árboles jóvenes por adulto).

Estas especies deben presentar poca regeneración durante mucho tiempo, porque los claros grandes aparecen con mucho menos frecuencia que los claros pequeños. En cambio, las especies tolerantes a la sombra pueden tener distribuciones "jóvenes", en forma exponencial. Estas últimas, pueden regenerar en claros pequeños y sobrevivir por mucho tiempo como jóvenes suprimidos en el sotobosque, consecuentemente deben mostrar una regeneración continua (Hubbel 1987).

Además, Hubbel y Foster (1987) proponen cuatro patrones de regeneración natural: sol, sol parcial, indiferente y sombra. Aunque existen especies especialistas de hábitat, también hay muchas especies que son generalistas, como la mayoría en la Isla Barro Colorado en Panamá (Hubbel y Foster 1990).

Cuando se estudia la regeneración natural en los claros es útil identificar los factores ambientales específicos que la afectan. Por ejemplo, los factores que influyen en regeneración en claros son: intensidad y calidad de luz, competencia de raíces, pulsos de nutrimentos, textura del suelo y evasión de depredadores o patógenos (Fetcher *et al.* 1987). Al respecto Harper (1982) señala que a pesar de la gran cantidad de semillas presentes en el suelo, únicamente unas pocas germinan para dar origen a una plántula, y el número de éstas depende de la cantidad de sitios seguros que ofrezca el ambiente, y que a su vez estimule que la semilla germine.

Entre las exigencias de luz para que las semillas germinen están en un extremo los árboles pioneros, que dependen de las condiciones de alta luz en sitios talados o en claros naturales muy grandes. Estos comparten un síndrome de características, como la producción de numerosas semillas pequeñas, crecimiento muy rápido, y una longevidad relativamente corta (Fetcher *et al.* 1987). En el otro extremo están diferentes categorías de árboles no pioneros del bosque maduro, que dependen de los requerimientos de luz y de la apertura de los claros.

En el trópico los claros además pueden formarse a partir de incendios forestales naturales, huracanes, deslizamientos, avalanchas, tormentas eléctricas, caídas de ramas del dosel y caída de árboles, entre otros. Vázquez Yanes y Orozco Segovia (1987) indican que los claros pequeños y medianos favorecen el desarrollo de los componentes del tapete de plántulas ya establecidas o de los árboles pequeños, mientras que los claros grandes son favorables a aquellas plantas pioneras cuyo desarrollo se inicia a partir de las semillas presentes en el suelo.

Los procesos denso-dependientes también son importantes en el reclutamiento de las plántulas. Hubbel (1987) indica que en estos procesos puede darse la depredación por insectos o patógenos en semillas y plántulas, la competencia entre hijos alrededor de la madre, competencia por luz con las lianas y los hemi-epífitos, competencia por la falta de polinizadores o agentes de

dispersión de semillas, o reproducción retrasada o episódica. También distribuciones de edad/tamaño que no sean estables (p.e., condiciones de desequilibrio durante la historia reciente de colonización de un área específica dentro del bosque (Hubbel 1987).

### **Propagación vegetativa**

Además de la reproducción sexual, muchas plantas tienen la habilidad de propagarse asexualmente por crecimiento clonal (Harper 1982) y de esta manera también, la estructura de población puede verse afectada. Las plantas que se reproducen vegetativamente o clonalmente lo pueden hacer por tallos rastreros, estolones, rizomas, raíces (Harada, Kawano e Iwasa 1997), árboles caídos o ramas desprendidas.

Las plantas clonales permanecen unidas a la planta madre y, cuando ya han desarrollado raíces y se separan, conforman unidades potencialmente independientes a las que Alpert (1996) denomina ramets. Así el ramet es la unidad de crecimiento clonal, o módulo que puede seguir frecuentemente una existencia independiente de la planta madre y además es una unidad efectiva que puede ser fácilmente contadas en el campo (Harper 1977). Los ramets se pueden distinguir por variaciones en morfología y otras características fenotípicas o por examen directo entre sus conexiones (Falinska 1995).

Muchas plantas clonales también pueden reproducirse sexualmente, por producción de semillas (Cook 1983), y cuando ésto ocurre sus plántulas tendrán los genotipos de sus padres debido a la recombinación genética. En contraste, los ramets tienen el mismo genotipo de su "padre" (Harada *et al.* 1997). Sin embargo, los clones pueden ser distinguidos con mayor efectividad si se usan marcadores como aloenzimas y ADN mitocondrial (Harada *et al.* 1997).

La plasticidad como característica en el crecimiento de plantas clonales, también llamada plasticidad morfológica, es considerada importante para la eficiencia de obtención de recursos (Streitwolf-Engel *et al.* 1997).

En la zona templada de América se encuentran los árboles conocidos como álamos o *Populus tremuloides* y *P. grandidentata*, que se reproducen vegetativamente al formar grandes clones. Estos clones son iniciados por el establecimiento de una plántula (un genete), que desarrolla su sistema radicular. Después de dos años, unas estructuras o "chupones" (ramets potenciales) emergen del sistema radicular, y reciben carbohidratos y hormonas del clon y, pueden llegar a ser más de 100 (Barnes 1969). Cuando algunos de estos chupones logran establecerse, las raíces que los comunican con el clon se pudren y se produce un ramet o árbol (Barnes, 1969). Este sistema de reproducción vegetativa de los *Populus* ha sido extensamente estudiado (Barnes 1966, Barnes 1969, Churchill 1964 *et al.*, Mitton v Grant 1980 Sakai v Sharik

1988). Este sistema de raíces y ramets de estas especies son oportunísticas, y crecen en claros hechos por el ser humano o la naturaleza (Mitton y Grant 1980).

Otros géneros que producen ramets son *Ophioglossum*, *Pteridium*, *Equisetum*, *Carex*, *Rhus*, *Cornus* y *Prunus*, a partir de brotes de partes subterráneas (Barnes 1966). Es también frecuente en especies del género *Citrus*.

En zonas tropicales también se han observado la propagación vegetativa en algunas de las especies, por medio de la caída de árboles y ramas desprendidas que después producen ramets. La caída de ramas y árboles desprendidas son procesos más bien frecuentes y forman parte de la dinámica de los bosques tropicales lluviosos. Van der Meer y Bongers (1996) han estudiado los patrones de caída de árboles ( diámetro superior a 10 cm, en una parcela de 12 ha) y de ramas en un bosque lluvioso de Guyana Francesa y determinaron que de los 6314 árboles en pie, el 1.5% habían caído y un 1.3% habían perdido al menos una rama, en un año.

Varios investigadores han comunicado la regeneración natural que ocurre en *E. pastoensis*, en Colombia, a partir de tocones, troncos caídos producto de la tala o volcamiento, y de ramas caídas por quiebra o corte (Martínez *et al.* 1990 citado por Botina 1993).

Por su parte, Schoers *et al.* (1996) observaron esta propagación en *E. auriculata* y por último, Brenes y Di Stéfano (1996-1997) informaron lo mismo en *E. uxpanapensis*, ambas en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica.

Gartner (1989), observó en tierras bajas y lluviosas, en La Selva, Costa Rica, que más del 40% de la muestra estudiada de especies de *Piper* se habían propagado vegetativamente por ramas quebradas y clavadas al suelo.

Botina (1990) observó otra forma de propagación vegetativa que ocurre cuando las ramas inferiores de *E. pastoensis* tienden a formar raíces caulinares, que al entrar en contacto con el suelo, permiten a esas ramificaciones continuar su desarrollo independiente de la planta madre. Mejía (1981) detectó este tipo de propagación en *E. pastoensis*. Así se produce una efectiva y rápida propagación en el medio natural que asegura la supervivencia de las poblaciones naturales (Zanoni 1975; Wong y Jones 1986).

En el Alto Montclar Colombia, y en la Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica se simuló artificialmente reproducción asexual por estacas con éxito en *E. pastoensis* y *E. uxpanapensis*, respectivamente (Botina 1993; Brenes y Di Stéfano 1996-1997)

La propagación vegetativa también puede ocurrir a partir de partir de fragmentos de cotiledones como lo comunicaron para la Isla Barro Colorado, Harms *et al.* (1997) en *Gustavia superba* (Lecythidaceae) árbol de 10-20 m, y Dalling (datos sin publicar, citado por Harms *et al.* 1997) *Tontelea richardii* (Hippocrateaceae) liana en Barro Colorado.

### **Factores que intervienen en la germinación de las semillas**

Las semillas de algunos árboles tropicales pioneros requieren para germinar condiciones de alta luz, o una alta razón rojo/infrarojo, o temperatura elevada (Vázquez-Yanes y Orozco Segovia 1985; Fetcher *et al* 1987). No obstante, Clark y Clark (1987) mencionan que muchas especies germinan en condiciones de sotobosque, aunque posteriormente sufran una alta mortalidad. Otro factor que puede inducir la germinación es el fotocontrol mediado por el fitocromo, y la fotoreversibilidad del pigmento entre la forma activa e inactiva. Algunos estudios muestran que se requieren irradiaciones de luz directa de varias horas durante más de un día, para desencadenar la reacción de la germinación (Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987).

Foster (1982) señala como otra condición para la germinación, el establecimiento temprano de las semillas en los claros, durante la estación lluviosa.

En Barro Colorado, aunque se encontraron dos temporadas de caídas de frutos, se observó sólo un pico de germinación de semillas, a principios de la estación lluviosa. Las semillas que caen desde setiembre hasta febrero, permanecen en latencia (Garwood 1989).

Otro factor que interviene en la germinación es la distribución espacial de la lluvia de semillas, que no es al azar, sino que responde más bien a la actividad de forrajeo y preferencia de hábitat de dispersores en La Selva, Costa Rica. Esto a su vez tiene implicaciones para la evolución de aquellos caracteres que en frutos y semillas promueven la supervivencia y establecimiento de semillas bajo ciertas condiciones ambientales (Loiselle *et al.* 1996).

Por su parte, Vázquez Yanes y Orozco Segovia (1987) agregan que la falta de una estación con deficiencia hídrica en sitios lluviosos tropicales, determina las propiedades fisiológicas y estructurales de las semillas de las especies que forman la selva.

Las semillas son estructuras ricas en reservas y constituyen recursos alimenticios de primera calidad para los herbívoros. Por esto antes de ser diseminadas, las semillas están sometidas a una intensa presión de depredación que imposibilitan su germinación, ya que reducen drásticamente su número.

Además, los organismos parásitos encuentran en las semillas un medio favorable para su establecimiento y también provocan su destrucción (Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987). Bewley y Black (1973) consideran que un pequeño daño al embrión es suficiente para impedir su desarrollo.

Janos (1980) sugiere que las semillas grandes producen plántulas de mayor tamaño y raíces más extensas que facilitan el establecimiento de asociaciones con hongos que originan micorrizas vesículo arbusculares, que propicia el establecimiento de la plántula. En las selvas la mayoría de especies de árboles tienden a producir semillas grandes de rápida germinación y forman un banco de semillas de muy breve duración.

Sin embargo, Vázquez Yanes y Orozco Segovia (1987) estiman que muchos árboles de la selva tropical tienen otra estrategia para que sus semillas se establezcan y es su lenta germinación. Estas semillas están provistas en muchos casos de testas duras. Los mismos autores sostienen que otras semillas son de tamaño pequeño, con frecuencia fotosensibles o termosensibles, y su establecimiento está determinado por factores distintos a los que caracterizan a las semillas que forman una alfombra de plántulas.

La mayoría de la información publicada muestra que las semillas de los árboles de la selva tropical tienen una viabilidad corta (Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987).

Se encontró que la media de germinación en especies tropicales es de 10.7 meses y en especies de bosques templados de 88.8 meses, aunque la variación entre especies es enorme. Además, hay grandes variaciones en la velocidad y tiempo de germinación a nivel intra-interespecífico.

La germinación de las semillas puede estar dada por su orientación en el suelo (Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987), la cantidad de capa orgánica y de plántulas, efectos a largo plazo de luz y temperatura del suelo, iones y compuestos orgánicos y efectos de microorganismo, artrópodos y raíces.

En ensayos realizados de propagación de *E. pastoensis* (barniz) en Colombia, se colocaron semillas a germinar sobre el piso del hábitat de la especie y en papel toalla húmedo a condiciones de Palmira-Valle. No obstante, los intentos de propagación sexual del barniz fracasaron por razones no establecidas (Botina 1990).

## MATERIALES Y METODOS

### 1. DESCRIPCION DEL SITIO

El trabajo se llevó a cabo de marzo de 1994 a marzo de 1998, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (REBAMB) (conocida antes como Reserva Forestal de San Ramón), San Ramón, Alajuela, Costa Rica, con una extensión de 7800 ha y ubicada en las coordenadas 84°40' N a 84° 35'; 10° 15' S a 10° 10' (Fig. 1).

Datos de la estación meteorológica más cercana a la REBAMB, Buena Vista, altitud de 900 msnm, a 13 km del área de estudio, revela datos de 10 años de precipitación promedio anual de 3500 mm, humedad relativa de 90% y temperatura promedio anual de 21 C (Fig. 2) (Instituto Meteorológico Nacional 1993). La REBAMB comprende las zonas de vida: bosque pluvial montano bajo y bosque pluvial premontano y, las transiciones bosque muy húmedo tropical transición a premontano y el bosque muy húmedo premontano transición a pluvial, de acuerdo al Mapa Ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge 1978 (Bolaños y Watson 1993). La REBAMB tiene altitudes que oscilan entre los 850 y 1500 m.s.n.m.

Las dos parcelas de 1 ha (en las que se realizó el muestreo para el análisis de suelo, el estudio de estructura de población, daños de plántulas, distribución de plántulas y juveniles en relación con árboles padres) y los 15 árboles observados en fenología estaban ubicados a una distancia no mayor a 1 km de la Estación Biológica, de la REBAMB (Fig.1).

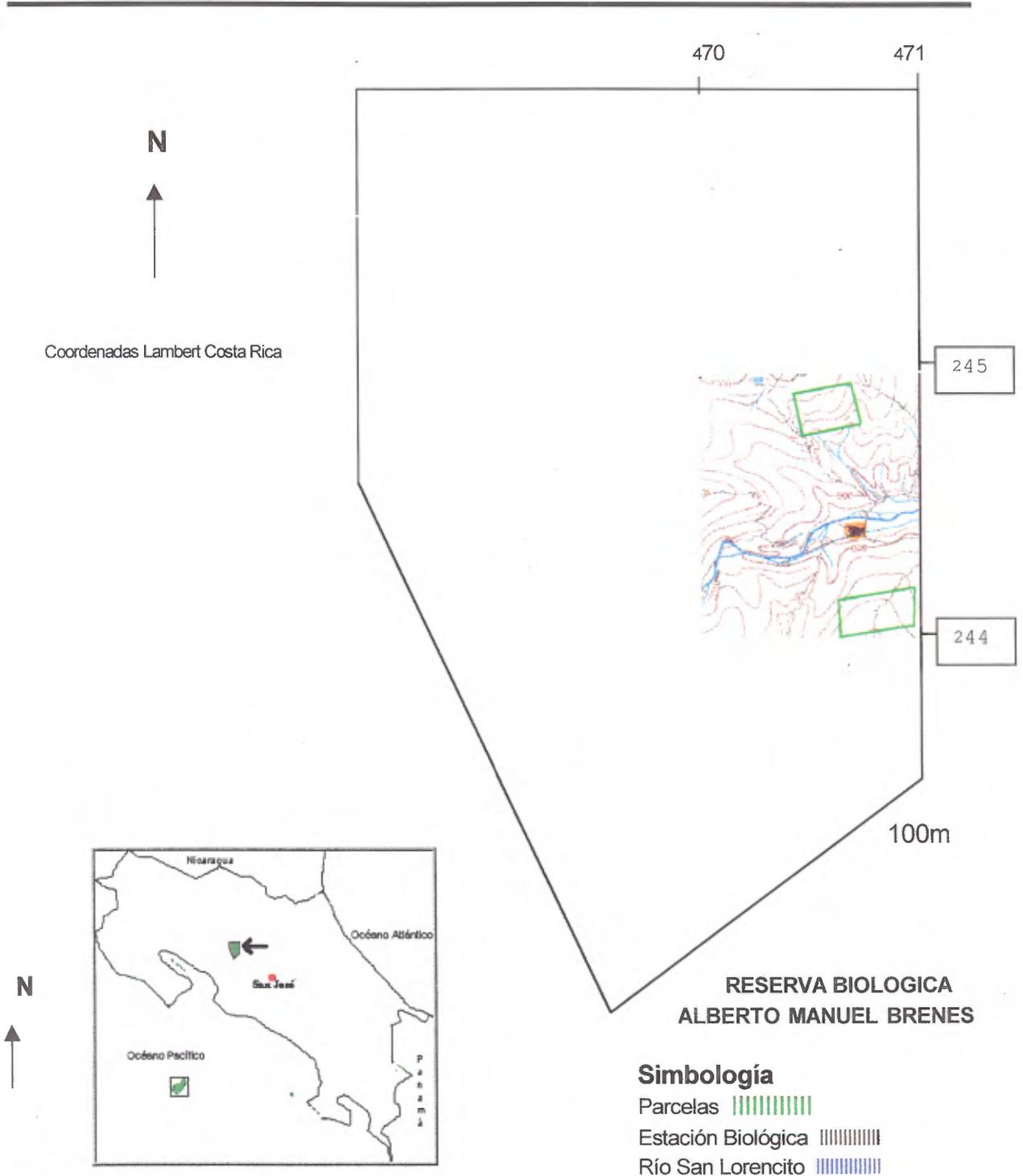
La parcela 1 se encuentra hacia el suroeste y la parcela 2 al noroeste de la Estación Biológica en la cuenca del Río San Lorencito (Fig. 1). Ambas parcelas fueron seleccionadas debido a la presencia de la especie en estudio.

El área de estudio se clasifica dentro del bosque pluvial premontano (Bolaños y Watson 1993). Las temperaturas máximas y mínimas absolutas oscilan entre 35 C y 14 C (Römich *et al.* 1996). Esta área se ubica de 850 a 900 m.s.n.m.

La Fig. 3, muestra los datos de precipitación, luz y temperatura, que fueron tomados en los alrededores de la Estación Biológica de la REBAMB, que es un sitio despejado de copas de árboles, durante 1996 (Tinn y Stegemman, comunicación personal). En la Fig. 3 se puede observar que los meses más secos son febrero, marzo y abril y los meses más lluviosos son de julio a noviembre.

---

Tinn, H. y Stegemman, J. Universidad de Bielfield, Alemania. 1997. Comunicación personal.



Fuente: Hoja Cartográfica San Lorenzo  
Escala: 1: 10.000  
Mapa Base: Rolf Breckle, 1995.

Fig. 1. Ubicación del área de estudio, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, San Ramón, Alajuela, Costa Rica, 1998.

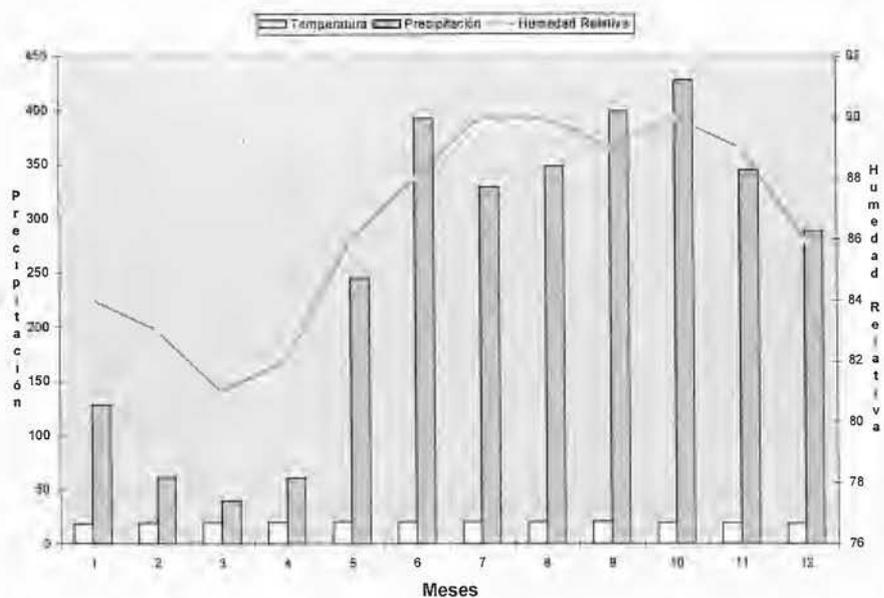


Fig. 2. Temperatura (C), humedad relativa (%) y precipitación (mm) promedio de 10 años de la Estación Meteorológica Bella Vista, La Balsa, San Ramón, Costa Rica. Total en precipitación 3500 mm.

