

**Universidad de Costa Rica  
Facultad de Ciencias  
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar al grado de  
Licenciatura en Biología con énfasis en Botánica**

**Efecto de la densidad, la herbivoría y el bambú nativo *Chusquea* spp. en la mortalidad y reclutamiento de plántulas del roble endémico *Quercus costaricensis* (Fagaceae) en el Cerro de la Muerte, Costa Rica.**

**Irene Calderón Sanou**

**A91175**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio**

**2016**

## MIEMBROS DEL TRIBUNAL

---

Eric J. Fuchs Castillo, Ph.D.  
Director del Trabajo Final de Graduación

---

Gilbert Barrantes Montero, Ph.D.  
Miembro del Comité Asesor

---

Gerardo Ávalos Rodríguez, Ph.D.  
Miembro del Comité Asesor

---

Jorge Lobo Segura, Ph.D.  
Miembro del Tribunal

---

Dr. Javier Trejos Zelaya  
Presidente del Tribunal

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a mi familia por brindarme un apoyo incondicional en todo momento.

Este trabajo no sería posible sin el apoyo constante de mi profesor tutor Eric J. Fuchs y mi colega Luis Diego Ríos quienes me invitaron a formar parte de su equipo de trabajo y aportaron enormemente a las ideas y al trabajo de campo. Agradezco también a Gilbert Barrantes y Gerardo Ávalos por sus aportes y comentarios. Quiero agradecer a todos los asistentes de campo por su apoyo y su entusiasmo, entre estos: Jairo Moya, Genuar Núñez, Mauren Núñez, Ericka Salas, Grettel Salguero, Tatiana Robles, Ruth Madrigal, Oscar Gómez, Ian Zúñiga, Noelia Belfort, Miguel Artavia, Laura Calderón. Igualmente, agradezco a Federico Valverde, Nidia M. Corrales y Miguel Ángel Esquivel c.c. Guelo, por brindarme un segundo hogar en la Estación Los Nimbos. Agradezco a la Universidad de Costa Rica por darme la oportunidad de estudiar y a la Vicerrectoría de Investigación por el apoyo económico.

Agradezco igualmente a todos mis amigos, compañeros y colegas que estuvieron siempre motivándome durante el desarrollo de la tesis, por creer en mí e impulsarme a ser mejor cada día.

## ÍNDICE GENERAL

|   |    |
|---|----|
| I. INTRODUCCIÓN .....   | 1  |
| 1. 1 Marco teórico.....   | 1  |
| 1. 2 Antecedentes.....  | 3  |
| 1. 2. 1 Bosques de roble en el mundo .....  | 3  |
| 1. 2. 2 Dispersión de semillas en el género <i>Quercus</i> .....                                  | 4  |
| 1. 2. 3 Factores que afectan el reclutamiento y la mortalidad de <i>Quercus</i> .....             | 6  |
| 1. 2. 4 Situación de los bosques de roble de altura en Costa Rica.....                            | 10 |
| 1. 3 Justificación.....   | 12 |
| II. OBJETIVOS/ HIPÓTESIS .....  | 15 |
| III. MATERIALES Y MÉTODOS.....  | 16 |
| 3. 1 Especie de estudio .....   | 16 |
| 3. 2 Sitio de estudio .....   | 17 |
| 3. 3 Metodología.....   | 18 |
| 3. 3. 1 Muestreo y mediciones .....   | 18 |
| 3. 3. 2 Análisis espaciales .....   | 20 |
| 3. 3. 3 Supervivencia de plántulas .....  | 21 |
| 3. 3. 4 Reclutamiento de plántulas.....   | 23 |
| IV. RESULTADOS .....  | 24 |
| 4. 1 Descripción de la población de <i>Quercus costaricensis</i> .....                            | 24 |
| 4. 2 Patrones espaciales .....  | 31 |
| 4. 3 Supervivencia de plántulas .....   | 36 |
| 4. 4 Reclutamiento de plántulas.....  | 39 |
| V. DISCUSIÓN .....  | 42 |
| 5. 1. Estructura de la población .....  | 42 |
| 5. 2 La regulación biótica de la supervivencia de plántulas de <i>Quercus costaricensis</i> ..... | 42 |