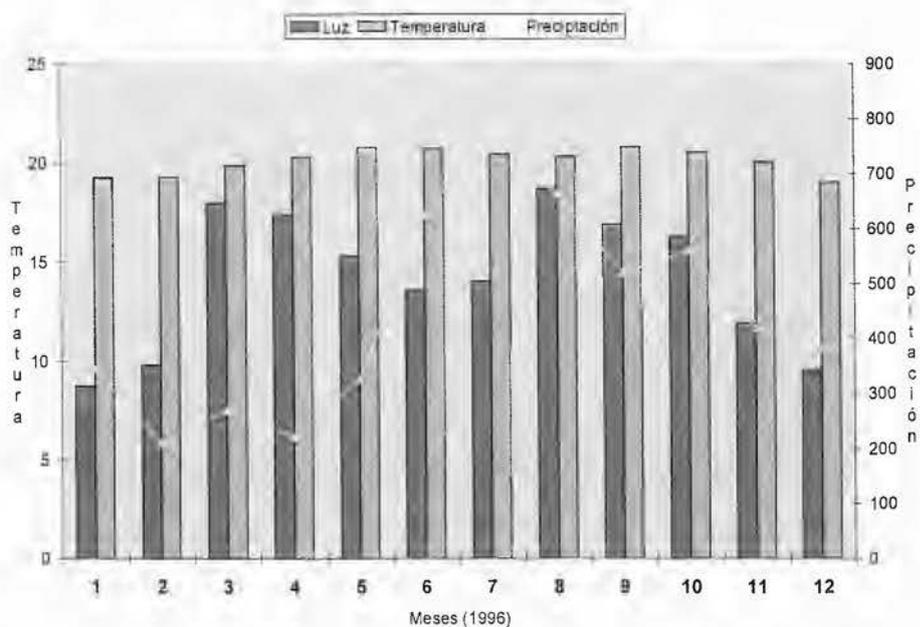


Fig. 3. Temperatura (C), precipitación (mm) y luz ( $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) promedio de la REBAMB. Total en precipitación 5320 mm. 1996.

## 2. METODOLOGIA

### A. Suelos

Se realizó una caracterización general de los suelos mediante muestreo compuesto, en las dos parcelas de 1 ha cada una, divididas en subparcelas de 10 X 10 m. Para el muestreo compuesto se eligieron 10 subparcelas al azar, de cada parcela. En cada subparcela se ubicó el centro, del cual se midió una distancia de dos metros en dirección a los cuatro puntos cardinales, de donde se extrajo suelo con un barreno de 5 cm de diámetro, y a una profundidad de 15 cm. Luego las muestras de suelos se homogeneizaron y por cuarteo se disminuyeron hasta 0.5 kg (Bertsch, 1995) y fueron enviadas al Centro de Investigaciones Agronómicas, de la Universidad de Costa Rica, para el análisis químico, retención de humedad y análisis de textura.

También se anotaron las pendientes correspondientes en cada una de las subparcelas y las quebradas intermitentes.

### B. Estructura de población de *E. uxpanapensis*

Para el estudio de la estructura de población se seleccionaron dos áreas de bosque donde existen individuos de *E. uxpanapensis* (Reg. No.58474 USJ) De estas áreas se demarcaron las dos parcelas, donde se registraron todos los ejes, desde plántulas hasta árboles adultos. En este estudio se denominaron ejes a los individuos o a los ramets, debido a que no fue posible distinguir entre ellos.

Se utilizaron las siguientes categorías diamétricas y alturas de plantas: mayor de 10 cm de DAP, de 5 - 9,9 cm de DAP, menor de 5 cm de DAP y mayor de 1,5 m altura y por último igual o menor de 1,5 m altura. Se consideraron como plántulas aquellos ejes menores de 1.5 m de altura, juveniles los que medían más de 1.5 m de altura con diámetros hasta 9.99 cm de DAP y adultos los mayores o iguales de 10 cm de DAP.

De cada árbol adulto y juvenil se anotó el número de individuo, número de parcela, altura, DAP, altura de gambas, largo y ancho de copa y se ubicó en el mapa, el cual se referenció con coordenadas Lambert. Esta ubicación se realizó gracias al apoyo de la Escuela de Geografía, Universidad de Costa Rica. A los ejes menores de 1.50 m de altura, se les registró número de individuo, número de parcela, altura (a veces correspondió más bien a la longitud) y diámetro de la base (DAB). También se ubicaron los troncos caídos y ramas desprendidas de la especie en estudio.

### **C. Daños y epifilia**

Los daños se observaron en ejes menores a 1.5 m de altura herbivoría (HB) (hojas comidas por insectos), presencia de hongos (H)(manchas), daños mecánicos (DM)(quebraduras, hojas enrolladas por la acción de insectos o arañas) en las láminas foliares y epifilia (EP), con la escala que aparece en el Cuadro 1, así como número de yemas dañadas en el eje (YD).

## D. Ramets

Para efectos de este estudio, se consideró “ramets potenciales” a ejes caídos (que eran desde ramas desprendidas hasta troncos caídos) que tuvieran brotes aéreos y que le correspondiera un anclaje (o raíz que penetraba en el suelo). Si el eje caído sólo tenía brotes aéreos, pero no tenían anclajes, no se registraron como ramets potenciales. A estos ramets potenciales se les enumeraron, por ejemplo, 1a, 1b... hasta la letra necesaria y fueron contabilizados como un solo eje, cuando todavía estaban unidos a la rama o árbol caído. Pero cada letra de cada eje 1a, 1b fue registrado como ramets potenciales.

A los ramets también se les midió la altura, DAP o DAB, según correspondiera, HB, H, EP, DM, YD, número de anclajes (NA), longitud de la rama, tres diámetros de la rama: principio, medio y final (D1, D2, D3) y número de brotes de raíces. Las medidas de los tres diámetros de las ramas desprendidas y de su longitud luego fueron utilizados para calcular volúmenes de conos truncados y para correlacionarlos linealmente con el número de ramets, así como con el número de anclajes, presentes en cada rama.

A las ramas desprendidas sin ramets, se le registró el número de brotes de raíces y número de brotes aéreos.

### **E. Distribución espacial de ejes de *E. uxpanapensis*.**

Con el fin de investigar la distribución de plántulas y juveniles en relación con árboles padres se ubicaron todos los ejes de *E. uxpanapensis* encontrados en las dos parcelas de 1 ha anteriormente mencionadas, en un mapa a escala, en cada una de las subparcelas de 10 X 10 m. Posteriormente, se ubicaron con coordenadas Lambert en la hoja topográfica San Lorenzo y el programa SURFER.

Se estimó el patrón de distribución de todos los ejes encontrados > 5 cm de DAP, en las dos parcelas (parcela 1, n: 15 y parcela 2, n: 18), comparando con la distancia al eje más cercano en ese amplio ámbito diametral, de acuerdo a la fórmula de Clark y Evans (Krebs 1989).

### **F. Fenología**

Se estudió una muestra de 15 árboles de *E. uxpanapensis*, fuera de las parcelas antes mencionadas, elegidos por orden de aparición. Se enumeró cada individuo, con placas de aluminio. A cada árbol se le evaluó las etapas fenológicas de: caída de follaje, aparición de brotes foliares, floración, y fructificación, con el uso de binoculares, y desde los mejores ángulos posibles. La copa de cada árbol para el estudio fenológico fue dividida imaginariamente en cuatro secciones para estimar el porcentaje de cada etapa fenológica.

Estas observaciones fenológicas se realizaron una vez por mes y de acuerdo a la metodología propuesta por Fournier (1974), como se resume en Cuadro 1.

Se calcularon correlaciones lineales con datos climatológicos promedio de 10 años de Bella Vista de precipitación, humedad relativa y temperatura con caída de follaje, aparición de brotes foliares, floración y fructificación.

## **G. Frutos**

Los frutos de *E. uxpanapensis* crecen generalmente de la parte media a la superior de la copa, por lo que fue necesario utilizar equipo para escalar árboles marcas PETZL (Modelo B07R, francés) y REI (estadounidense) y donado por IDEA WILD FUND.

Los frutos se recolectaron de tres árboles con DAP superior a 30 cm, a una altura promedio de 27 m, durante el último período de fructificación observado en este estudio, con intervalos promedio a 20 días, del 21 de agosto al 11 de diciembre, cuando se detectaron los frutos con las primeras dehiscencias. Los frutos se muestrearon donde el escalador pudo alcanzarlos. En uno de estos árboles se construyó una plataforma a 25 m de altura, que permitió una observación más cuidadosa de la transición de floración a fructificación, así como la colecta de frutos.

En cada una de las cinco colectas de frutos, se seleccionaron aleatoriamente 200 para medir su longitud y ancho con Vernier y obtener su peso fresco en balanza analítica.

Otros 200 frutos de cada recolecta, se observaron al estereoscopio, para determinar el porcentaje de daño, para lo que se estableció una escala determinada por la presencia, a lo que se denominó "agujeros de entrada" (agujeros hechos por gorgojos probablemente para ovopositar, Janson 1988)\*. La escala fue: 1 a 4(agujeros de entrada): 1-25%; 5 a 8: 26-50%; 9 a 12: 51-75%; > 12: 75- 100%.

Cuadro 1 Escala con su porcentaje respectivo para las etapas fenológicas: caída de Follaje (CF), brotes foliares (Br), floración (Fl) y Fructificación (Fr) (Fournier 1974). Además esta escala fue empleada en herbivoría (HB), hongos (H), epifilia (EP), daños mecánicos (DM), en plántulas (menores 1.5 m de altura) en frutos de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994- marzo 1998, REBAMB.

Escala	Porcentaje de Presencia del Fenómeno
0	0
1	1-25
2	26-50
3	51-75
4	76-100

## RESULTADOS

### A. Análisis de Suelos

En general los suelos de las parcelas 1 y 2 se encuentran entre los 850 y 875 msnm, con micropendientes entre 1 a 44 grados.

Como se observa en el Cuadro 2 el K y la acidez tienen un valor en la parcela 1, que casi duplica el valor en la parcela 2, mientras que el Zn, es casi cuatro veces mayor. En cuanto a las características físicas y químicas (Cuadros 2, 3 y 4) tienen valores parecidos.

Cuadro 2. Análisis de suelo a 15 cm de profundidad de las parcelas 1 y 2 en la REBAMB. 1998.

Identificación de la Muestra	pH	cmol(+)/L					mg/L					N(%)
	H <sub>2</sub> O	Ca	Mg	K	Acidez	CICE	P	Cu	Fe	Mn	Zn	
Parcela 1	5.0B	2.4B	0.7B	0.14B	1.4M	4.64B	2.1B	17.0M	264A	22.9M	4.6M	0.73
Parcela 2	5.2B	2.3B	0.7B	0.24M	0.8M	4.04B	2.7B	13.M	165A	22.8M	0.6B	0.78

B: bajo

M: medio

A: alto

De acuerdo a características agronómicas del Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica.

Cuadro 3. Retención de humedad de suelos a 15 cm de profundidad en las parcelas 1 y 2. REBAMB, 1998.

Identificación	Capacidad de Campo	Marchitez Permanente	Retención de Humedad
Parcela 1	41.25	26.55	14.70
Parcela 2	45.35	27.30	18.05

Cuadro 4. Análisis de textura, en las parcela 1 y 2 de la REBAMB. 1998.

Identificación	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	Nombre Textural
<b>Parcela 1</b>	71.00	19.00	10.00	Franco Arenoso
<b>Parcela 2</b>	72.00	19.00	9.00	Franco Arenoso

## B. Estructura de la Población

Se encontró una densidad total media de 1.15 y 0.92 ejes de *E. uxpanapensis*, por cada 100 m<sup>2</sup> en las parcelas 1 y 2 respectivamente, para todas las clases diametrales. La Fig. 4 contiene las densidades de las dos parcelas, las cuales son muy parecidas y aumentan casi linealmente, al aumentar el área de muestreo.

Las plántulas(< a 1.5 m de altura) tenían una densidad de 0.69, los juveniles(> 1.5 m de altura y hasta 9.99 cm de DAP) de 0.34 y los adultos(>= a 10 cm de DAP) de 0.12, en la parcela 1. En la parcela 2, la densidad de los ejes juveniles fue de 0.38, los medios de 0.70 y de los adultos de 0.13. La densidad de árboles muertos (sólo se encontró troncos caídos) fue de 0.11/ 100 m<sup>2</sup> en la parcela 1 y de 0.05 en la parcela 2.

Por otra parte, la población de *E. uxpanapensis* tenía una frecuencia total de plantas de 45% y 39%, en las parcelas 1 y 2, respectivamente. La frecuencia de árboles adultos fue de 7% en la parcela 1 y de 11% en la parcela 2.

Se encontraron ejes desde 1 mm de diámetro hasta 1.40 m. La suma del área basal de los 7 árboles con DAP superior a 10 cm, encontrados en la parcela 1, fue de 3.05 m<sup>2</sup>/ ha , y en la parcela 2 con 11 árboles fue de 5.38 m<sup>2</sup>/ ha.

Como se muestra en la Fig. 5 la mayor cantidad de plantas de *E. uxpanapensis* está comprendida en la clase de altura y diametral menor o igual 1.5 m de altura en las dos parcelas(60.3% y 41.7%), menor cantidad de individuos en las dos clases diametrales subsiguientes y un incremento en la última clase, que corresponde a los árboles adultos.

En la Fig. 6 se observa que un porcentaje muy alto (parcela 1: 75.1% , parcela 2: 85%) de plántulas corresponde a la categoría diamétrica basal de 1 a 10 mm. En la segunda categoría de altura y clase diametral, de 11 a 20 mm los porcentajes son de 18 y 7.5%, y en la tercera es apenas de 2.8 y 2.5%. En la categoría de 31 a 40 mm no se encontró ninguna planta. Sin embargo, en la última categoría, diámetros mayores a 41 mm, se observó un porcentaje de 4.2 y 5 %. La categoría diamétrica basal de 41 mm tan sólo representó un 5.74%, del total en esa categoría, en las dos poblaciones estudiadas.

En cuanto a la altura de los ejes inferiores a 1.5 m de altura, el 50% miden entre 0.11 y 0.61 m, 28.4 % entre 0.62 y 1.03 m y 22.2% entre 1.04 y 1.5. En general, los ejes observados de *E. uxpanapensis* median desde 11 cm hasta alrededor de 45 m de altura.

*E. uxpanapensis* presenta gambas de 0.3 m de altura, en ejes de ocho metros de altura y gambas hasta de cuatro metros, en ejes de unos 45 m. Estos dos parámetros se correlacionaron y resultó  $r: 0.94$ ,  $n: 20$ ,  $p: 0.001^{**}$  (altamente significativo). Su fuste es angular, en una sección transversal no es regular. Tiene corteza de color pardo-rojiza, desprendible en escamas, sin patrón de distribución definido. El sistema radicular de un eje de unos 35 m de altura era superficial, apenas tenía unas tres raíces gruesas y el resto eran abundantes y finas.

La estimación de la cobertura de *E. uxpanapensis* en árboles juveniles y adultos fue de 5.40 % en la parcela 1 y de 8.52 % en la dos, en ejes superiores a 10 cm de DAP. La longitud de las copas de los árboles oscilaron entre 2.5 m a 30 (DE: 15.81) y los anchos de 2.6 m a 30 m (DE: 11.10).

En las dos hectáreas analizadas, *E. uxpanapensis* se ubicó tanto en pendientes suaves como abruptas (1 a 52 grados). La correlación con categorías diamétricas y de altura con respecto a la pendiente fue en parcela 1,  $r 0.18$ ,  $n: 115$ , no significativo (ns); parcela 2  $r: 0.14$ ,  $n: 92$ , ns.

### **C. Daños y epifilia**

En el Cuadro 5 se resumen los daños estudiados en las plántulas de *E. uxpanapensis*, tanto en severidad, como en los diferentes tipos: herbivoría hongos y daños mecánicos, así como la epifilia.

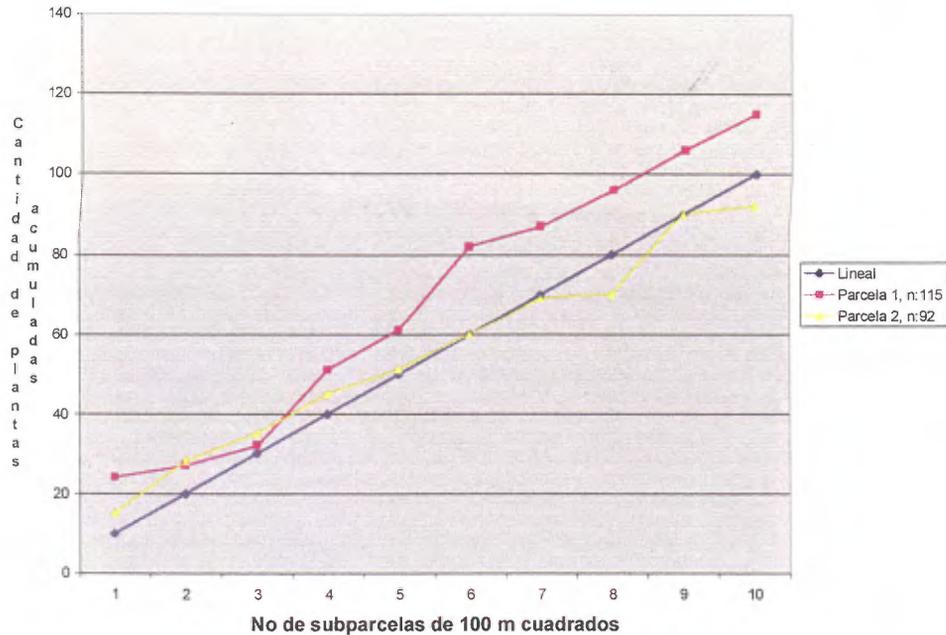


Fig. 4. Número acumulativo de ejes de *E. uxpanapensis*, cada 100 m<sup>2</sup>, de todas las clases diametrales en las parcelas 1 y 2 de una ha. REBAMB, Costa Rica, 1997-1998.

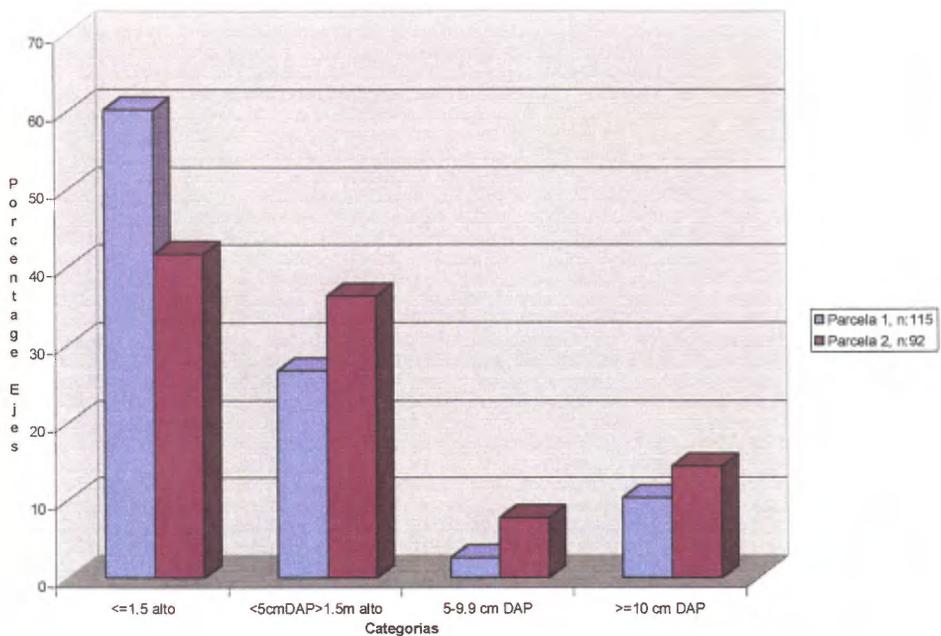


Fig. 5. Porcentaje de plantas de *E. uxpanapensis* en cada categoría de altura-diámetro, en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998.

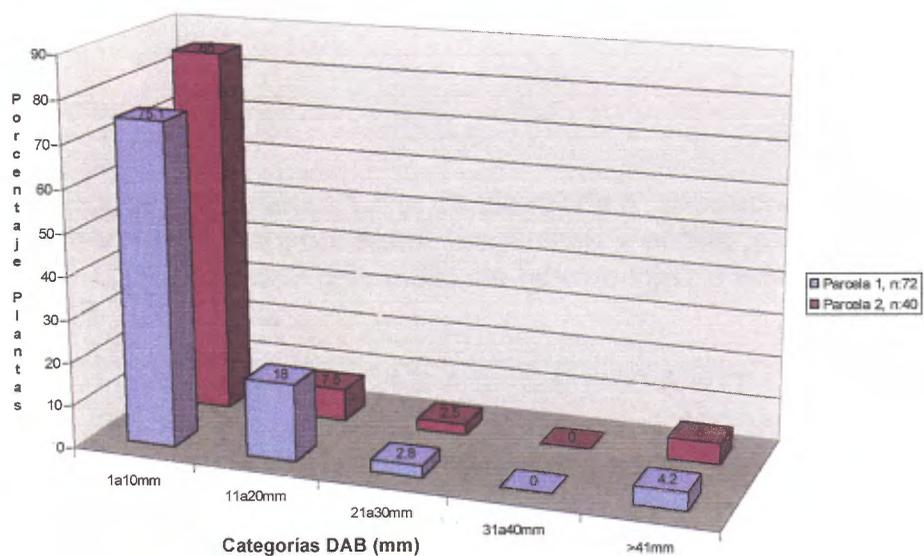


Fig. 6. Porcentaje de plántulas de *E. uxpanapensis*, según su altura, menores a 1.5 m de altura, en cada categoría diamétrica, en las dos parcelas. REBAMB, 1997.

Se aprecian valores parecidos en ambas parcelas, en ausencia del daño (0%), pero en resto de las observaciones realizadas se encontraron diferencias que oscilaron en décimas hasta valores que casi se duplicaron los daños, de una parcela a otra.

Cuadro 5. Porcentaje de plántulas (< 1.5 m de altura) de *E. uxpanapensis* con daños (herbivoría, hongos, daños mecánicos, y epifilia en las parcela 1 (P1, n:70) y parcela 2 (P2, n:38), de febrero 1997 a febrero 1998. REBAMB, Costa Rica.

Parcelas	SEVERIDAD DEL DAÑO									
	0%		1-25%		26-50%		51-75%		76-100%	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
Herbivoría	0	0	40.8	41.7	42.8	45.0	11.2	8.3	5.1	4.2
Hongos	6.1	4.1	70.4	50.0	14.3	20.1	1.1	4.2	0	12.5
Daños Mecánicos	3.2	7.7	61.2	15.4	16.2	50.0	10.2	15.4	4.1	11.5
Epifilia	34.7	37.5	48.9	20.8	13.8	12.6	3.1	20.1	0	0

En general, la mayoría de las plántulas se encontraban dañadas. La epifilia fue menos evidente que los daños, ya que el 34.7 y 37.5% en las parcelas 1 y 2, de las plántulas observadas, no se encontró epifilia (Cuadro 5).

No se encontró asociación de la herbivoría con la altura de las plántulas, tanto en la parcela 1 como en la 2, como se evidencia en el Cuadro 6. Los hongos sí se asociaron significativamente con la altura de las plántulas en la parcela 2, pero no en la parcela 1.

Cuadro 6. Correlación entre daños (herbivoría, hongos, daños mecánicos y número de yemas dañadas) y epifilia con la altura de plántulas de *E. uxpanapensis* (Parcela 1, n: 70; parcela 2, n: 38, 1%) REBAMB, Costa Rica, 1998.

Daños	Herbivoría	Hongos	# yemas dañadas	Daños Mecánicos	Epifilia
Parcela 1	0.13 ns	0.086 ns	0.643*	-0.008 ns	0.39 *
Parcela 2	0.27 ns	0.47 *	0.03 ns	0.18 ns	0.19 ns

ns: no significativo

\* :significativo 1%

En el Cuadro 6, se puede apreciar que no se encontró asociación entre daños mecánicos y la altura de las plántulas. El número de yemas dañadas se asoció linealmente de manera significativa con la altura de las plántulas, en la parcela 1, pero no en la dos. La epifilia sí se asoció con la altura de las plántulas en la parcela 1, pero además existió una tendencia en la parcela 2. Se observó herbivoría en las hojas de árboles grandes.

#### D. Ramets

Durante este estudio se observó el desprendimiento de varias ramas que cayeron de diferentes árboles de *E. uxpanapensis*, de los cuales algunos estaban en la muestra de fenología, otros dentro de las parcela 1 y 2 y otros que se observaron en los recorridos por los senderos de la REBAMB. Estas ramas posteriormente produjeron brotes aéreos y posteriormente brotes radiculares, que produjeron los ramets.

Al inicio del estudio se pudo observar que varias semanas después del desprendimiento de una rama, nacían brotes aéreos (Fig. 7a. y b.) y después de nueve meses ya habían brotes radicales (rama caída en abril de 1994, tenía raíces en febrero de 1995). En la Fig. 8 se puede observar una rama desprendida ya con raíces e incluso anclajes. En la parcela dos, se desprendieron tres ramas, provenientes de los ejes 47(35 brotes aéreos), 60 (70 brotes )y 83 (200 brotes) y que aún no tenían brotes radiculares. Con la caída de las ramas se provocó la apertura de claros en el bosque de hasta unos 20 m de radio.

También se pudo observar que varios árboles de hasta 37 m de longitud produjeron ramets, ya que al caer sus fustes produjeron retoños aéreos y meses después, radiculares. Además se observó que de los 15 árboles del estudio fenológico, dos cayeron. El primero (árbol #10, con 25 m de altura) fue en julio de 1996, durante el huracán César y el segundo (árbol # 6, 37 m de altura) en diciembre de ese mismo año. El árbol 10 retoñó en su fuste en marzo de 1997.

Se encontró que muy cerca de los 11 tocones caídos en la parcela 1 y de los cinco en la parcela 2, existían otros ejes muy cercanos a estos troncos caídos. Por ejemplo, en la parcela 1, los ejes 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56 y 57 estaban muy cercanos a un tronco caído. En la parcela dos, los ejes número 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 80 y 81 también estaban próximos a los restos de dos árboles muertos (Fig. 12 y Fig.13 ).

a



b



Fig. 7a. y b. Ramas de *E. uxpanapensis* con brotes foliares, seis semanas después de caer al suelo de la REBAMB, Costa Rica. 1998.



Fig. 8. Rama desprendida de *E. uxpanapensis* con raíces. REBAMB, Costa Rica, 1998.

Además, se observó que ejes vivos y en pie muestran gran disposición a producir tanto brotes radicales como aéreos en sus tallos o ramas (Fig. 9a. y b). En ejes adultos fue posible encontrar brotes aéreos o radicales en sus ramas o incluso en el tallo. Muchos de los árboles registrados de las parcelas 1 y 2, crecían sobre troncos de árboles muertos de *E. uxpanapensis* (Fig. 10 y Fig. 11).

Los tallos de esta especie cuando están bajo competencia por luz, tiene la facilidad de torcerse y tomar muchas formas caprichosas (fototropismo positivo). Se apreció que varios de esos ejes al inclinarse forman raíces, aún estando separados varios metros del suelo. Se pudo observar tres tallos juntos que nacían de un mismo punto. Al parecer cuando el tallo o la rama se inclina, estimula la producción de raíces caulinarias.

En la parcela 1 se encontró un total de 94 ejes, de los cuales 13 tenían un total de 34 ramets potenciales (Cuadro 7). En la parcela 2 se observaron 85 ejes, de estos 5 presentaban un total de 12 ramets potenciales. En la parcela 1, el número de ejes, podrían eventualmente aumentar a 115, si todos los ramets logran sobrevivir e independizarse completamente. En la parcela 2, el número de ejes que es de 85, podría incrementarse a 92. Se encontró un promedio de 0.8 y 0.31 ramets por cuadrícula en las que habían plantas de *E. uxpanapensis*.

a.



b.



Fig. 9a. y b. Eje vivo de *E. uxpanapensis* con abundantes brotes aéreos en su propio fuste y b. uno de esos brotes es ya un ramet, que ancló en un árbol de otra especie, pero con raíces que anclarán en el suelo. REBAMB, Costa Rica, 1998.



Fig. 10. Dos ramets pequeños de *E. uxpanapensis* creciendo sobre un tocón caído de la misma especie. REBAMB, Costa Rica, 1998.



Fig. 11. Ramet de *E. uxpanapensis* de 3 m de altura creciendo sobre el mismo tocón de la Fig. 9. REBAMB, Costa Rica, 1998.

Cuadro 7. Número total de ejes, número de ejes con ramets potenciales, total de ramets potenciales y gran total de ejes y ramets potenciales de *E. uxpanapensis*, en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998.

	Parcela 1	Parcela 2
Número de ejes total	94	85
Número de ejes con dos o más ramets potenciales	13	5
Número de ramets potenc.	34	12
Ejes + ramets potenciales	115	92

El número de ramets por eje caído o rama desprendida, varió de dos hasta cinco, como se observa en el Cuadro 8. En las dos parcelas se encontró un porcentaje de ejes con ramets potenciales del 14%.

Cuadro 8. Número de ramets por ejes caídos o ramas desprendidas con o dos o más ramets de *E. uxpanapensis* en las dos parcelas. REBAMB, 1997-1998.

# de ramets / eje caído o rama desprendida	Parcela 1	Parcela 2
2	9	3
3	1	2
4	2	0
5	1	0

La correlación entre el volumen de un cono truncado de ramas desprendidas, y el número de ramets hallados fue de  $r: -0.006$  ( $n= 18$ , 5%, ns) y de volumen de ramas desprendidas y número de anclajes fue de  $-0.045$  (ns).

### **E. Distribución espacial de ejes de *E. uxpanapensis***

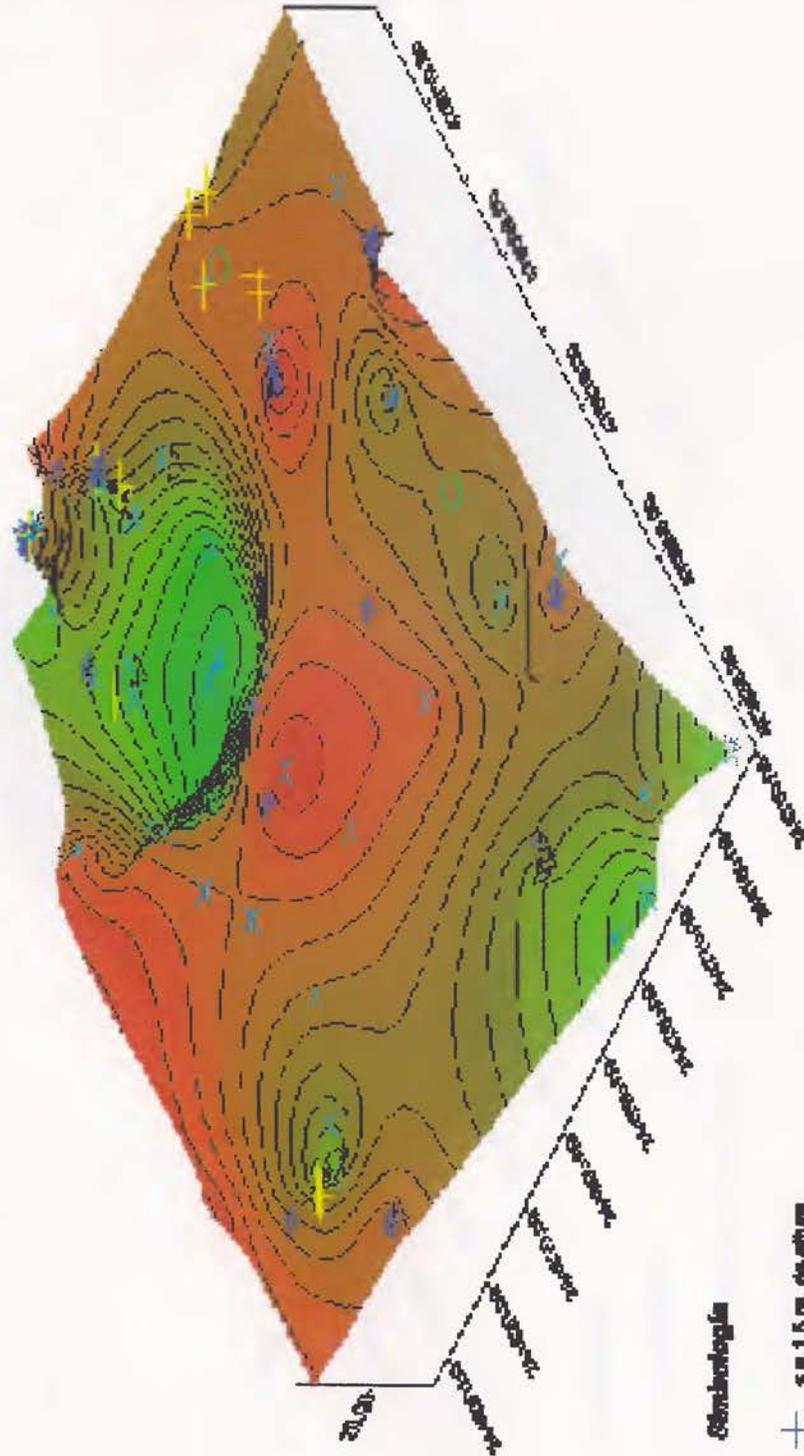
La distribución de todos los ejes de *E. uxpanapensis* de la parcela 1 se puede apreciar en la Fig. 12, donde se registran además de los ejes vivos, los tocones muertos y su cercanía a algunos de los ejes en pie, en los diferentes grados de pendientes de la parcela 1. Lo mismo puede observarse para la parcela 2 (Fig. 13).

En la parcela 1 se estimó una distribución aleatoria de 1.07, con ligera tendencia hacia la uniformidad (1%,  $p=0.027$ ,  $n= 15$ ), con base en los individuos mayores a 5 cm de DAP. En la parcela 2, también se calculó una distribución aleatoria de 1.34, con tendencia a la distribución uniforme (1%,  $p=0.0025$ ,  $n= 18$ ). La distancia promedio al vecino más cercano en la parcela 1 fue de 14.26 m (desviación estándar [DE]: 8.94) y en la parcela 2 fue de 15.33 m (DE: 5.14). Tanto en la Fig. 12 como en la 13, sobresalen plántulas agrupadas cercanas a ejes adultos.

### **F. Fenología**

Los 15 ejes observados en el estudio fenológico estaban de los 825 hasta los 975 m.s.n.m. De esos 15 árboles se eliminaron dos, que cayeron.

Pendientes  
en Grados



**Simbología**

- + < 1.5 m. de altura.
- ☆ > a 1.5 m. de altura y < 12 cm. de DAP
- × > a 16 cm. de DAP
- Árboles Mijeritos
- △ Rucanas

Fig. 12. Distribución de *E. uxpanapensis* en la parcela 1. REBAMB, Costa Rica, 1998.

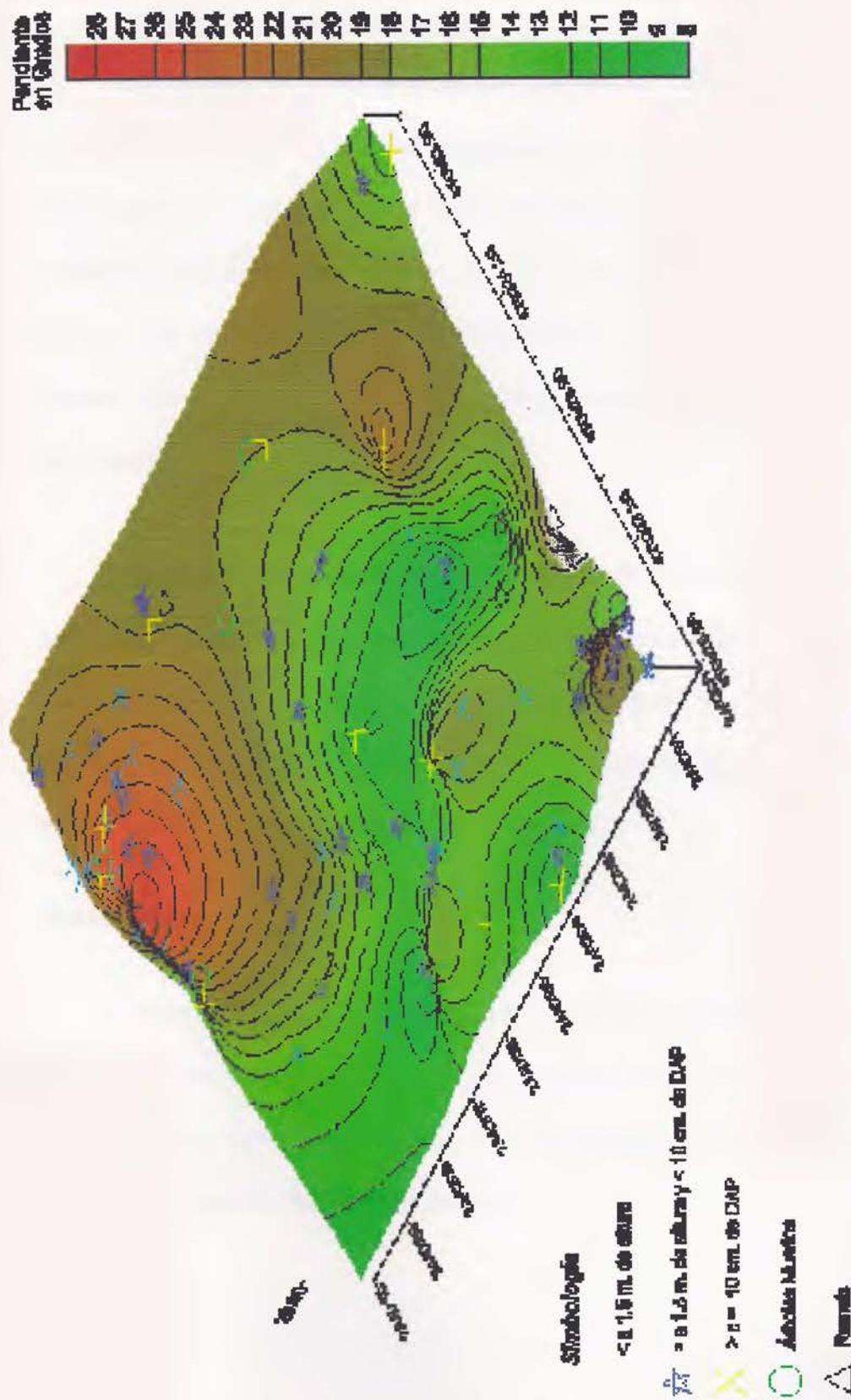


Fig. 13. Distribución de *E. uxpanapensis* en la parcela 2. REBAMB, Costa Rica, 1998.

## Caída de Follaje

En las Fig. 14 y 15 se observa que existió caída de follaje prácticamente durante todo el estudio, con valores fenológicos que oscilaron entre 0.5 hasta 3. Si se observa la Fig. 14 queda claro que los picos más altos ocurren en caída de follaje ocurren al final y principios del año y se traslapan, al menos parcialmente, con el final de cada período de fructificación. Además existen picos de brotes foliares que lo anteceden en dos meses y luego se traslapan con las temporadas de floración.

Por otra parte, en la Fig. 15 se observan diferencias individuales, en el que sobresale el eje 15, que se mantuvo relativamente constante, si se compara con los restantes ejes (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15). En la Fig. 16 se puede notar que la caída de follaje se asoció significativamente con la temperatura ( $n: 13, r: 0.44, p: 0.05$ ), no así con la humedad relativa y precipitación.

## Brotes Foliares

Como se aprecia en las Fig. 14 y 17 a *E. uxpanapensis* se le observaron brotes foliares en ocho ocasiones, durante los cuatro años. Unos períodos de brotes foliares fueron más cortos, con una duración de dos meses y, otros más prolongados de tres hasta ocho meses.