|   |    |
|---|----|
| 5. 2. 1 La herbivoría.....  | 42 |
| 5. 2. 2. El papel de <i>Chusquea</i> spp.....                             | 45 |
| 5. 2. 3 El efecto de la densidad .....                                    | 47 |
| 5. 3. La distribución de reclutas después de un período reproductivo..... | 52 |
| 5. 4. Futuras recomendaciones .....                                       | 56 |
| VI. CONCLUSIONES.....   | 58 |
| VII. REFERENCIAS.....   | 59 |

## LISTA DE CUADROS

|  |    |
|--|----|
| <b>Cuadro 1.</b> Número total de plántulas y adultos de <i>Q. costaricensis</i> y cobertura de <i>Chusquea</i> por parcela en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, mayo 2014- mayo 2015 .....  | 27 |
| <b>Cuadro 2.</b> Estructura de la población de <i>Q. costaricensis</i> en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014. ....  | 29 |
| <b>Cuadro 3.</b> Número de individuos de <i>Q. costaricensis</i> según la categoría de herbivoría basado en el índice de Núñez-Farfán & Dirzo (1988). Los datos muestran el promedio de altura y número de hojas ( $\pm$ E.E.) para plántulas en cada categoría. ....  | 30 |
| <b>Cuadro 4.</b> Matriz de correlación de Spearman entre las variables estudiadas en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, mayo 2014. ....  | 34 |
| <b>Cuadro 5.</b> Número de individuos de <i>Q. costaricensis</i> reclutados en diciembre 2104- enero 2015 después del periodo de fructificación según la categoría de herbivoría basado en el índice de herbivoría de Núñez-Farfán & Dirzo (1988). Los datos muestran el promedio de altura y número de hojas ( $\pm$ E.E.) para plántulas en cada categoría. .... | 40 |

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de la ubicación de las parcelas de muestreo en la Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte, Costa Rica. Mayo 2015. Mapa creado con: QGIS Development Team, 2009. ....18
- Figura 2.** Variación anual del promedio mensual ( $\pm$  E.E.) de precipitación (mm), temperatura ( $^{\circ}$ C), humedad relativa (%) y radiación lumínica ( $\text{MJ.m}^{-2}$ ) desde el año 2012 hasta el 2015 en estación meteorológica Cerro Buena Vista.....25
- Figura 3.** Variación en la precipitación (mm; A) y el promedio de temperatura ( $^{\circ}$ C; B) mensuales en el periodo de muestreo 2014-2015, en la estación meteorológica Cerro Buena Vista.....26
- Figura 4.** Histograma del porcentaje de apertura de dosel en las parcelas de estudio en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014.. ....28
- Figura 5.** Histograma de altura de plántulas y brinzales de *Q. costaricensis* (n=3800) en las parcelas de estudio en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014.....29
- Figura 6.**  $L(t)$  de Ripley univariada en función de la escala  $t$  en plántulas de *Q. costaricensis* (líneas negras) al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m; P) en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas (N) y la densidad ( $\lambda$ ; plántulas. $\text{m}^{-2}$ ) para cada parcela. Las líneas grises alrededor de  $y=0$  corresponden a los intervalos de confianza de 95% generados a partir de 1000 simulaciones de Monte Carlo bajo la hipótesis nula de una distribución aleatoria.. ....31
- Figura 7.**  $L_{12}(t)$  de Ripley bivariada en función de la escala  $t$  (líneas negras) mostrando la interacción espacial entre plántulas y adultos de *Q. costaricensis* al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas ( $N_p$ ) y adultos ( $N_a$ ) para cada parcela. Las líneas grises alrededor de  $y=0$  corresponden a los intervalos de confianza de 95%. ....32