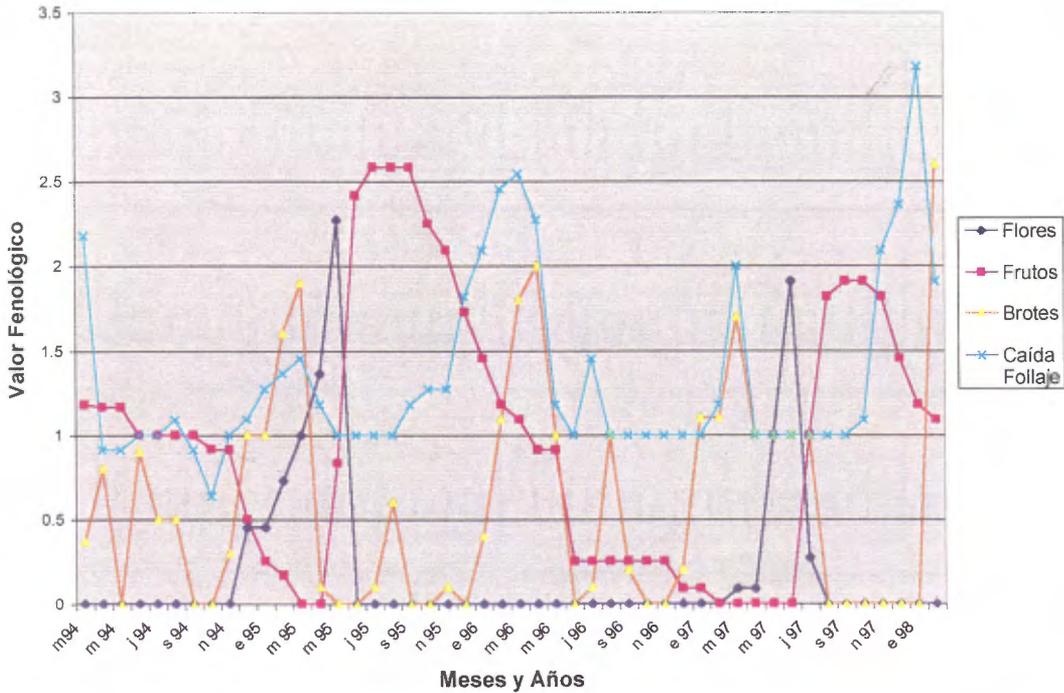


Fig. 14. Dendrofenograma de *E. uxpanapensis* (n: 13) de marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica.

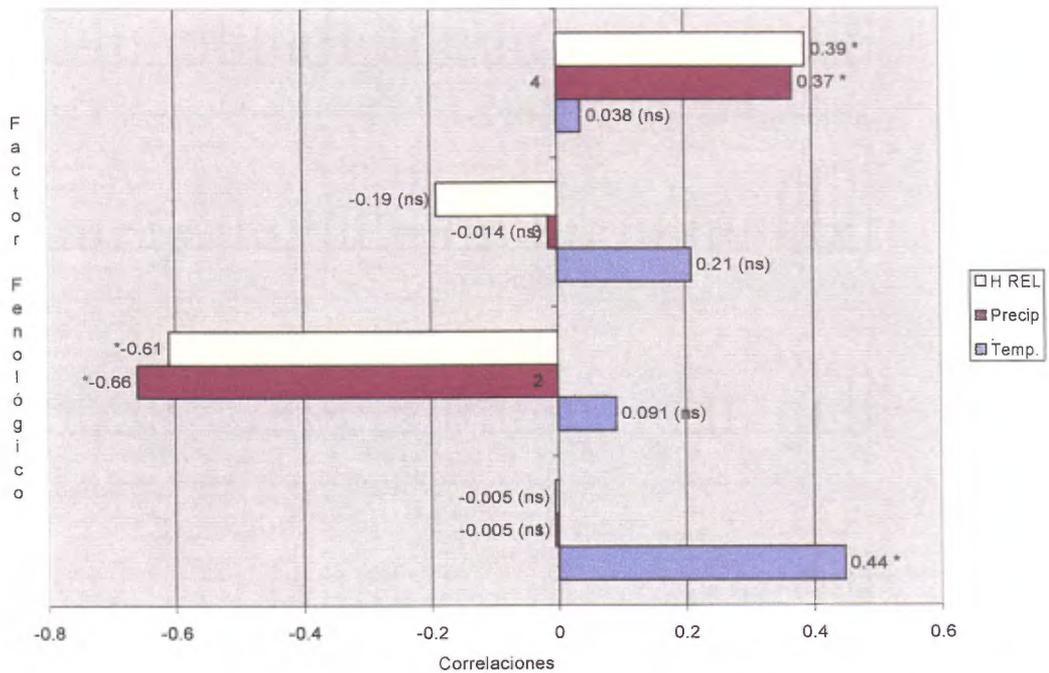


Fig. 16. Correlaciones lineales (n: 13, 5%) entre 1: caída de follaje, 2: brotes, 3: floración y 4: fructificación con humedad relativa, precipitación y temperatura (Fig. 3), en *E. uxpanapensis* REBAMB, Costa Rica, 1998.

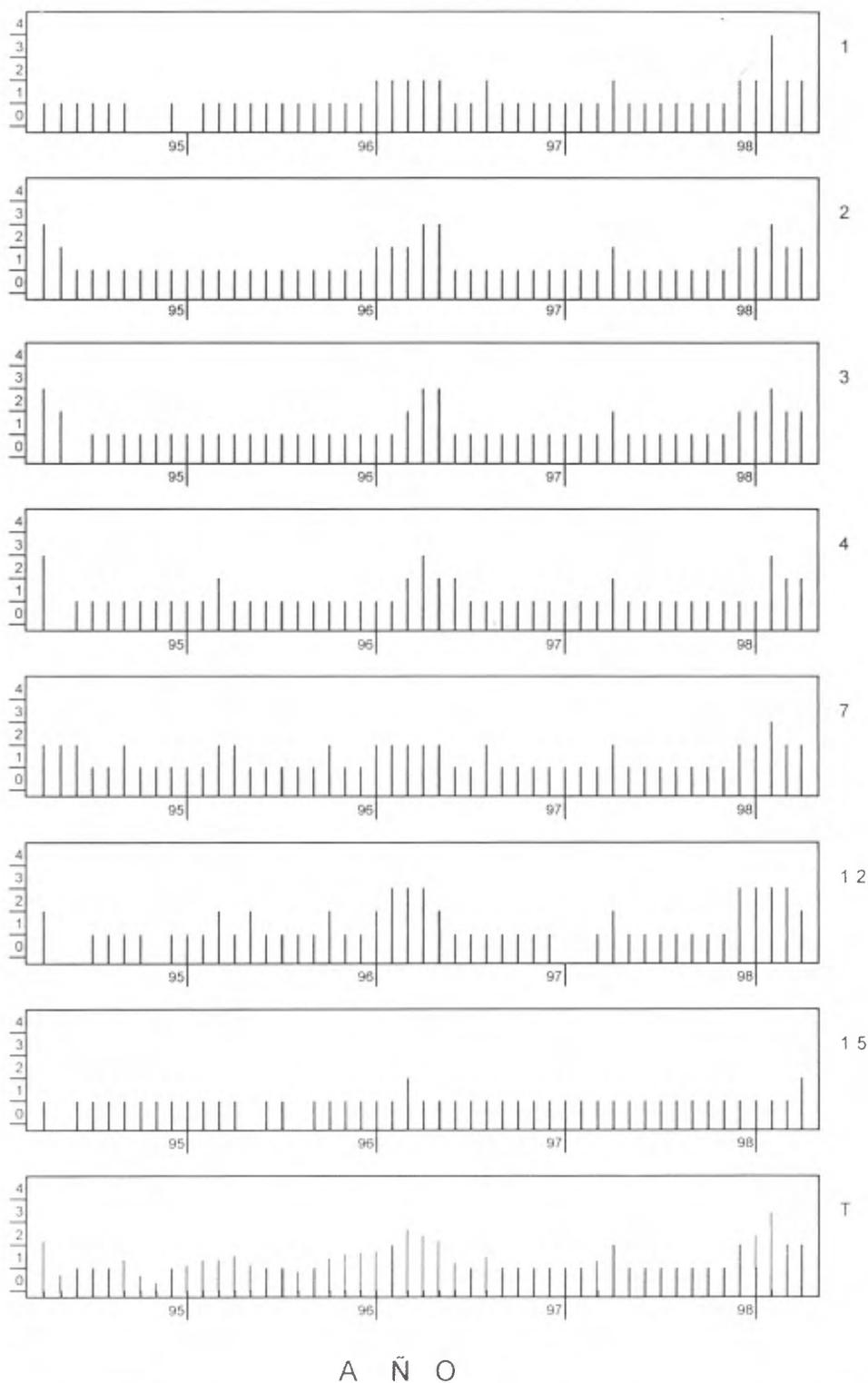
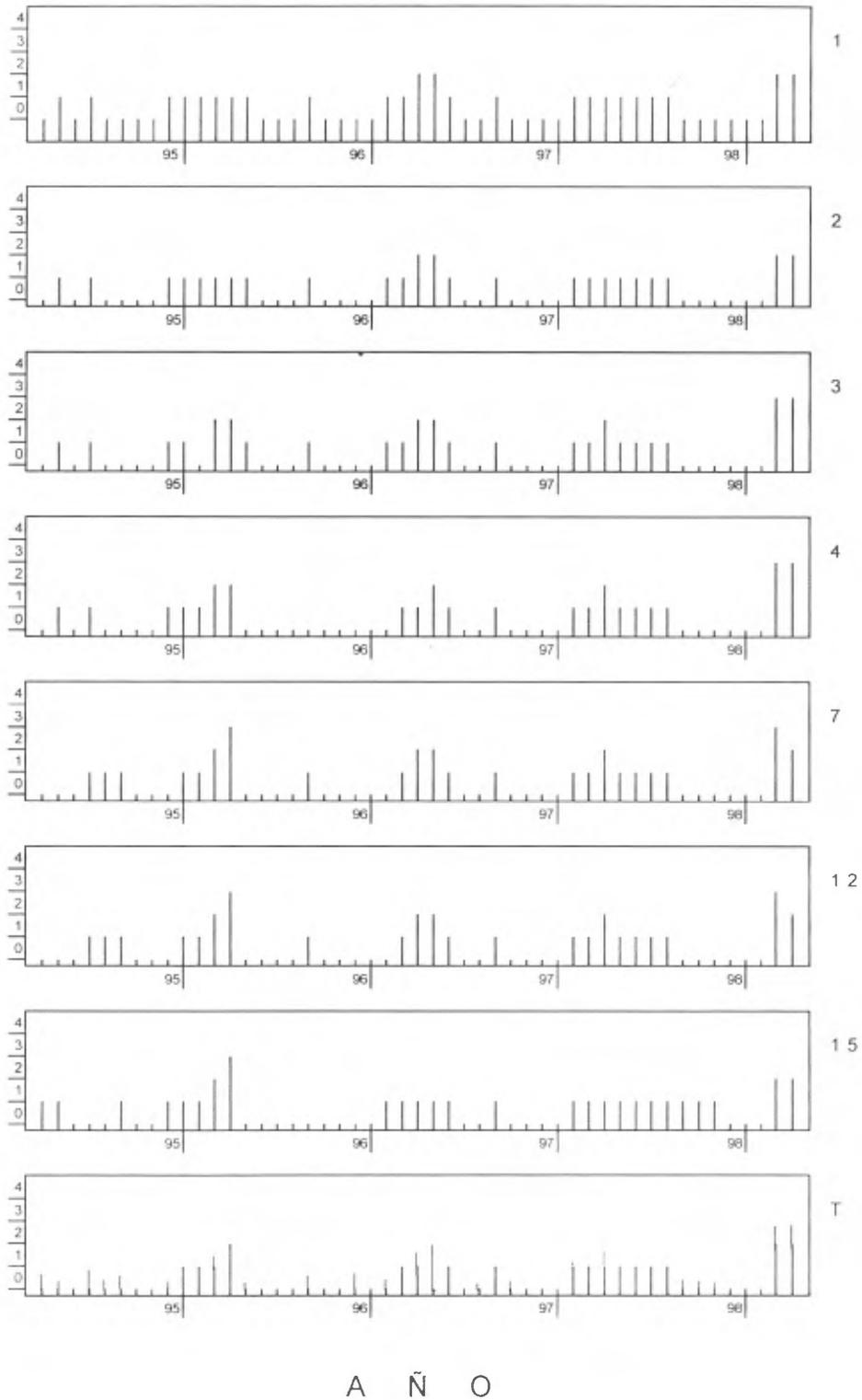


Fig. 15. Promedio total (T) (n:13) de caída de follaje y algunos ejemplos de Árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica.



A Ñ O

Fig. 17. Promedio total (T) (n:13) de brotes foliares y algunos ejemplos de árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7, 12 y 15) de *E. uxpanapensis*. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica.

El máximo valor observado en brotes fue de 2.5. en promedio general, no obstante, a nivel individual los ejes 3 y 12 alcanzaron hasta 3 en febrero de 1998 (Fig. 17). De manera semejante que en caída de follaje, el eje 15 también se comportó bastante diferente del resto de la muestra (Fig. 17).

La Fig. 16 muestra que la aparición de brotes está inversamente correlacionado con humedad relativa (n: 13, r: -0.66, 5%, significativo) y precipitación (n:13, r: -0.61, 5%, significativo).

## Floración

*E. uxpanapensis* floreció a partir de diciembre de 1994, y alcanzó el pico en abril (n:13, media máxima del valor fenológico 2.2) y posteriormente a partir de marzo de 1997(n.13, media máxima del valor fenológico de 1.9) (Fig. 14 y Fig. 18). En ambas ocasiones la floración duró seis meses. El intervalo entre ambas floraciones de la población observada fue de 28 meses. En la Fig. 18 se puede apreciar que la floración en los ejes varió de dos meses hasta seis. El eje 15 no floreció.

En el mes de marzo de 1995, durante la floración, numerosas mariposas y avispas volaban alrededor de estos árboles. Las avispas son las posibles polinizadores. Este fenómeno fue en incremento, las flores tenían un aroma agradable y fuerte, y atrajo más insectos en el mes de mayo de 1994.

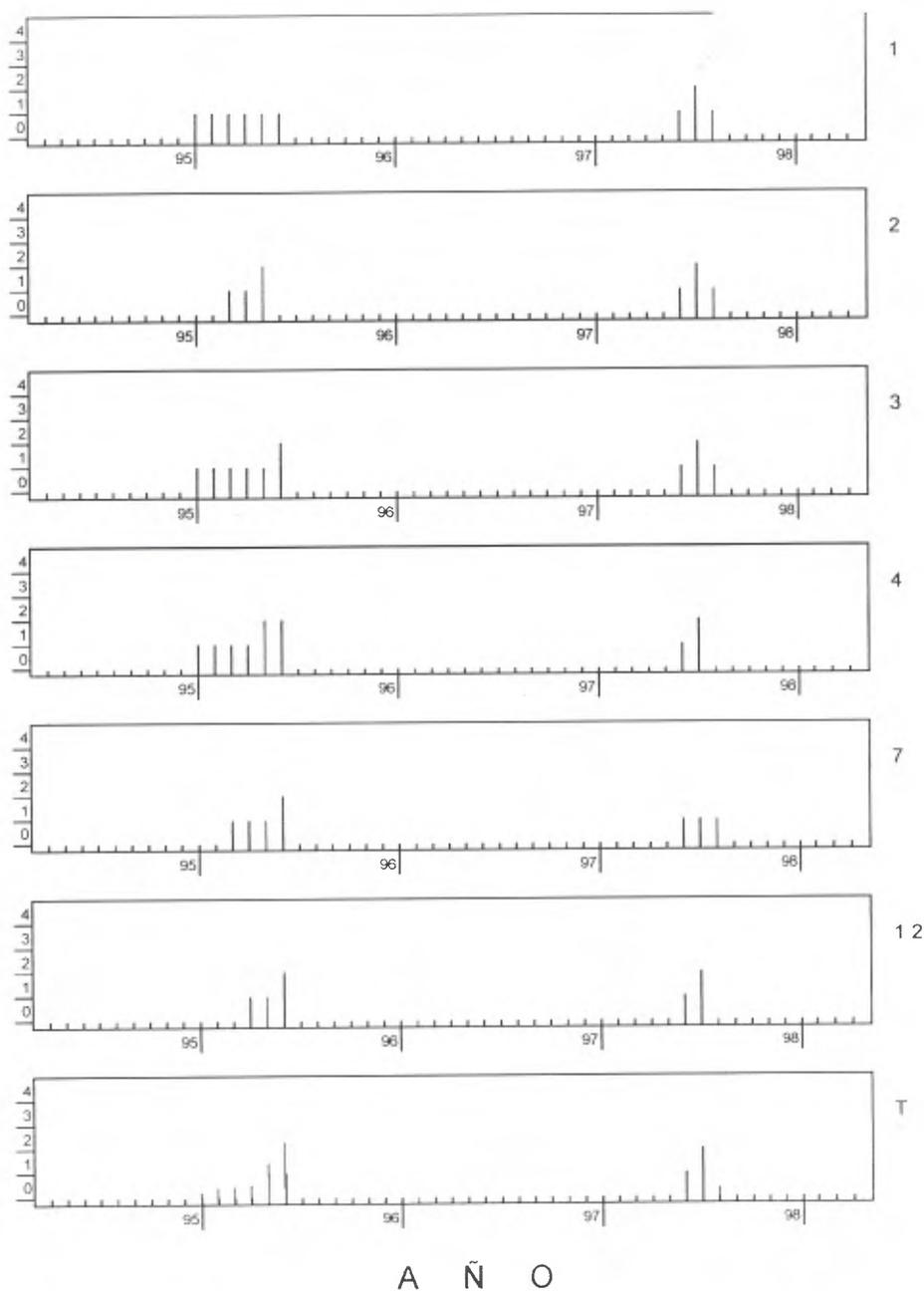


Fig. 18. Promedio total (T) (n:13) de floración y algunos ejemplos de árboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7 y 12) de *E. uxpanapensis*, árbol 15 no floreció. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica.

La floración tendió a asociarse con las variaciones de temperatura (n: 13, r: -0.19, 5%, ns).

#### Observaciones de las flores

En la Fig. 19 se puede apreciar racimos de flores opuestos en la inflorescencia de *E. uxpanapensis*, durante la floración de diciembre 1995 a mayo 1996 (Fig.14 y 24).

La Fig. 20 contiene una fotografía de microscopía electrónica de una flor, con estigma bífido y papilas probablemente multicelulares.

En la Fig. 21 se puede observar un corte transversal del ovario de una flor de *E. uxpanapensis* donde se distinguen numerosos rudimentos seminales. La Fig. 22 muestra varios estambres de una flor (monoica). Varios granos de polen trinucleados posiblemente germinando se pueden apreciar en la Fig. 23, los cuales fueron encontrados en el estigma de la flor.

#### Fructificación

*E. uxpanapensis* fructificó en tres ocasiones, durante los cuatro años del presente estudio. De la primer fructificación fue posible apreciar los últimos frutos, ya en proceso de dehiscencia, al inicio del estudio, por tanto, fue una observación sólo parcial (Fig. 14 y 24).

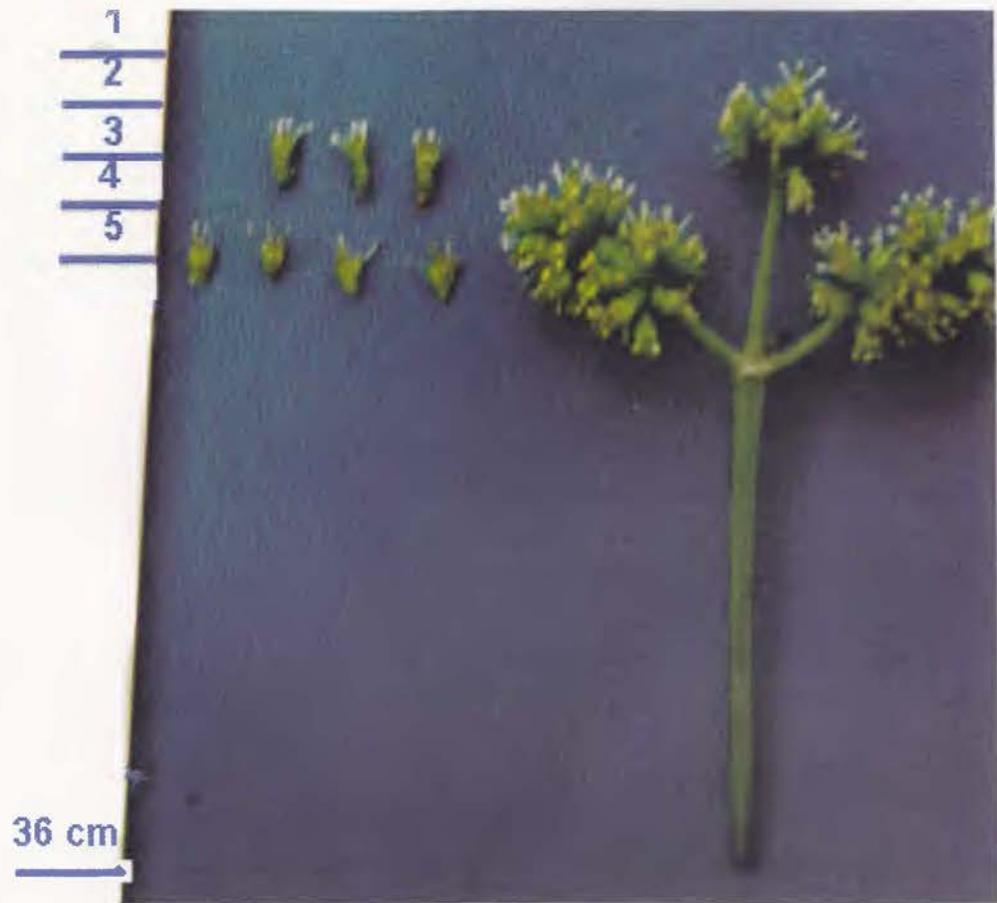


Fig. 19. Racimos de flores subopuestos en la inflorescencia de *Euxpanapensis*, REBAMB, Costa Rica, 1998.

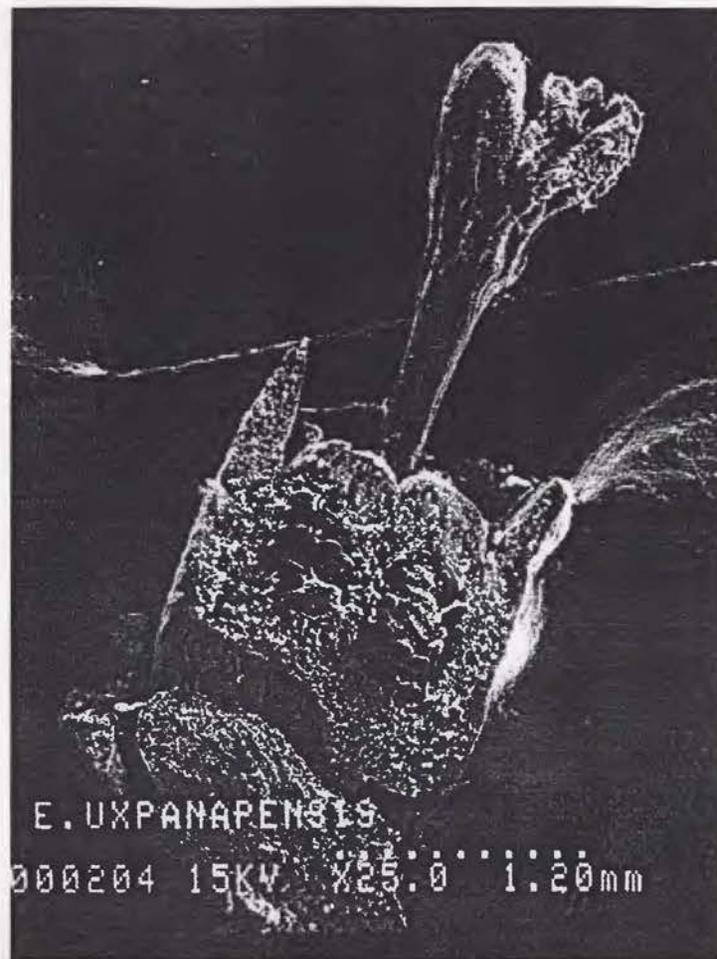


Fig. 20. Flor de *E. uxpanapensis*, estigma bífido. Tomada con microscopio de barrido. 1998.

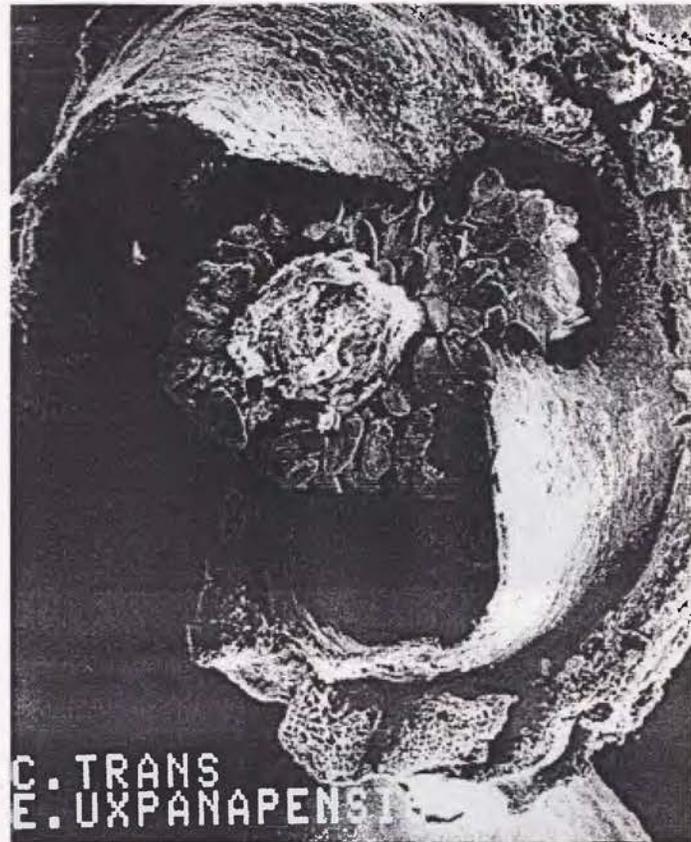


Fig. 21. Corte transversal de ovario con numerosos rudimentos seminales, de *E. uxpanapensis*, 75 X. Costa Rica, 1998.



Fig. 22. Estambres de *E. uxpanapensis*, foto tomada en microscopio electrónico de barrido, 150 X. Costa Rica, 1998.

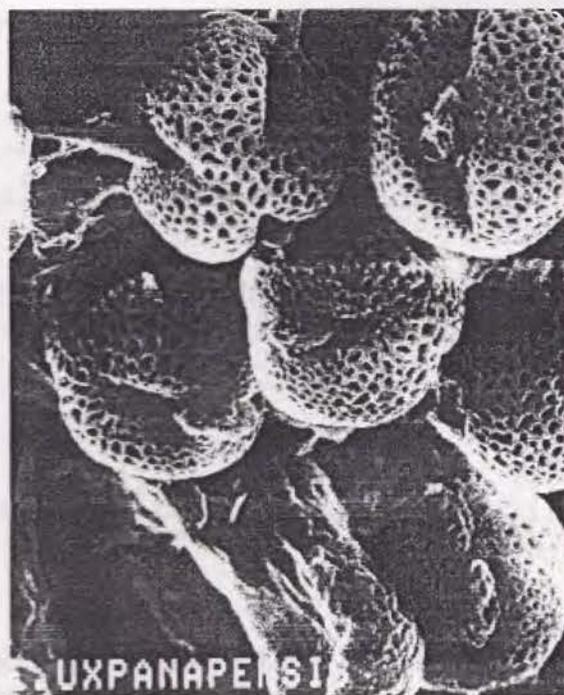


Fig. 23. Granos de polen germinando de *E. uxpanapensis* encontrados en el estigma de la flor. Fotos tomadas en microscopio electrónico 500 X. Costa Rica, 1998.

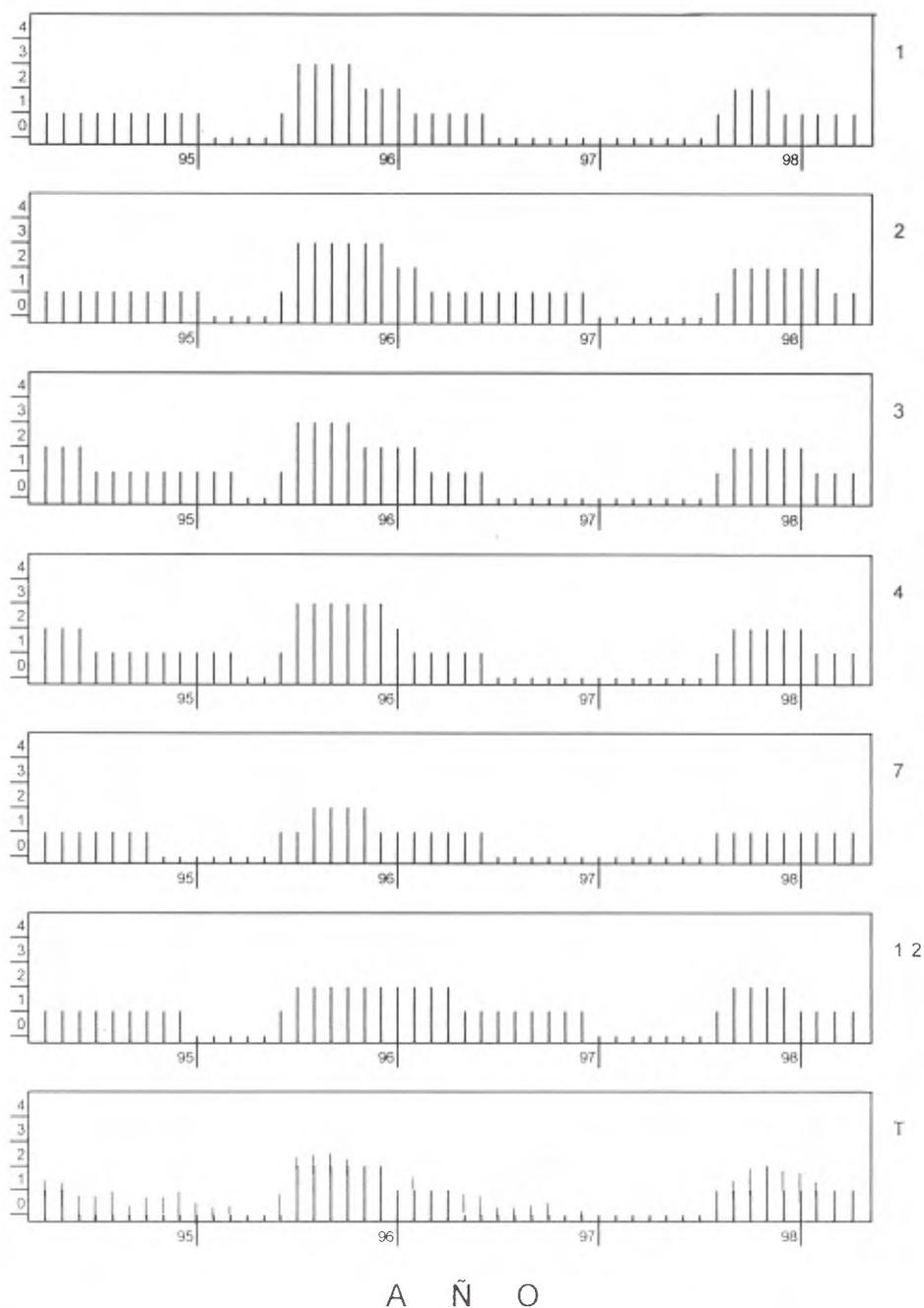


Fig. 24. Promedio total (T) (n:13) de fructificación y algunos ejemplos de arboles tomados al azar (1, 2, 3, 4, 7 y 12) de *E. uxpanapensis*, árbol 15 no fructificó. Marzo 1994 a marzo 1998. REBAMB, Costa Rica.

La segunda ocasión fue a partir de mayo de 1995 (n: 13, media de valor fenológico 2.6) y la tercera a partir de julio de 1997 (n: 12, media máxima del valor fenológico 1.9) (Fig. 14 y 24), marcando un lapso de 25 meses entre cada fructificación. Sin embargo, los frutos permanecieron 14 meses en los ejes, en la segunda fructificación, la cual se registró desde su inicio hasta su final. No se incluye en la Fig. 24 el eje 15 (DAP: 25 cm, el individuo más pequeño de la muestra observada), ya que tampoco fructificó.

La fructificación se correlacionó significativamente con precipitación (n: 13, r: 0.37, 5%) y humedad relativa (n: 13, r: 0.39, 5%), como se aprecia en la Fig. 16. La fructificación no se asoció con la temperatura.

### **G. Observaciones de los frutos**

Los frutos de *E. uxpanapensis* son cápsulas, inmaduros son verdes y en su madurez son pardas y dehiscentes (Fig. 25). En las muestras de frutos recolectadas se determinó que los frutos de *E. uxpanapensis* tenían una longitud que oscila de 0.8 hasta 4 mm (Fig. 26), 1 a 3.9 mm de ancho (Fig. 27) y un peso fresco de 0.0002 a 0.0215 g (Fig. 28) y con diferentes medias y DE que se muestran en el Cuadro 9.

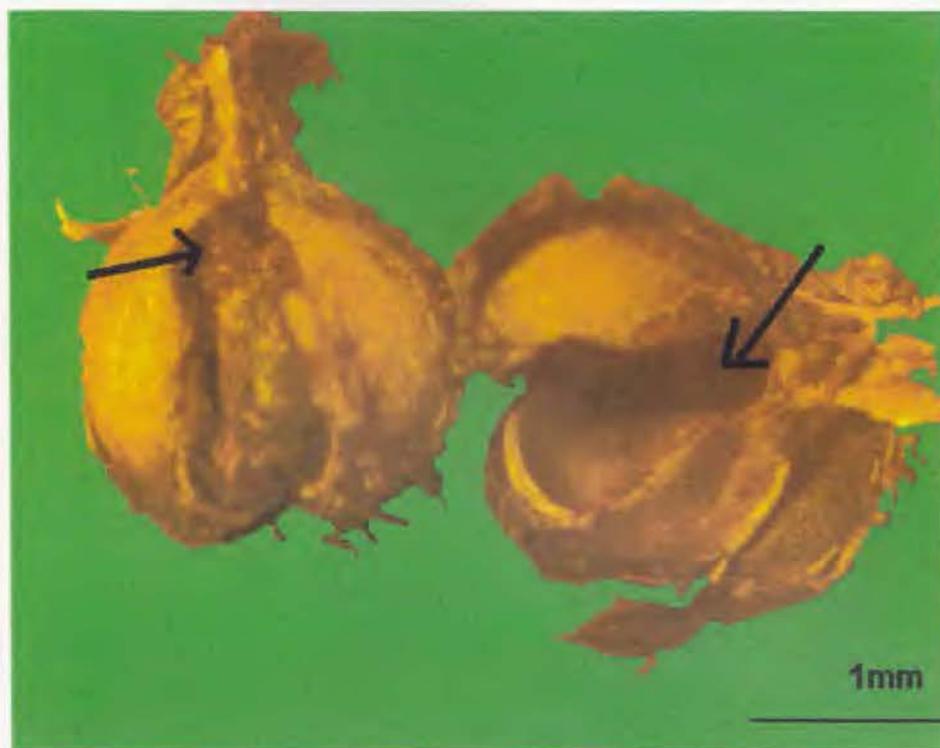


Fig. 25. Fruto de *E. uxpanapensis* , aproximadamente 2 mm de largo. Las flechas señalan aberturas hechas por las larvas del gorgojo dentro del fruto. Foto tomada al microscopio de luz(ML). REBAMB, Costa Rica, 1998.

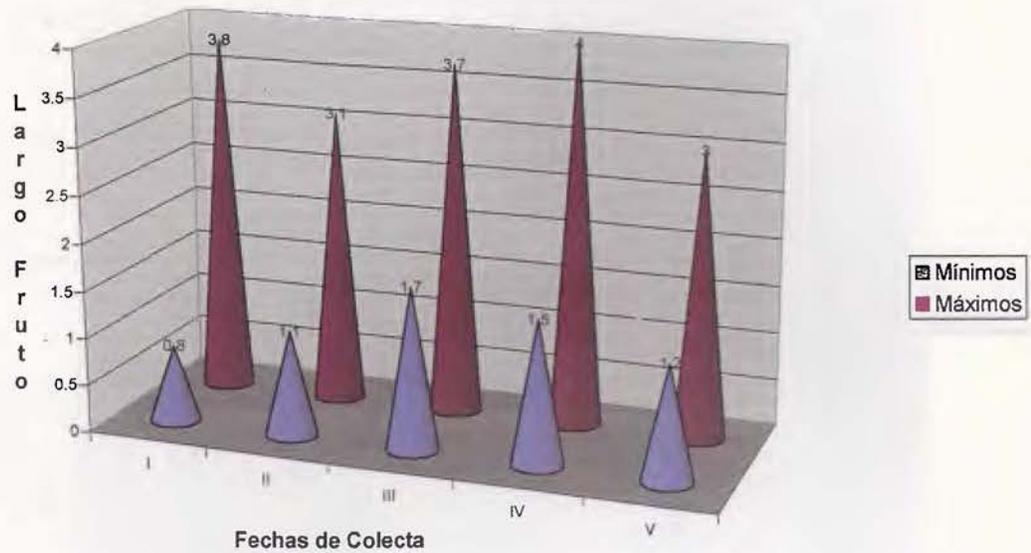


Fig.26. Mínimos y máximos absolutos del largo del fruto (mm) de *E. uxpanapensis*, durante las cinco colectas (n: 1000). Del 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica.

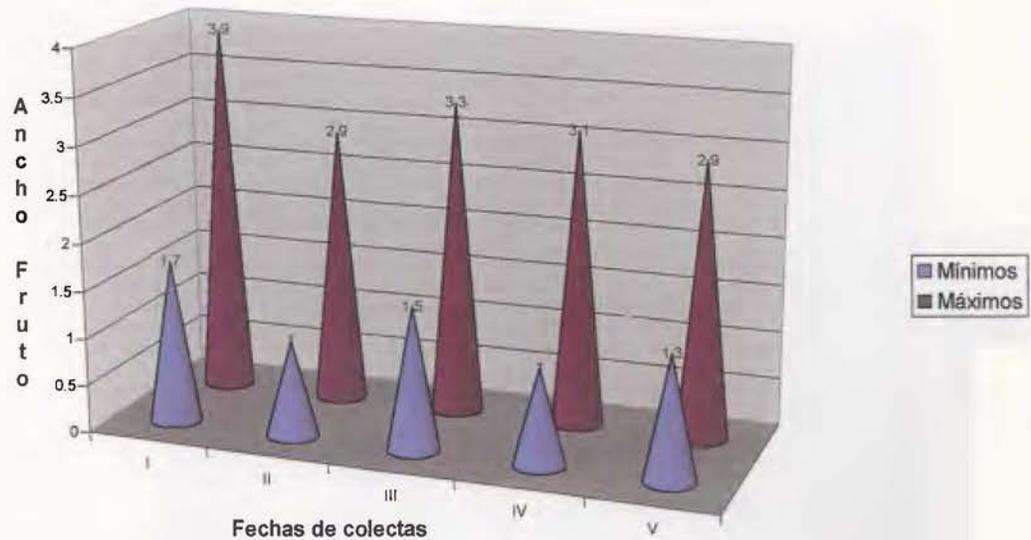


Fig. 27. Mínimos y máximos del ancho del fruto (mm) de *E. uxpanapensis*, Durante las cinco colectas (n: 1000). Del 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica.

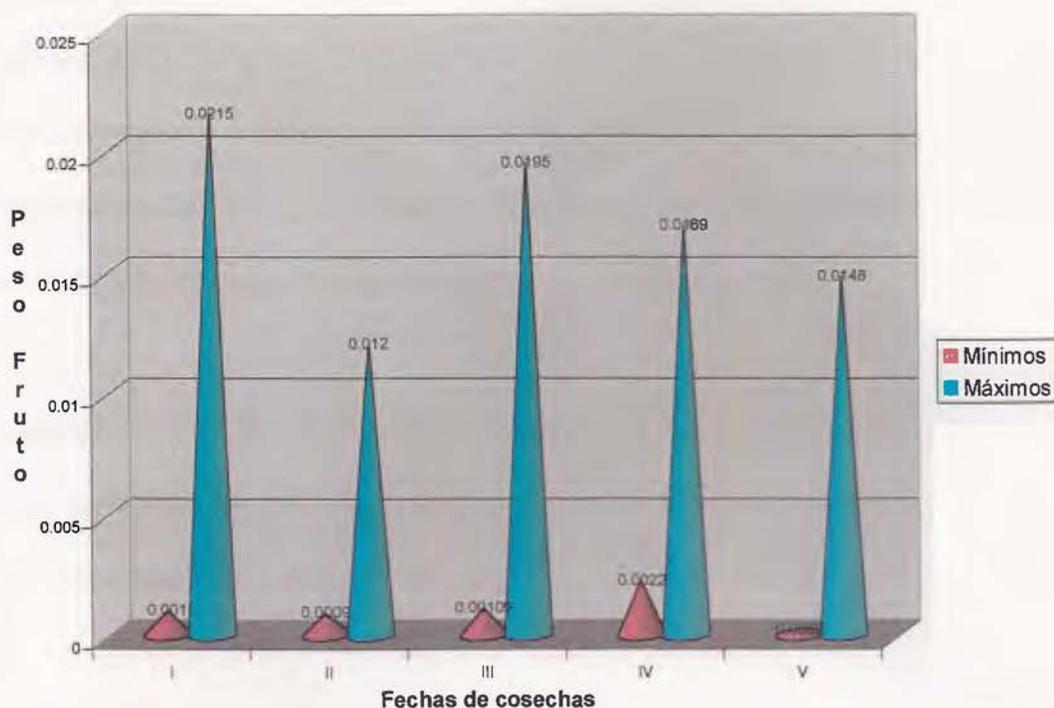


Fig. 28. Mínimos y máximos de peso (g) fresco de frutos (n: 1000) de *E. uxpanapensis*, durante las cinco colectas. Del 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica.