**Figura 8.** Variograma de marcas univariado,  $\gamma_{11}(t)$ , en función de la escala  $t$  (líneas negras) para (A) la altura y (B) la herbivoría de plántulas de *Q. costaricensis* al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas para cada parcela. Las líneas grises corresponden a los intervalos de confianza de 95%.....33

**Figura 9.** Variación en la densidad de plántulas de *Q. costaricensis* (plántulas.m<sup>-2</sup>) en función de la densidad de *Chusquea* spp. (tallos.m<sup>-2</sup>) en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. N= 64.....35

**Figura 10.** Variación en el índice de herbivoría (IH) en función de la altura de plántulas (cm) de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. N= 2029.....35

**Figura 11.** Función  $g_{11}(t)$  del análisis univariado de etiquetado aleatorio en relación a la escala  $t$  (líneas negras) mostrando los patrones post-mortalidad (2014-2015) de las plántulas de *Q. costaricensis* para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. El patrón analizado corresponde a las plántulas “muertas”. Las líneas grises corresponden a los intervalos de confianza de 95%.....36

**Figura 12.** Efecto estimado ( $\pm 2$  E.E.) de los parámetros del modelo sobre la supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. Modelo creado con el paquete “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).....37

**Figura 13.** Variación del valor del coeficiente estimado para el parámetro “densidad de plántulas” en el modelo de supervivencia según la apertura de dosel (%; arriba) y la densidad de *Chusquea* spp. (tallos.m<sup>-2</sup>; abajo). Gráfico de interacción creado con el paquete “interplot” (Solt & Hu, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).....38

**Figura 14.** Histograma de altura de plántulas reclutadas de *Q. costaricensis* (n=1893) después de un periodo de fructificación en las parcelas de estudio en la Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, diciembre 2014-enero 2015.....39

**Figura 15.** Efecto estimado ( $\pm 2$  E.E.) de los parámetros del modelo sobre el reclutamiento de plántulas de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. Modelo creado con el paquete “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015)... .....41

## RESUMEN

*Antecedentes* – La denso-dependencia negativa ha sido señalada como uno de los principales mecanismos reguladores de poblaciones que permiten la coexistencia de especies en bosques tropicales. Los árboles de *Quercus costaricensis* son dominantes en la parte alta de las montañas del Cerro de la Muerte y presentan generalmente una fructificación masiva sincrónica que resulta en una alta densidad de plántulas. Explorar la importancia relativa de los factores bióticos en la mortalidad y reclutamiento de plántulas es crucial para entender los principales mecanismos que regulan la población de robles en estos bosques de altura.

*Métodos* – En mayo del 2014, se midieron y marcaron todos los individuos de *Q. costaricensis* ubicados en cuatro parcelas de 20x20m, con diferentes densidades de *Chusquea* spp, en la Estación Los Nimbos, en el Cerro de la Muerte. Se determinaron los patrones espaciales de plántulas y adultos utilizando la K de Ripley, y se analizó si la intensidad de la herbivoría (IH) y la altura de las plántulas se correlacionaban con la densidad. Utilizando modelos lineares generalizados de efectos mixtos (GLMM) se examinó: 1) la importancia relativa de la densidad intraespecífica, altura, distancia al árbol adulto más cercano, densidad de *Chusquea* spp., herbivoría y apertura de dosel sobre la supervivencia de 2029 plántulas durante un año semillero (2014-2015), y 2) cómo varió el número de reclutas después del periodo reproductivo en función de la densidad intraespecífica de plántulas y adultos, así como en función de la densidad de *Chusquea* spp y la apertura de dosel.