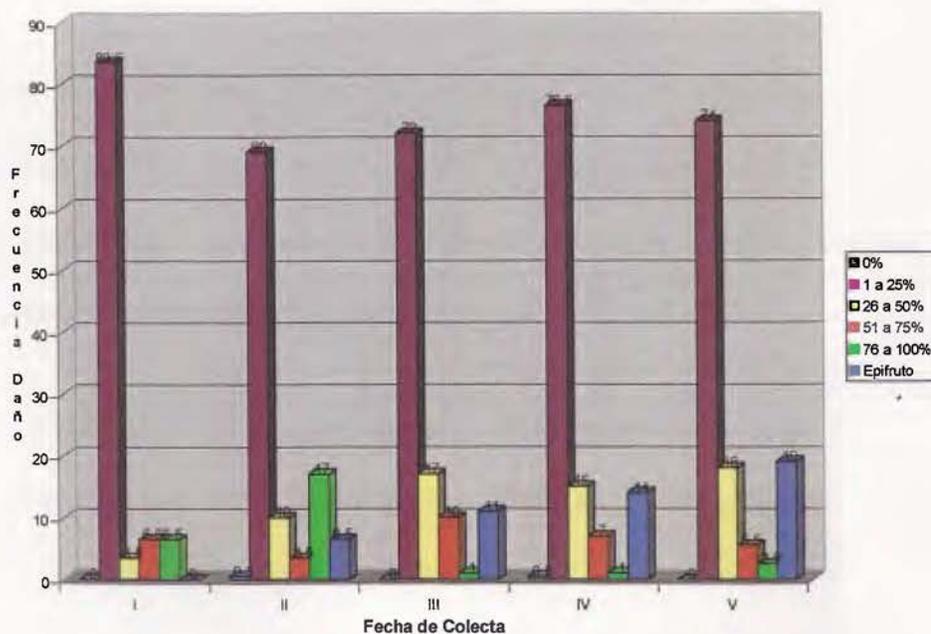


Fig. 30. Porcentaje de frecuencia de daños en frutos y epifruto, según categoría, de *E. uxpanapensis*, durante los cinco muestreos. Del 21 de agosto al 25 de noviembre, 1997, REBAMB, Costa Rica.

Aunque la tercera fructificación se inició en julio, la primer colecta, se realizó el 21 de agosto (Fig. 14 y Fig. 24). En esta colecta se observó que los frutos tenían perforaciones de entrada (Fig. 29a. y b.), probablemente hechas por un gorgojo para ovopositar (Hanson, comunicación personal). Más de 95 % de los frutos presentaron daños durante las cinco recolecciones (Fig. 30).

El gorgojo es del género *Eulechriof*, especie aún por determinar (LaPierre, comunicación personal) En las Fig. 31a. y b. se observa el gorgojo adulto y junto al fruto de *E. uxpanapensis*, respectivamente.

Por otra parte, en las Fig. 32a. y b. se puede apreciar los agujeros que el gorgojo probablemente perfora para salir. Estos se encontraron en las dos últimas recolecciones de frutos.

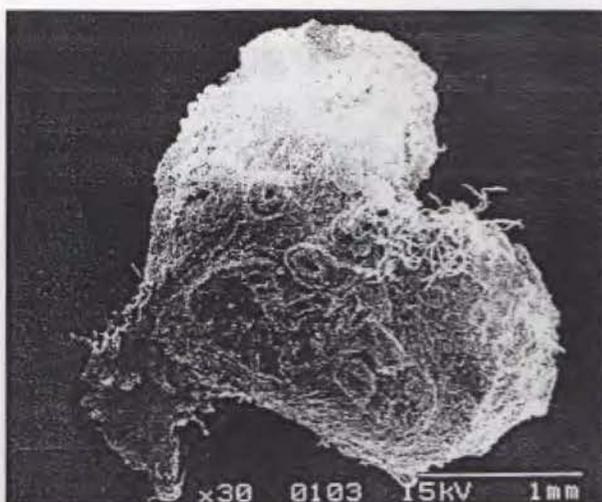
También fueron detectadas larvas de diferentes especies dentro de los frutos, desde la primer colecta. Se encontró larvas de ácaros dentro de los frutos y, adultos en la superficie. En ese momento las semillas estaban verdes, inmaduras y ya se encontraban dañadas por el gorgojo.

Se halló una larva de insecto en las ramitas, cerca del pedúnculo, en agosto de 1995. Esto provocó que muchos frutos se dañaran y no alcanzaran su madurez.

---

Hanson, P. 1998. Comunicación personal. Universidad de Costa Rica.  
La Pierre, L. 1998. Comunicación personal. Universidad de California

a



b

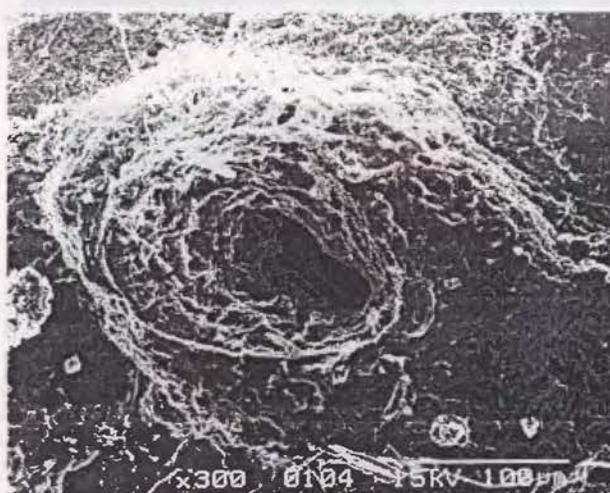


Fig. 29. a. Fruto de *E. uxpanapensis* con perforaciones de entrada de gorgojo.  
b. acercamiento de una perforación de entrada (ME).  
REBAMB, Costa Rica, 1998.

a.



b.



Fig. 31. a. Gorgojo *Eulechriof* sp., depredador de semillas de *E. uxpanapensis*  
b. mitad de fruto y el gorgojo. REBAMB, Costa Rica, 1998.

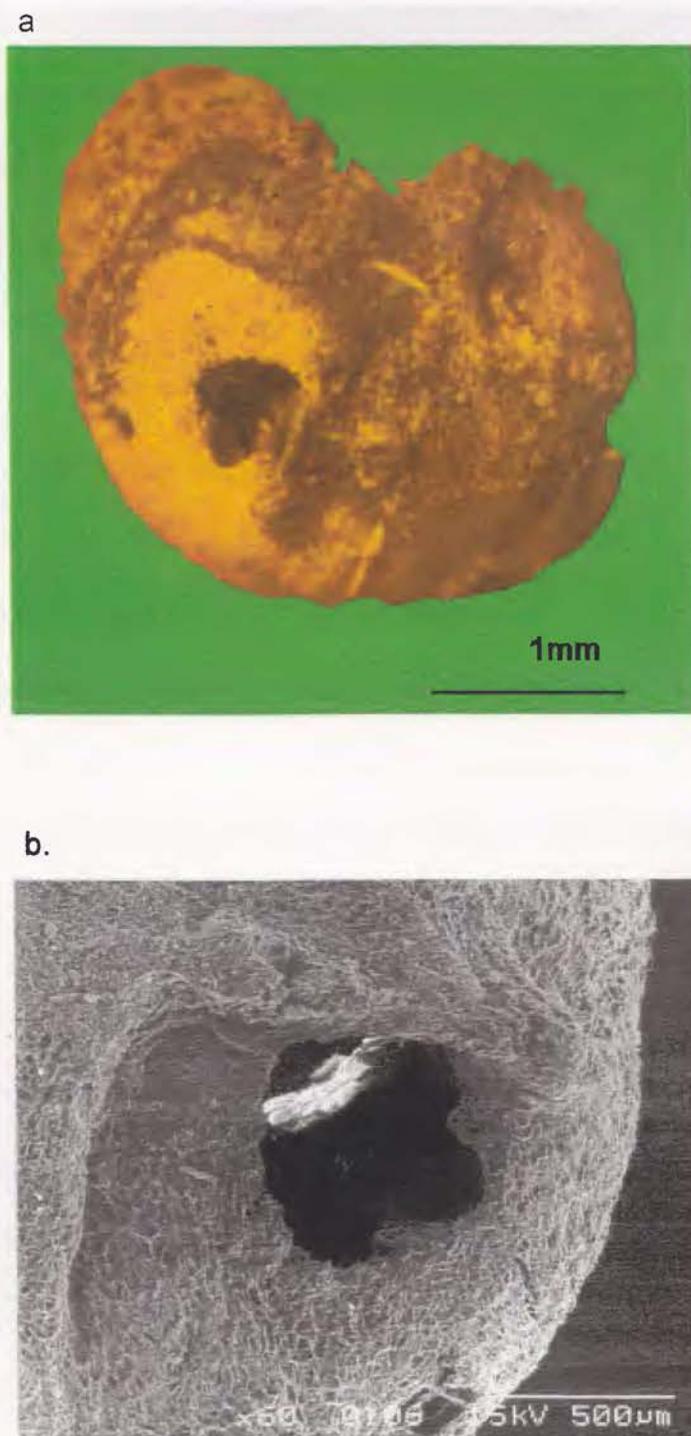


Fig. 32. Perforación de salida del gorgojo, en el fruto de *E. uxpanapensis*. REBAMB, Costa Rica, 1998.

En la tercer colecta de frutos, en noviembre, se observó al abrir algunos de los frutos, que ya no contenían semillas. En muestreos aleatorios de frutos colectados durante las diferentes colectas se estimó que un 98% de las semillas se encontraban dañadas o destruidas. En la última colecta, aproximadamente un 70% de los frutos se habían abierto, y los restantes tenían indicios de que la dehiscencia ya se iniciaba.

En la Fig. 33 se puede observar una semilla, que también está dañada. Cabe recalcar, que son dos semillas por fruto, las cuales tienen una longitud aproximada a 1mm de longitud y tienen testa dura. Un primer intento de germinación con nueve semillas en papel absorbente con agua, no tuvo éxito.

Se observó que cuando se rasgaban frutos, éstos tenían sustancias que cristalizan.

#### **Epifruto:**

La presencia de diminutas plantas creciendo sobre frutos fue detectada en la segunda colecta de frutos (Fig. 34) (Cuadro 10), en el mes de setiembre. Entre éstas se identificó la hepática foliosa *Lepidolejeunea sp.*(Fig. 34) y una especie de musgo perteneciente a la familia Pottiaceae (Morales, comunicación personal), así como una cianofícea (Fig. 34).

En el Cuadro 10 se puede ver como la cantidad de frutos con epifruto fue en aumento hasta la tercera recolección, cuando el fruto aún se mantenía verde.

Ya para la última recolección se detectó una tendencia a disminuir la presencia del epifruito.

Cuadro 9. Media y desviación estándar (DE) del largo, ancho y peso fresco de los frutos de *E. uxpanapensis* durante las cinco colectas, durante la tercer fructificación observada de agosto a diciembre 1997. REBAMB, Costa

Colecta	Longitud		Ancho		Peso Fresco	
	Media	DE	Media	DE	Media	DE
I	2.7	0.48	2.6	0.48	0.0989	0.003
II	2.2	0.39	1.9	0.32	0.0056	0.002
III	2.7	0.41	2.6	0.39	0.0107	0.004
IV	2.5	0.45	2.4	0.35	0.0087	0.003
V	2.2	0.27	2.1	0.28	0.0043	0.003

Cuadro 10. Número de total frutos observados con epifruito (n: 1000) de *E. uxpanapensis*, de julio a diciembre 1997. REBAMB, Costa Rica.

Colecta	# Frutos con Epifruito
I	0
II	13
III	23
IV	28
V	22



Fig. 33. Semilla de *E. uxpanapensis*, ya dañada. REBAMB, Costa Rica, 1998.



Fig. 34. Hepática foliosa *Lepidoleujenea* y cianofícea creciendo como epifruto, en *E. uxpanapensis* (ME), diciembre, 1998. REBAMB, Costa Rica.

## DISCUSION

### A. Análisis de suelos

Weber *et al.* (1996) y Buljovic (1994), determinaron que las concentraciones de nutrimentos en el suelo de la REBAMB (Inceptisoles) son bajas, en comparación con otros suelos tropicales, lo que también se encontró en las muestras de las parcelas 1 y 2 del presente estudio. Weber *et al.* (1996) señalaron que estos suelos son poco productivos.

Weber *et al.* (1996) también sugieren que las diferencias en la disponibilidad de los nutrimentos en los muestreos edáficos que ellos realizaron en un radio de 1 m alrededor de seis especies de helechos arborescentes y a una profundidad de 30 cm, pueden ser causados por la gran heterogeneidad de los suelos en esta Reserva Biológica. Esta heterogeneidad de suelos podría ser la causa de las diferencias de densidades y distribución de la especie, encontradas entre las parcelas 1 y 2. Moser y Breckle (1997) sugieren que la heterogeneidad de suelos en la REBAMB puede servir como un intento para explicar la preferencia para el establecimiento de especies.

Al respecto Clark (1994) indica que la demografía ( que a su vez afecta la densidad y distribución de las especies) de muchas plantas varía debido, entre otros aspectos, a las diferencias en las cantidades de nutrimentos, como por ejemplo el fósforo.

Aunque en este caso se encontró una diferencia entre parcelas de apenas 0.6 mg/litro de fósforo, en otros elementos, las diferencias entre parcelas fueron mayores para el K, Cu, Fe y Zn.

## B. Estructura de Población

La densidad relativamente alta de *E. uxpanapensis* encontrada se había observado ya en la REBAMB en una hectárea, en la que esta especie alcanzaba un IVI de 40 % con respecto a un total de 94 especies de árboles (Wattenberg *et al.* 1996). *E. uxpanapensis* en este estudio presentó densidades que disminuyeron conforme a su edad, y describió una tendencia a "J" invertida, lo que también encontraron Schroers y Breckle (1997) en *E. auriculata* en otra hectárea de bosque, en la REBAMB.

Por otra parte, la mayoría de los ramets estaban en esta categoría de plántulas lo que explica el alto porcentaje de plántulas con respecto a juveniles y adultos. Esta especie tiene alta capacidad de rebrotar, pero alta mortalidad después. Brenes y Di Stéfano (1996-1997) realizaron un ensayo con estacas de esta especie, en el cual se logró que en la semana 36, ya el 60% de éstas tenían brotes foliares y 40% hojas, pero no se obtuvo un amplio crecimiento radicular al finalizar el ensayo, lo que produjo alta mortalidad de estacas y probablemente también provoque alta mortalidad de ramets en condiciones naturales.

La diferencia de cerca de 21 % entre las parcelas 1 y 2 en plántulas, Fig. 6, se debió a que en la parcela 1 se encontraron mayor cantidad de ramets en esa categoría, que en la parcela 2.

La alta mortalidad de ramets que están en la categoría de plántulas puede ocurrir por otras razones. Por ejemplo Streitwolf *et. al.* (1997) determinaron que los ramets de la hierbas *Prunella vulgaris* y *P. grandiflora*, se mostraron altamente dependientes de los efectos de micorrizas para su crecimiento, en un experimento en invernadero con suelos estériles e inoculados con *Glomus spp.* Esos resultados señalaron la importancia potencial de la diversidad de micorrizas como un determinante de la estructura de población de plantas, en un ecosistema (Streitwolf *et. al.* 1997).

Alpert (1996) estudió en ramets de *Fragaria chiloensis*, una hierba de las dunas en Franklin Point, California, el compartimiento de nutrimentos. Los efectos aparentes de compartir nutrimentos incluyeron un aumento significativo en la biomasa total de los ramets más jóvenes, así como una posible disminución en la biomasa de los ramets más viejos, lo que podría ocurrir también en ramets de *E. uxpanapensis*.

Por otro lado, Streitwolf-Engel *et. al.* (1997) señalan que la plasticidad morfológica es importante en la eficiencia de obtener recursos para las plantas.

Ellos indican que si las plantas pueden responder morfológicamente a sitios de recursos altos, ésto les puede permitir maximizar la adquisición de recursos y consecuentemente su capacidad de adaptación vegetativa.

La disminución en el porcentaje de ejes en las categorías de altura-diámetro más grandes, también podrían deberse a que los ramets tienen que competir por los mismos recursos. En este tipo de bosque la competencia no es sólo por nutrimentos sino que además es por luz, la cual toma un valor muy importante para determinar el tipo de vegetación (Römich *et al.* 1996).

Por otra parte, se observó que los ejes de *E. uxpanapensis* crecen lentamente mientras son parte de la rama, tal vez debido a que se invierte poca energía en desarrollar diámetro y altura, ya que concentran su energía en desarrollar raíces. Además, es posible que ocurra un raleo natural por competencia intraespecífica.

La estructura de población parecida a la de "J" invertida en este caso, puede deberse no sólo a los fenómenos que puedan ocurrir a nivel de los ramets sino también al éxito en su dispersión de frutos y semillas. De esta dispersión dependerá en mucho las densidades de adultos (en este caso de 10.5 ejes / ha) y los patrones de establecimiento, así como de su estructura genética (Hamrick y Nasson 1996). Por su parte, Wattenberg *et al.* (1996) encontraron que sólo un 0.5% de los árboles de *E. uxpanapensis* en una hectárea, logran alcanzar el estrato superior.

Mientras tanto, Condit *et. al.* (1996), en un estudio de comparación a gran escala, de la estructura y diversidad de parcelas de 50 ha, realizado en Malasia, Panamá e India, concluyeron que la abundancia y distribución de muchas especies están determinadas más bien por la distribución aleatoria, que por interacciones determinísticas. Ellos agregan que las curvas de especies/área tienen diferentes formas, por los diámetros diferentes.

La frecuencia de adultos *E. uxpanapensis* en este estudio fue alta (9% en promedio), si se compara con la frecuencia de *E. auriculata* de 6%, encontrada por Schroers y Breckle (1997) en la REBAMB.

El área basal total de esta especie (ejes mayores a 10 cm de DAP) fue de 3.05 m<sup>2</sup>/ ha (parcela1) y de 5.38 m<sup>2</sup>/ ha (parcela 2). Wattenberg y Breckle (1995) señalan la especie en estudio como una de las más dominantes de la REBAMB. Schroers y Breckle (1997) calcularon un área basal total en *E. auriculata*, de 37.2 m<sup>2</sup>/ ha y de 3.2 m<sup>2</sup>/ ha, en parcela 1 y 2 respectivamente, en la REBAMB.

No existió correlación entre volumen de cono truncado y número de ramets (r: -0.006, n: 18, 5%, ns) ni con número de anclajes (r: -0.045, n: 18, ns), por lo que al parecer el número de ramets y de anclajes dependen de otros factores.

Di Stéfano y Brenes (1996-1997) encontraron una alta variabilidad en el número de brotes en estacas de *E. uxpanapensis* de tres clases diferentes de biomasa, las estacas provenían de un mismo árbol. Además de la biomasa y la forma del corte, esta variabilidad puede deberse a diferencias en la concentración de nutrimentos, cofactores, carbohidratos y reguladores de crecimiento, edad, estado fenológico y las condiciones microambientales (Momose 1978, Reuvine *et al.* 1990). Otro de los factores que podrían afectar sensiblemente el éxito de los ramets podría ser la luz y la humedad que podría afectar en especial la rizoogénesis (Mesén *et al.* 1992).

### C. Daños y epifilia

El 96.3% de las plántulas de *E. uxpanapensis* se encontraban dañadas debido a la influencia de factores bióticos como herbivoría, hongos y daños mecánicos.

Di Stéfano y Hurtado (1996) encontraron que tan sólo un 13.5% de la vegetación leñosa del sotobosque de la REBAMB, no presentó algún tipo de daño. Los factores bióticos son muy importantes para el establecimiento de árboles en el bosque tropical (Hubbel y Foster 1987, Howe y Smallwood 1982, Clark y Clark 1984, Sprenger *et al.* 1996). Estos daños podrían eventualmente causar mortalidad y provocar cambios en la dinámica de poblaciones (Di Stéfano y Hurtado 1996).

Janzen (1970) y Connell (1971) señalaron que la alta diversidad de especies de plantas característica de comunidades tropicales ha sido atribuida a patrones espaciales de la mortalidad de semillas y plántulas, como resultado de herbivoría. Marquis (1987) observó en ramets de *Piper arieianum* en La Estación Biológica La Selva, Costa Rica, que la fauna herbívora, daña más a ciertas plantas individuales debido probablemente a características genéticas de éstas.

Los daños mecánicos tuvieron mayor incidencia en las escalas desde el 1 hasta el 50% y apenas un porcentaje del 3.2 y 7.7 no presentaron éstos. Di Stéfano y Hurtado (1996) encontraron que en el sotobosque, menos del 7% de las plantas presentaron quebraduras. Los daños mecánicos no se asociaron con la altura de las plántulas, aunque si existió una tendencia en la parcela 2. Estos últimos autores observaron que las quebraduras fueron más frecuentes en las categorías superiores de tamaño en el sotobosque, debido probablemente a una menor supervivencia de las plantas más pequeñas (Di Stéfano y Hurtado 1996). Clark (1994) indicó que las relaciones entre densidad de plántulas, daños y mortalidad de plántulas, sugieren que algunos de los daños son los responsables del proceso de su distribución, como en *Dipterix*.

Pocos de los daños observados en las plántulas de *E. uxpanapensis* se asociaron significativamente con la altura de éstas. Coley (1987) en un estudio realizado en Barro Colorado con 47 especies forestales, determinó que las plantas más pequeñas se defienden mejor, que las mayor edad.

## D. Ramets

La población de *E. uxpanapensis* presentó la caída de algunos de sus árboles y de ramas, como se mencionó anteriormente. Este fenómeno de caída de árboles y ramas es muy importante en los bosques tropicales (Van der Meer y Bongers 1996) y tienen consecuencias como destrucción de vegetación, emergencia de plántulas, y como en este caso el establecimiento de ramets.

La caída de árboles de esta especie con relativa frecuencia puede deberse a varios aspectos entre estos, a que *E. uxpanapensis* tiene la capacidad de establecerse en sitios con pendientes hasta de 44 grados como se observó en esta investigación, lugares que son susceptibles a la erosión, fuertes precipitaciones como la registrada durante el huracán César y su sistema radical superficial observado, probablemente dificulta mantener un peso enorme en pie. Sprenger *et al.* (1996) señalan que las lluvias muy fuertes y las pendientes escarpadas favorecen la caída de los árboles de *Plinia salticola*, en la REBAMB.

En *E. uxpanapensis* el factor que puede influir más en el desprendimiento de ramas es que su copa es asimétrica. No obstante, Van der Meer y Bongers (1996) señalan otros factores como ataques de hongos u otros patógenos, eventos externos casuales, un lento proceso de muerte (proceso interno), y la combinación de éstos.

La estrategia de propagación vegetativa de esta especie es señalada por Pulliam (1996) en otras especies como una reproducción pasiva por cuanto no hay oportunidad de selección de hábitat, lo que trae como consecuencia que el hábitat disponible sea mínimo para desarrollar agrupaciones de individuos de una especie.

Es probable que la propagación por medio de ramets contribuya a estructurar la población. Por otro lado, se debe considerar que las semillas fueron depredadas masivamente, por lo menos durante este estudio, en las tres fructificaciones observadas, por diferentes organismos, lo que resta grandes probabilidades de dispersión, germinación y reclutamiento a nuevos individuos. Como se pudo observar en la última fructificación los frutos fueron dañados en más del 95% y las semillas devoradas especialmente por el gorgojo *Eurechliof sp.*

Por otra parte, esta propagación cuenta con condiciones climáticas favorables, como humedad relativa alta (81 a 90% promedio, Fig. 2) y temperaturas relativamente estables (Figs. 2 y 3) (Schroers y Breckle 1997), y la presencia de musgos que propician el enraizamiento, tanto en árboles en pie como en caídos y ramas desprendidas (p.e. Fig.9 a.-b). Estas raíces al entrar en contacto con el suelo, permiten a esas ramificaciones continuar su desarrollo independiente de la planta madre (Botina 1990). Este comportamiento facilita la efectiva y rápida propagación vegetativa en el medio natural de la planta y asegura el mantenimiento de las poblaciones naturales (Zanoni 1975; Wong y Jones 1986).

También Gartner (1989) observó que 12 especies de *Piper*, arbustos de La Selva, Sarapiquí, Costa Rica, también tienen la capacidad de reproducirse vegetativamente. En un conteo que realizó, estimó que un 40% de las ramas clavadas en el suelo produjeron raíces, obteniendo así propagación clonal.

### **E. Distribución espacial de ejes de *E. uxpanapensis***

Sprenger *et al.* (1996) y Schroers y Breckle (1997) observaron que *Plinia salticola* y *E. auriculata* respectivamente, se distribuyen en general, en una hectárea de bosque estudiado, de una forma muy parecida a *E. uxpanapensis* en este estudio: solamente las plántulas y juveniles tienen distribución agrupada y los adultos distribución aleatoria (parcela 1: Fig. 11,  $p=0.027$ ,  $n=15$ , 1% y parcela 2: Fig. 12,  $p=0.0025$ ,  $n=18$ , 1%). Hubbell y Foster (1987) indican que cada especie limita el crecimiento de su propia población más de lo que limita el de las otras especies, de manera que los procesos denso-dependientes impiden a cualquier especie hacerse completamente dominante.

En el caso de *E. uxpanapensis*, en las dos hectáreas analizadas esta distribución agrupada en la mayoría de plántulas y juveniles, debe estar respondiendo a su estrategia de propagación vegetativa. En estudios realizados en distribución espacial de clones y ramets, con marcadores genéticos, se ha determinado que la distribución de ramets es agrupada ya que está espacialmente limitada y que el número y tamaño de los clones está afectada por la frecuencia de reproducción sexual (Harada *et al.* 1997).

Harada *et al.* (1997) consideran que las plantas producidas vegetativamente tienen una tendencia a encontrarse cerca del árbol padre, mientras que las semillas tienen un ámbito de distribución más grande. Ellos agregan que entre más larga sea la distribución del ramet del árbol padre, más importante es la reproducción vegetativa. Rhodes y Odum (1996) señalan que la distribución esperada de la variabilidad genética de poblaciones y entre ellas está fuertemente ligada tanto a la organización física de las plantas, como a la capacidad de dispersión de cada especie. Este último aspecto es compartido con Pulliam (1996), quien además agrega que la selección de hábitat es otro factor determinante para la distribución de la información genética de una población.

Por otra parte, la dispersión de las semillas debe influir en la distribución aleatoria de esta especie. Se localizó al menos una plántula muy pequeña (7 cm de altura) creciendo sobre un tronco caído de un helecho arborescente. Esta dispersión de semillas aseguraría alguna variabilidad genética en la población. Muchas especies han desarrollado mecanismos evolutivos (como las características fisiológicas, demográficas y comportamiento) o han diseñado estrategias para aprovechar los recursos y oportunidades de reproducción y provocar así las variaciones de distribución en el espacio y en el tiempo (Rhodes y Odum 1996).

## F. Fenología

### Caída de follaje

Los ejes observados de *E. uxpanapensis* siempre presentaron caída de follaje en menor o mayor grado, a través del estudio. Pareciera que esta especie no es anual según la clasificación de Newstrom *et al* (1993), sino que es continua, en cuanto a la caída de follaje.

La caída de follaje presentó seis picos altos (Fig. 14 y Fig. 15) y cuatro de ellos ocurrieron de enero a mayo (Fig. 2), época que coincide con la disminución de la precipitación la cual es considerada por varios autores como época seca o menos lluviosa en la REBAMB (Römich *et al.* 1996, Wattenberg *et al.* 1996). En estos meses algunas especies del lugar como *Plinia salticola* pierden follaje por menor cantidad de agua en el suelo (Sprenger *et al.* 1996) o en *Gliricidia sepium*, en la que se determinó una correlación negativa entre humedad del suelo y caída de follaje (Fournier y Herrera de Fournier 1986). Frankie *et al.* (1974) también encontraron en La Selva, Costa Rica, un máximo de caída de follaje de ese bosque siempreverde a principios de la estación menos lluviosa.

La caída de follaje de *Pterocarpus hayesii*, especie arborescente que crece también en la REBAMB, fue entre octubre y diciembre y permaneció sin hojas hasta abril (Römich *et al.* 1996). Sin embargo, estos autores encontraron en la REBAMB que *Inga leonis* mantiene sus hojas en la época de escasas lluvias de enero a abril. Richards (1996) señala que en las especies de árboles de los bosques tropicales lluviosos la caída del follaje puede darse en cualquier época del año, pero que muchas especies son estacionales.

Los tres picos más altos de caída de follaje, se traslaparon con los finales de los períodos de fructificación, en la mayoría de los árboles en estudio (Fig.14 y Fig. 15). Estos traslapes los habían observado Ortiz y Fournier (1983) en 61 especies arbóreas, en el bosque de Cataratitas, lugar adyacente a la REBAMB, y probablemente favorecen una mejor dispersión de las semillas, durante la época de lluvia de semillas (con la apertura de sus frutos dehiscentes y la acción del viento). Foster (1982) sugiere que las plantas diseminadas por el viento, en Barro Colorado, fructifican presumiblemente aprovechando la temporada de ausencia de hojas. Las especies de frutos explosivos del dosel como *Hura crepitans* y *Bauhinia reflexa* maduran sus frutos cuando hay mayor cantidad de árboles sin hojas ( Foster 1982).

Por otra parte, Fournier y Herrera de Fournier (1986) y Céspedes (1991) indican que las variaciones de caída de follaje y brotes foliares de especies tropicales durante la estación lluviosa pueden deberse a ritmos internos, los que a su vez se deben en parte a variaciones en niveles hormonales (Fournier y Herrera de Fournier 1986).

## Brotos Foliare

Esta especie invirtió mucha energía en crecimiento vegetativo durante los cuatro años de observación, ya que tuvo ocho períodos prolongados de brotes foliares, más bien fueron cortos los períodos sin estos. La producción de hojas jóvenes sucede continuamente, en la mayor parte del año en muchos árboles tropicales (Richards 1996).

Esta especie mostró ser muy dinámica por su continuo crecimiento vegetativo. Los períodos de brotes foliares se traslaparon en su gran mayoría con los de caída de follaje, comportamiento ya citado por Richards (1996) y Longman y Jeník (1987) quienes comentan que una gran proporción de árboles de bosques tropicales lluviosos nunca están desnudos de hojas y que la caída de hojas viejas es rápidamente seguida por la aparición de hojas jóvenes.

En esta especie, el crecimiento vegetativo ocurrió con mayor intensidad durante la época menos lluviosa, similar a lo que encontraron Ortiz y Fournier (1983) en el bosque de Cataratitas, San Ramón, Costa Rica y McClure (1966) y Medway (1972), citados por Richards (1996), quienes observaron durante seis años, 61 especies de árboles desde una plataforma a 43 m de altura en Ulu Gombak, Malaya. Cuando el agua no es un factor limitante, la selección favorecerá la producción de hojas y flores en estaciones cuando la radiación es alta y la herbivoría es baja (Wright y Van Schaik 1994).

Estos últimos autores señalan que las condiciones atmosféricas como presencia de nubes y los déficits de saturación atmosférica pueden ser críticos, para el comportamiento fenológico de las especies de árboles del bosque tropical lluvioso.

## Floración

La floración de esta especie no es anual, ya que tuvo períodos sin flores de 28 meses. Las especies tropicales "siempre en flor" son pocas, la gran mayoría florecen de manera iintermitente, una o más veces al año, o florecen en intervalos más largos (Richards 1996), como en este caso. Opler *et al* (1980) señalaron que no todas las especies de arbustos de Rubiaceae, en La Selva, florecen todos los años y por su parte Ashton (1982) citado por Richards (1996) señala que dos especies dipterocarpos florecen sólo en intervalos de varios años.

La floración de este madroño tampoco es estacional ya que la primera floración fue de noviembre de 1994 a julio de 1995 y la segunda floración fue de marzo a setiembre de 1997. Schroers *et al* 1996, observaron que *E. auriculata* floreció por dos semanas en enero y febrero, en dos ha en estudio en la REBAMB. Por su parte, Corner (1988) indica que hay especies que los intervalos de floración son muy irregulares.

Mientras tanto, Newstrom *et al.* (1993) encontraron que *Sapranthus campechianus* (Annonaceae) tiene episodios de floración en ciclos multianuales, en La Selva, en un estudio de cinco años de duración.

Estos últimos autores señalan que esos patrones observados, contienen pocos datos para determinar la regularidad, duración o estacionalidad de la floración y que las especies tropicales al contrario de las especies de bosques templados, comúnmente tienen patrones heterogéneos a un nivel dado (Newstrom *et al.* 1993; Richards 1996).

En la floración de los ejes observados de *E. uxpanapensis* se encontraron diferencias ya que no todos florecieron al mismo tiempo e incluso el eje 15 nunca floreció. En *E. auriculata*, se observó que el inicio de su floración estuvo separada, por varios días en distintos ejes (Schroers *et al.* 1996) y en *E. pastoensis*, Colombia, en observaciones fenológicas discontinuas, la floración apareció en abril, mayo, julio, agosto, setiembre, noviembre, diciembre y enero (Botina 1993). Newstrom *et al.* (1993) sugieren que la sincronía puede ocurrir más en intervalos de no floración más que en períodos de floración.

La floración aumentó ligeramente con el aumento de la temperatura. Por otra parte, la aparición de flores de la muestra observada varió inversamente con respecto a la precipitación y humedad relativa. Bullock y Solís-Magallanes (1990), Newstrom *et al.* (1993) y Van Schaik *et al.* (1993), sugieren que la hidroperiodicidad (ciclos húmedos y secos) o la escasez de luz pueden tener un papel en la inducción a la aparición de botones en especies de árboles tropicales con floraciones supranuales. Probablemente el aumento de la temperatura está acompañado de un incremento en la actividad de polinizadores como insectos, lo que aseguraría a la especie variabilidad genética.

## Fructificación

Los picos de fructificación de *E. uxpanapensis* de la población observada no fueron anuales, pero las fructificaciones se iniciaron en junio y julio, cuando las lluvias son abundantes (Fig.2). Foster (1982) señala que muchas especies diseminadas por el viento, como posiblemente lo sea ésta, no parecen depender de regímenes de vientos, sino más bien hay considerable dispersión después del comienzo de las lluvias, cuando hay frutos. La fructificación tendió a aparecer cuando hubo mayor temperatura, humedad relativa y precipitación.

Este comportamiento fenológico no estacional observado en *E. uxpanapensis*, concuerda con lo descrito por Ortiz y Mora (1996) en fenología de muestras de herbario, de árboles de la REBAMB, Ortiz y Fournier (1983). Esta especie podría clasificarse como supranual en floración y fructificación.

Ortiz y Mora (1996) indican que diferentes especies de árboles presentaron flores y frutos tanto en época seca como lluviosa, cuando fueron recolectadas. Además, la muestra de *E. uxpanapensis* estudiada aquí mostró no sólo no ser estacional sino que además no ser anual, lo que abre una discusión más amplia en el comportamiento fenológico de las especies tropicales.

En este caso se subestima la influencia que pudiera haber tenido El Efecto de El Niño, especialmente en la floración.

Esto por cuanto los períodos de floración se distancian mucho uno del otro, así como los de fructificación, aún con cambios en temperatura, humedad relativa y precipitación (Fig. 2).

## G. Frutos

Los frutos de *E. uxpananpensis* son cápsulas dehiscentes. Schroers *et al.* 1996 describen los frutos de *E. auriculata*, especie también de la REBAMB como cápsulas, que se abren en el ápice y dejan que las semillas aladas sean dispersadas por el viento. Se considera que las semillas de *E. uxpananpensis*, aunque no son aladas, sí deben también ser anemófilas, debido a su diminuto tamaño y peso.

Cuando se realizaron las mediciones del largo, ancho y peso fresco de los frutos, se encontraron incrementos que probablemente se debieron a su proceso de desarrollo. Sin embargo, la disminución drástica en longitud, ancho y peso fresco, al final del estudio puede ser que se debiera a que la mayoría de las semillas ya habían sido devoradas principalmente por el gorgojo y, además por el proceso de deshidratación que sufren los frutos, que hace posible desarrollar la dehiscencia de estas cápsulas.

La alta depredación de semillas por el gorgojo provoca que antes de que las semillas sean diseminadas, éstas estén sometidas a una intensa presión de depredación que, en muchos casos, reduce drásticamente su número como lo señalan Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1987). Sin embargo, Foster (1982) señala que la fructificación sincrónica puede saciar granívoros que de otro modo destruirían la cosecha de semillas.

El aumento de epifruito en tres de las cinco recolecciones de frutos, puede deberse a que el fruto verde y desarrollado ofrecía un buen hábitat para estas plantas, además de que los frutos de *E. uxpanapensis* permanecieron prolongadamente, cerca de 14 meses, le permitió a esas plantas colonizar esos frutos. Sin embargo, la disminución de epifruito en la V recolección en el mes de diciembre, puede deberse a que para ese entonces los frutos presentaban dehiscencia, tenían menos largo, ancho y peso (Cuadro 10) y la humedad relativa y precipitación tendía a disminuir (Fig. 2 y 3).

## Conclusiones

En este estudio se determinó que los suelos en las dos parcelas son Inceptisoles pobres en concentraciones de nutrimentos, en términos agronómicos.

La curva de la estructura de población se asemeja a una "J invertida" lo que indica que la población es estable. Una considerable parte de las plántulas y algunos juveniles tenían evidencias de ser ramets.

Con base en los resultados se concluye que *E. uxpanapensis* es un gigante del dosel que tiene frecuencia, dominancia y cobertura relativamente altas. Además tiene capacidad de crecer en pendientes fuertes, susceptibles a erosión.

En cuanto a las plántulas (ramets o individuos) una gran mayoría están dañadas y la intensidad del daño aumenta con su altura.

Durante los años de este estudio se observó que este árbol tiene capacidad de propagarse clonalmente, a partir de ramas desprendidas o árboles caídos, que abren claros en el bosque. Estos claros favorecen la producción de brotes foliares varias semanas después y en unos nueve meses, se producen brotes radicales, posteriormente la rama que origina los ramets se quiebra y se forman los ejes. La cantidad de ramets no dependió de la biomasa disponible en la rama.

*E. uxpanapensis* tiene una gran plasticidad morfológica, que le facilita propagarse asexualmente a partir de árboles en pie y de ramas en los árboles, los cuales producen brotes aéreos vigorosos y posteriormente raíces caulinarias, que al anclarse a un sustrato pueden independizarse.

En las dos hectáreas analizadas, *E. uxpanapensis* presentó distribución aleatoria en los ejes adultos, y distribución agrupada en las plántulas. La distribución agrupada de muchas plántulas cercanas a un árbol adulto fue originada por ramets.

En los cuatro años de observación, este madroño mostró ser una especie de comportamiento continuo en caída de follaje y brotes foliares. Pero en floración y fructificación la especie es supranual. Esta especie floreció cada 28 meses, con una permanencia máxima de seis meses de flores y fructificó cada 25 meses, con una permanencia máxima de 12 meses.

Dentro de la población observada en fenología el eje 15 (DAP: 25 cm) tuvo un comportamiento atípico, en todas las pautas analizadas y nunca floreció.

*E. uxpanapensis* tiene racimos de flores opuestos en la inflorescencia. Tiene estigma bifido y papilas multicelulares. Se observaron numerosos rudimentos seminales, con cuatro a cinco estambres, su flor es monoica. Los granos de polen son trinucleados.

Los frutos observados de *E. uxpanapensis* son cápsulas, inmaduros son verdes y en su madurez son color café y dehiscentes, con dos semillas, con una longitud de 0.8 hasta 4 mm de largo, de ancho de 1 a 3.9 mm y de peso fresco de 0.0002 a 0.0215 g.