*Resultados* – Las plántulas presentaron un patrón de agregación en todas las parcelas. La altura de las plántulas tuvo un efecto positivo sobre la supervivencia mientras que la densidad de *Chusquea* spp., el IH y la apertura de dosel mostraron un efecto negativo. En bajas densidades de *Chusquea* spp. ( $<2.4$  tallos.m<sup>-2</sup>) y menor apertura de dosel ( $<23.4\%$ ), la supervivencia de plántulas es mayor al aumentar la densidad de individuos, mientras que en altas densidades de *Chusquea* spp. ( $>2.4$  tallos.m<sup>-2</sup>) y mayor apertura ( $>23.4\%$ ), la densidad no tiene ningún efecto sobre la supervivencia. Se reclutaron un total de 1893 plántulas de *Q. costaricensis* posterior al evento reproductivo del 2014 y se encontró que tanto la densidad de plántulas y de adultos, como la densidad de *Chusquea* spp. tuvieron un efecto positivo sobre el reclutamiento de nuevas plántulas, mientras que la apertura de dosel tuvo un efecto negativo.

*Discusión* – Los enemigos naturales de *Q. costaricensis* ejercen una presión importante en la supervivencia de las plántulas a nivel individual. El estudio revela la función crítica de la *Chusquea* spp. en la germinación y supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis*. En un inicio, favorece el establecimiento de plántulas recién germinadas, lo que puede estar relacionado con la creación de un microhábitat beneficioso para la germinación y emergencia de plántulas. Posteriormente, el estrato denso de *Chusquea* spp. aumenta la mortalidad de las plántulas establecidas, probablemente debido a la reducción de los recursos disponibles y/o la producción de compuestos alelopáticos. La ausencia de un efecto negativo de la densidad intraespecífica sobre la supervivencia de plántulas podría explicar su abundancia en estos bosques y estar relacionado con características fisiológicas y fenológicas de *Q. costaricensis*, o saciado de herbívoros, que le permitan defenderse de los enemigos naturales. La densidad y la cercanía a adultos son determinantes en la

distribución espacial de nuevos reclutas que se observa después de un año semillero. La distribución agregada de las plántulas se debe, tanto a la dispersión por gravedad y fructificación masivas de *Q. costaricensis*, como a la capacidad de sobrevivir en altas densidades.



# I. INTRODUCCIÓN

## 1. 1 Marco teórico

La denso-dependencia negativa y la partición de nichos han sido señalados como importantes mecanismos reguladores de poblaciones que permiten la coexistencia de muchas especies en bosques tropicales (Chesson, 2002; Wright, 2002). En las poblaciones reguladas por denso-dependencia negativa, el éxito en el reclutamiento y la supervivencia de individuos disminuye al aumentar la densidad y cercanía a individuos de la misma especie. Janzen (1970) y Connell (1971) de manera independiente propusieron que este mecanismo de regulación podría ser el causante de la alta diversidad de árboles en bosques tropicales ya que limita las densidades que puede alcanzar una especie dejando espacio y recursos para el establecimiento de otras especies; desde entonces ha habido un gran interés en comprobar la importancia de este fenómeno (ej. Augspurger, 1983; Clark & Clark, 1984; Webb & Peart, 1999; Harms, Wright, Calderón, Hernández & Herre, 2000; Wright, 2002; Peters, 2003; Comita *et al.*, 2014). Estudios recientes han demostrado que la mortalidad y reclutamiento denso-dependientes no se restringen a las zonas tropicales sino que también ocurren en bosques templados y se cuestiona si realmente es el mecanismo responsable de una mayor diversidad en los trópicos o es más bien un mecanismo general en la estructuración de una gran variedad de tipos de bosques, incluyendo los bosques templados de menor diversidad (HilleRisLambers, Clark & Beckage, 2002; HilleRisLambers & Clark, 2003; Yamazaki, Iwamoto & Seiwa, 2009).