Más del 95% de frutos de *E. uxpanapensis* tenían perforaciones de entrada, probablemente hechas por un gorgojo para ovopositar. El gorgojo es del género *Eulechriof*, especie aún por determinar. Posiblemente las semillas sean dispersadas por viento. Un 98% de las semillas se encontraban dañadas o destruidas por el gorgojo o larvas de otros insectos y ácaros.

Se observaron diminutas plantas creciendo sobre frutos, que aumentaron mientras los frutos se mantuvieron verdes, como la hepática foliosa *Lepidolejeunea* sp. y una especie de musgo perteneciente a la familia Pottiaceae y una cianofícea.

## Recomendaciones

Para lograr una mejor comprensión de la dinámica y distribución de población de esta especie, es necesario continuar con los temas de estudios que se proponen a continuación:

- a. Determinar la variabilidad genética y los posibles genotipos dentro de la población.
- b. Dar seguimiento a la mortalidad y crecimiento de las ramas que poseen brotes aéreos y posteriormente producen brotes radiculares para convertirse en ramets.
- c. Realizar otros experimentos de propagación vegetativa *in situ*, por medio de estacas, y determinar su éxito.
- d. Estudiar aún más acerca de la relación gorgojo-fruto, para determinar si es obligada o aleatoria.
- e. Investigar la germinación de semillas así como su porcentaje de supervivencia y el fenómeno de epifruto.
- f. Continuar con los estudios fenológicos para determinar si la especie responde a los eventos atmosféricos.
- g. Mantener parcelas permanentes para estudiar la caída de ramas y árboles de esta especie.
- h. Estudiar de manera detallada el aprovechamiento que la población de la zona de influencia a la REBAMB le da a esta especie.

## BIBLIOGRAFIA

- Allen, P.H. 1956. The rain forest of Golfo Dulce. University of Florida Press, Florida. 417 p.
- Alpert, A. 1996. Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology* 84: 395-406.
- Andersson, L. 1992. A provisional checklist of neotropical Rubiaceae. *Jardín Botánico Nacional de Bélgica*. 117 p.
- Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Forestales Nativas. 1992. Memoria del segundo encuentro regional sobre especies forestales nativas de la Zona Norte y Atlántico de Costa Rica. Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. 90 p.
- Barnes, B.V. 1966. The clonal growth habit of American aspens. *Ecology* 47(3): 439- 47.
- Barnes, B.V. 1969. Natural variation and delineation of clones of *Populus tremuloides* and *P. grandidentata* in northern lower Michigan. *Silvae Genet.* 18: 130-142.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1992. Population ecology, a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications. 220 p.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. 944 p.
- Bertsch, F. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo, San José, Costa Rica. 157 p.
- Bewley, J.D. y M. Black. 1973. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Springer Verlag, Berlín. 375 p.
- Bolaños, R.A. y C.V. Watson. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Borman, F.H. y G. Berlin. 1987. Age and growth of tropical trees: new directions for research. *In: Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica.* *Rev. Biol. Trop.* 35(Supl. 1): 23-39.

- Botina, J.R. 1990. El barniz o mopa-mopa, *Elaeagia pastoensis* Mora (Rubiaceae): estado actual de su conocimiento en Colombia. Corporación Autónoma Regional del Putumayo, Mocoa, Colombia. 86 p.
- Botina, J.R. 1993. Avances sobre el conocimiento del barniz *Elaeagia pastoensis* Mora (Rubiaceae), en el Departamento Putumayo; período 1990-1992. Corporación Autónoma Regional del Putumayo, Colombia. pp 18-28.
- Brenes, L. y J.F. Di Stéfano. 1996-1997. Potencial de propagación por estacas de *Elaeagia uxpanapensis*. Rev. Biol. Trop. 44(3)/45(1):605-608.
- Buljovic, J. 1994. *Plinia salticola* L. (Myrtaceae) y *Elaeagia auriculata* Hemsl. (Rubiaceae), en un bosque premontano en Costa Rica. Tesis para optar al grado de Diplomado. Universidad de Bielefeld. 84 p.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 22: 22-35.
- Burger, W. 1991. Estación Biológica de la Reserva Forestal de San Ramón. Pp. 15- 16. In: Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón, R. Ortiz (ed.). Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica. 110 p.
- Burger, W y Ch. M. Taylor. 1993. Flora Costaricensis. Family No 202 Rubiaceae. Fieldiana Botany, New Series No 33. Chicago Field Museum of Natural History. pp 129.
- Butterfield, R.P. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. Pp. 317-328. In: La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest, L.A. Mc Dade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide and G.S. Hartshorn (eds.). The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- CATIE (Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza). 1989. Situación actual y necesidades de investigación en silvicultura de plantaciones de Costa Rica. Programa MADELEÑA, Turrialba, Costa Rica. (Mimeografiado) 22p.
- Centro Científico Tropical (CCT), Centro de Investigaciones de Desarrollo Sostenible (CIEDES), Conservación Internacional y Fondo Nacional para el Financiamiento Forestal (FONAFIFO). 1998. Estudio de cobertura forestal de Costa Rica (Resumen). San José, Costa Rica. 5p.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus seemannii* Lieb.(Fagaceae), en Cartago, Costa Rica. Rev.Biol.Trop. 39(2): 243-248.

- Churchill, G.B., H.H. John, D.P. Duncan, y A.C. Hodson. 1964. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology* 45(3): 630-633.
- Clark, D.A. 1994. Plant demography. Pp. 90-95. *In: La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest.* L.A. McDade, K. Bawa, H. Hespeneide y G. Harstshorn (eds.) The University of Chicago Press. 486 p.
- Clark, D.A. y D. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am.Nat.* 124(6): 769-789.
- Clark, D.A. y D. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev.Biol. Trop.*, 35(Supl.1): 41-54.
- Coley, P. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Rev.Biol.Trop.*,35(Supl. 1):151-164.
- Comisión Nacional de Investigación en Conservación y Desarrollo Forestal. 1993. Plan nacional de investigación en conservación y desarrollo forestal. UNED-PAFCR. San José. Costa Rica. 72 p.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. Pp.298-312. *In: Dynamics of populations.* P.J. den Boer y G.R. Gradwell (eds.). Centre for Agricultural Publishing And Documentation, Wageningen, Noruega.
- Condit, R., S. Hubbell, J.V. Lafrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. Foster y P. Ashton. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Cook, R. 1983. Clonal plant population. *American Scientist.* 71: 244-253.
- Copeland, J. y A. Moiseff. 1997. Ten year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: Hypothesis. *Biotropica* 29(1): 124-126.
- Corporación Araracuara. 1981. El barniz. El Piedemonte Putumayense, Bogotá, Colombia. 55p.
- Croat, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panamá. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 56: 295-307.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panamá and Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277

- Denslow, J. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Suppl): 47-55.
- Dirección General Forestal. 1992. Boletín estadístico forestal No 4. Secretaría Técnica de Recursos Naturales, Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas, San José, Costa Rica. 23 p.
- Di Stéfano, J.F. y L.A. Fournier. 1994. Crecimiento inicial de *Vochysia guatemalensis* en Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 18(1): 41-46.
- Di Stéfano, J.F. y F. Hurtado. 1996. Daños en plantas de un sotobosque pluvial, Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.* 44(1): 275-277.
- Falinska, K. 1995. Genet disintegration in *Filipendula ulmaria* : consequences for population dynamics and vegetation succession. *Journal of Ecology.* 83: 9-21.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, G. Rojas y B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical en Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.* 35(suppl.): 97-110.
- Finegan, B. 1993. Los gremios de especies forestales. Curso: Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 104 p.
- Flores, E.M., L.A. Fournier y E.G. García. 1985. Morfología y demografía de la germinación en lauráceas de Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.* 33(2): 163-170.
- Foster, R.B. 1982. The Seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 201-212. *In: The ecology of a tropical forest.* E.G. Leigh, Jr., A. Standley, D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Foster, R.B. y N.V. Brokaw. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. Pp: 67-82. *In: The ecology of a tropical forest.* E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de las características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4): 422-423.
- Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas de un bosque premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26(1): 54-59.
- Fournier, L.A. 1985. El sector forestal de Costa Rica: antecedentes y perspectivas. *Agron.Costarr.* 9(2): 253-260.

- Fournier, L.A. y M. E. Herrera de Fournier. 1977. La sucesión ecológica como un método eficaz para la recuperación del bosque en Costa Rica. *Agron. Cost.* 1 (1): 23-29.
- Fournier, L.A. y M. E. Herrera de Fournier. 1986. Fenología y ecofisiología de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud, "Madero Negro" en Ciudad Colón, Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.* 34(2): 283-288.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J.Ecol.* 62:881- 919.
- Fundación Neotrópica. 1988. Desarrollo socioeconómico y el ambiente natural en Costa Rica: situación actual y perspectivas. A. Ramírez y T. Maldonado (eds). Editorial Heliconia. San José, Costa Rica. 159 p.
- Fundación Neotrópica. 1991. Análisis de los incentivos y desincentivos para la reforestación y el manejo del bosque natural en Costa Rica. Centro de Estudios Ambientales y Políticos. San José, Costa Rica. 131 p.
- Garita, C.D. 1989. Mapa de cobertura boscosa. Reporte, Unidad de Cartografía y Topografía. Dirección General Forestal. Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas. San José. Costa Rica.
- Gartner, B.L. 1989. Breakage and regrowth of *Piper* species in Rain forest understory. *Biotropica* 21(4): 303-307.
- Garwood, N.C. 1989. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. Pp. 173-185. *In: The ecology of a tropical forest*, E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Green, P.T., J. Dennis, O'Dowd y P.S. Lake. 1997. Control of seedling recruitment by Land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* 78(8): 2474-2486.
- Harada, Y., S. Kawano e Y. Iwasa. 1997. Probability of clonal identity: inferring the relative success of sexual versus clonal reproduction from spatial genetic patterns. *Journal of Ecology*. 85: 591-600.
- Harper, J.L. 1982. Population biology of plants. Academic Press. Londres. 892 p.

- Harms, G., J.W. Dalling y R. Aizprúa. 1997. Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 29(2): 234-237.
- Harsthorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pp 617-638. *In: Tropical trees as living systems*, P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Press, Londres.
- Harsthorn, G.S., L. Harsthorn, A. Atmella, L.D. Gómez, A. Mata, L. Mata, R. Morales, R. Ocampo, D. Pool, C. Quesada, C. Solera, R. Solórzano, G. Styles, J. Tosi, A. Umaña, C. Villalobos y R. Wells. 1982. Perfil ambiental de Costa Rica; un estudio de campo. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 151 p.
- Hamrick, J.L. y J.D. Nason. 1996. Consequences of dispersal in plants. Pp. 203-236. *In: Population dynamics in ecological space and time*. O.E. Rhodes, R. Chesser y M.H. Smith (eds.) The University of Chicago Press.
- Hitry, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- Holdridge, R. L. 1968. Ecología basada en las zonas de vida. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 206 p.
- Holdridge, R. L. y L.J. Poveda A. 1975. Árboles de Costa Rica. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 343 p.
- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedlings demography. Pp. 191-216. *In: Reproductive ecology of tropical forest plant*, K.S. Bawa y M. Hadleys (eds.). The Parthenon Publishing Group Limited.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hubbel, S.P. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Rev.Biol.Trop.* 35(supl): 7-22.
- Hubbel, S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Rev.Biol.Trop.*, 35(Supl.1): 7-22.
- Hubbel, S.P. y R.B. Foster. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-539. *In: Four neotropical rainforests*, A.H. Gentry (ed.). Yale University Press, Nueva Haven, USA.

- Hurtado Quilumba, F. 1996. Efecto del manejo del bosque tropical sobre la estructura poblacional de seis especies arbóreas en la Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. 101 p.
- Instituto Nacional de Biodiversidad y Missouri Botanical Garden. 1995. Manual de la Flora de Costa Rica: *E. uxpanapensis*.  
[http://www.mobot.org/manual.plantas/028903/S0\\_29548.html](http://www.mobot.org/manual.plantas/028903/S0_29548.html).
- Instituto Meteorológico Nacional. 1993. Boletín Informativo. San José, Costa Rica. 17 p.
- Janos, D. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 13: 121-130.
- Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-37.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *AM.Nat.* 104: 501-508.
- Jiménez Madrigal, Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO, San José, Costa Rica. 121 p.
- Kinnaird, M. 1992. Phenology of flowering and fruiting of an East African riverine forest ecosystem. *Biotropica* 24(2a): 187-194.
- Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 45: 259-84.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Sons Company, Nueva York. pp 126-130.
- Leonard, H.J. 1987. Natural resources and economic development in Central America. International Institute for Environment and Development, Nueva Jersey. 206 p.
- Levey, D.J. 1985. Spatial and temporal variation in Costa Rica fruit and fruit eating bird abundance. *Ecol.Monogr.* 58: 251-269.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J.Ecol.* 70: 791-806.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). *Rev.Biol.Trop.*,35(Supl.1): 133-150.

- Martini, J.A. 1970. Caracterización del estado nutricional de los principales Andosoles de Costa Rica, mediante la técnica del elemento faltante en el invernadero. *Turrialba* 20 (1): 72-84.
- Mejía G., M. 1981. El Piedemonte Putumayense; Economía Básica. DAINCO-Corporación Araracuara, Bogotá, Colombia. 55 p.
- Mesén, F., R.R.B. Leakey y Newton, A.C. 1992. Hacia el desarrollo de técnicas de silvicultura clonal para el pequeño finquero. *El Chasquí* 28, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 18p.
- Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas(MIRENEN). 1989. Plan nacional de investigaciones silviculturales. Propuesta base. Dirección General Forestal, San José, Costa Rica. 23p.
- Mitton, J.B. y M.C. Grant. 1980. Observations on the ecology and evolution on quaking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. *Amer. J. Bot.* 67(2): 202-209.
- Momose, Y. 1978. Vegetative propagation of Malaysian trees. *The Malaysian Forester* 41:219-223.
- Moser, P. y S.W. Breckle. 1997. Comparative investigations of mineral substance relationships in gaps and in the forest stand of the premontane rainforest of the Sierra de Tilarán, Costa Rica. *Bielefelder Okologische Beitrage* 11: 23-36.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1994. Una nueva clasificación para la fenología de plantas basada en patrones de floración en los árboles de tierras bajas del bosque lluvioso, de la Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie, H.G. Baker y Colwell R.K. 1993. Diversity of long-term flowering patterns. *In: La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica.* pp. 142-160. I.A. Mc. Dade, K.S. Bawa, G.S. Hartshorn and H.A. Hespeneide (eds.). University of Chicago Press, Chicago. 485 p.
- Nichols, D. y E. González. 1991. Especies nativas y exóticas para la reforestación en la Zona Sur de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica. 84 p.
- Niembro Rocas, A. 1992. Semillas de plantas leñosas: morfología comparada. LIMUSA, México. pp. 165-207.

- Njoku, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. Observations in mature trees. *J.Ecol.* 51: 617-624.
- Opler, P., G. Frankie y H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-168.
- Ortiz, R. 1985. Análisis ecológico de un bosque premontano muy húmedo en la Reserva Forestal de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Cienc. Tec.* 9: 59-71.
- Ortiz, R. 1991. Informe técnico sobre la importancia biológica de la Reserva Forestal de San Ramón. Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. 25 p.
- Ortiz, R. y L.A. Fournier. 1983. Comportamiento fenológico de un bosque pluvial de premontano en Cataratitas de San Ramón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 31(1): 69-74.
- Ortiz, R. y V. Mora. 1996. Algunas consideraciones fenológicas sobre las especies de plantas vasculares superiores en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes en San Ramón. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 83-90.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhan. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Commonwealth Forestry Institute, Universidad de Oxford, Inglaterra. 204 p.
- Pulliam, R. 1996. Sources and sinks: empirical evidence and population consequences. Pp. 45-69. *In: Population dynamics in ecological space and time.* O.E. Rhodes, R. Chesser y M.H. Smith (eds.) The University of Chicago Press.
- Putz, F.E. 1979. A seasonality in Malasian tree phenology. *Malay.For.* 42:1-24.
- Rathcke B.J. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 16: 179-214.
- Reuvine, O., L. Fanger-Vexler y D. Heth. 1990. The effect of rooting environment, kind and source of cutting on rooting of *Eucaliptus camaldulensis* Dehn. *Commonw. For. Rev.* 69:181-189.

- Rhodes, O.E. y E. Odum. 1996. Spatiotemporal approaches in ecology and genetics: the road less traveled. . Pp. 1-7. *In*: Population dynamics in ecological space and time. O.E. Rhodes, R. Chesser y M.H. Smith (eds.) The University of Chicago Press.
- Richards, P.W. 1996. The tropical rain forest. 2<sup>da</sup> ed. Cambridge Press. 575 p.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *Amer.Nat.*, 11: 376-381.
- Römich B., W. Breckle, y R. Ortiz Vargas. 1996. Morfología, fenología y exposición a la luz de *Inga leonis* y *Pterocarpus hayesii*. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 21- 31.
- Rundel, P.W. y P.F. Becker. 1987. Cambios estacionales en las relaciones hídricas y en la fenología vegetativa de plantas del estrato bajo del bosque tropical de la Isla de Barro Colorado, Panamá. *Rev.Biol.Trop.* 35(Supl.1): 71-84.
- Sakai, A.K. y T.L. Sharik. 1988. Clonal growth of male and female bigtooth aspen (*Populus grandidentata*). *Ecology* 69(6): 2031-2033.
- Schroers, S.y S. Breckle. 1997. Populations studies in *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae) in a premontane wet forest in the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Bielefelder Okologische Beitrage* 11: 61-73.
- Schroers, S., R. Ortiz y S. Breckle. 1996. Apuntes sobre *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae). *Rev. Pensamiento Actual* 2: 41-43.
- Schulz, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. *Verth. K. ned. Akad. Wet. (A. nartkd.)* 53: 1-267.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.
- Sprenger, A., S. Breckle y R. Ortiz Vargas. 1996. Investigaciones ecológicas y demográficas sobre *Plinia salticola* (Myrtaceae) en un bosque húmedo premontano en Costa Rica. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 45-52.
- Streitwolf-Engel, R., T. Boller, A. Wiemken y I.R. Sanders. 1997. Clonal growth traits of two *Prunella* species are determined by co-occurring arbuscular mycorrhizal fungi from a calcareous grassland. *Journal of Ecology* 85: 181-191.

- Terborgh, J. 1983. Five new world primates: a study in comparative ecology. Princeton Press, Nueva Jersey. 334 p.
- Terborgh, J. 1992. Diversity of the tropical rain forest. Scientific American Library, Nueva York. 242 p.
- Van der Meer y F. Bongers. 1996. Patterns of tree fall and branch fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84: 19-29.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh y S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 24: 353-377.
- Vargas, G. 1991. Algunas consideraciones geográficas, geológicas y ecológicas de la cuenca del Río San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. Pp. 17-22. *In: Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón, R. Ortiz (ed.). Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica. 110 p.*
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus Donnell Smithii* y *Piper auritum*. Pp. *In: Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.*
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtla", Veracruz, México. *Rev.Biol.Trop.* 35(Supl.1): 85-86.
- Vázquez-Yanes, C. y B. Pérez-García. 1976. Notas sobre la morfología y la anatomía de la testa de las semillas de *Ochroma lagopus* Sw. *Turrialba* 26: 310-311.
- Vílchez, B. 1993. Estudio del comportamiento de la población de *Peltogyne Purpurea* (Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. Perfil de proyecto. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago. Trabajo mimeografiado. sp.
- Wattenberg, I. y W. Breckle. 1995. Tree species diversity of a premontane rain forest in the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Ecotropica* 1: 21-30.
- Wattenberg, I., W. Breckle y R. Ortiz Vargas. 1996. La diversidad de especies de árboles y la estructura de un bosque muy húmedo premontano en la Reserva Biológica Alberto Brenes. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 11- 19.

- Weber, C., O. Herrera, S.W. Breckle y R. Ortiz. 1996. Las relaciones de los nutrientes en las hojas de los helechos arborescentes en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes. *Rev. Pensamiento Actual* 2: 33-39.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the far east*. 2d ed. Oxford Clarenton Press.
- Wong, C.Y. y N. Jones. 1986. Improving tree form through vegetative propagation of *Gmelina arborea*. *Commonw. For.Rev.*65(4): 321 - 325.
- Woodson, R.E. y R.W. Schery. 1980. Flora of Panamá. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67(1): 156-158.
- Wright, S.J. y Van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143, 192-199.
- Zanoni M., C.A. 1975. Propagación vegetativa por estacas de ocho especies forestales. Tesis de Maestría. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 100p.
- Zamora Villalobos, N. 1989. Flora arborescente de Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 205 p.