La atracción de enemigos naturales (ej. patógenos y herbívoros) es la principal causa de mortalidad denso-dependiente (Janzen, 1970; Connell, 1971; Packer & Clay, 2000; Freckleton & Lewis, 2006; Bagchi et al., 2010; Fricke, Tewksbury, & Rogers, 2014). Se ha propuesto también que un aumento en la competencia por recursos (ej. nutrientes, luz y agua) causado por altas densidades podría generar denso-dependencia negativa, sin embargo la evidencia es escasa (Wright, 2002; Comita *et al.*, 2014) y la competencia entre plántulas en bosques tropicales parece ser débil (Paine, Harms, Schnitzer & Carson, 2008). Estudios clásicos a nivel de comunidades han encontrado que son las especies más abundantes las que muestran más evidencia de denso-dependencia negativa (Wills, Condit, Foster, & Hubbell, 1997; Webb & Peart, 1999; Freckleton & Lewis, 2006), esto debido al fenómeno conocido como tendencia compensatoria de la comunidad (CCT) (Connell *et al.* 1984) que supone que en las especies más abundantes de la comunidad el efecto de denso-dependencia negativa es mayor y esto permite el establecimiento de otras especies y favorecen una mayor diversidad. Sin embargo, recientemente se mostró que las especies raras pueden ser más sensibles a los efectos denso-dependientes (Comita, Muller-Landau, Aguilar & Hubbell, 2010). Las razones de la variación en la susceptibilidad a los efectos denso-dependientes se relaciona con variabilidad en la sensibilidad de las especies a los agentes que regulan las densidades poblacionales. LaManna, Walton, Turner & Myers (2016) encontraron que los efectos denso-dependientes son más fuertes en ambientes ricos en recursos y que pueden aumentar la diversidad cuando tienen un mayor efecto en las especies abundantes, o disminuirla cuando son más fuertes en las especies raras de la comunidad.

De igual forma, rasgos funcionales de la especie, como el método de dispersión, pueden influenciar la susceptibilidad del individuo a las presiones bióticas de sus conspecíficos (Bai *et al.*, 2012; Oshima, Tokumoto & Nakagawa, 2015). Bai *et al.* (2012) encontraron que la denso-dependencia negativa parece afectar más a las especies con dispersión por gravedad que a las especies dispersadas por viento o animales, debido a que las primeras tienden a agregarse y tener mayores densidades. Similarmente, la fructificación masiva tiene como resultado la agregación de un gran número de semillas, y posteriormente plántulas, alrededor del árbol madre que pueden verse sujetas a efectos denso-dependientes (Taylor & Aarssen, 1989; Oshima *et al.*, 2015). No obstante, se ha visto que en dipterocarpaceas esta estrategia de producción masiva de frutos está relacionada con el saciado de depredadores de semillas, lo que les permite escapar los efectos denso-dependientes (Sun, Chen, Hubbell, Wright & Noor, 2007; Takeuchi & Nakashizuka, 2007; Tokumoto, Matsushita, Tamaki, Sakai & Nakagawa, 2009, Visser *et al.*, 2011).

## **1. 2 Antecedentes**

### **1. 2. 1 Bosques de roble en el mundo**

Los robledales, o bosques dominados por árboles del género *Quercus*, están distribuidos alrededor del mundo con la mayor parte de ellos en regiones templadas y subtropicales del hemisferio Norte. Se extienden hasta el hemisferio sur en el Norte de Sudamérica (Colombia) e Indonesia (Nixon, 2006). En Costa Rica, los bosques montanos de roble se encuentran principalmente en el macizo montañoso de la Cordillera de

Talamanca, entre los 1800 y 3200 m de altitud y están dominados por pocas especies del género *Quercus* (Blaser & Camacho, 1991).

Los árboles de género *Quercus* son de gran importancia económica y por esto han sido objeto de muchos estudios en Norteamérica y Europa (ej. *Q. douglasii* en Norteamérica, y *Q. robur* y *Q. ilex* en Europa). En general, los robles son valorados por la calidad de su madera, abundancia y dominancia en algunas regiones. En Centroamérica y México han sido usados por varios años como fuente de leña y para producir carbón (Nixon, 2006; Kappelle, 2008). Por esta razón el estudio de la regeneración de bosques de roble ha recibido mucha importancia, dándole prioridad a especies de mayor importancia económica en Norteamérica y Europa, lo que ha garantizado la permanencia de la cobertura forestal en estas regiones (Pulido, 2002). En los países tropicales en cambio, ha sido difícil regular la explotación de especies abundantes, como *Q. costaricensis* y *Q. copeyensis* en los bosques montanos de Costa Rica, y como consecuencia, ha habido grandes pérdidas y degradación del área boscosa (Beek & Sáenz, 1992).

### **1. 2. 2 Dispersión de semillas en el género *Quercus***

La dispersión de semillas es un proceso clave en la demografía de plantas ya que limita la distribución espacial de las plantas, influye en el tipo de microhábitat que la planta va a ocupar y por tanto determina las probabilidades de un individuo de reclutarse a la etapa adulta (Gómez, 2003). En robles, la dispersión primaria de semillas es principalmente por gravedad (Pulido, 2002). Sin embargo, mamíferos y aves pueden realizar una dispersión secundaria (Berg & Hamrick, 1994; Dow & Ashley, 1996; Frost & Rydin, 2000; Chung *et al.*, 2002). Cuando hay dispersión por gravedad las plántulas tienden a agregarse cerca del

árbol madre. A esta agregación se suma la producción vegetativa de rebrotes, la cual es común en el género (Hou, Mi, Liu & Ma, 2004). Varios estudios han demostrado que la dispersión por animales también genera un patrón espacial agregado (Kunstler, Curt & Lepart, 2004; Jones, Hamrick, Peterson & Squiers, 2006; Pons & Pausas, 2007), pero no necesariamente asociado al árbol madre. La distribución agregada influye directamente sobre los patrones locales de reclutamiento y el uso de los recursos debido a que una densidad de plántulas mayor puede aumentar la competencia intraespecífica por nutrientes, agua, luz y espacio, limitando de esta manera subsecuentes reclutamientos (Nathan & Muller-Landau, 2000).

Las pendientes pronunciadas también tienen un efecto importante en la dispersión por gravedad de semillas, permitiéndoles alcanzar mayores distancias (Ohsawa, Tsuda, Saito, Sawada & Lde, 2007). Esto es especialmente importante para especies con diásporas grandes, como *Quercus*. Otro tipo de dispersión relacionado es el arrastre de semillas por lluvias, sin embargo este no ha sido documentado en robles y ha sido poco estudiado en otras especies arbóreas (Vittoz & Engler, 2007).

La dispersión por animales puede ser muy importante en árboles del género *Quercus*. Estudios genéticos de poblaciones de robles han encontrado que la distancia de dispersión de una gran proporción de bellotas concuerda con la dispersión por animales en *Q. macrocarpa* (Dow & Ashley, 1996), *Q. laevis* y *Q. margaretta* en Estados Unidos (Berg & Hamrick, 1994), *Q. acutissima* en Corea del Sur (Chung *et al.*, 2002), y *Q. robur* en Europa (Frost & Rydin, 2000). En estos estudios se observa que la distribución espacial de los reclutas es independiente de la del árbol madre, lo que se le atribuye a la dispersión por animales.

### **1. 2. 3 Factores que afectan el reclutamiento y la mortalidad de *Quercus***

El reclutamiento de individuos, desde semillas hasta adultos, debe tomar en cuenta los diferentes requerimientos que tienen las plantas en diferentes etapas del desarrollo. Un sitio favorable para una semilla no necesariamente lo es para una plántula de la misma especie (Shupp, 1988). El reclutamiento de individuos reproductivos involucra tres procesos: el establecimiento periódico de nuevas plántulas, la tasa de crecimiento y la supervivencia de plántulas a estados adultos reproductivos (Johnson, Shifley & Rogers, 2002). Los robles forman bancos de plántulas como consecuencia de un conjunto de características propias del género como lo son la fructificación masiva, las grandes reservas contenidas en las bellotas que ayudan a mantener a las plántulas después de su germinación, la tolerancia a la desecación, y la tolerancia a permanecer en el sotobosque con poca disponibilidad lumínica (Johnson *et al.*, 2002). Sin embargo, los bancos de plántulas son dinámicos como resultado de una combinación de procesos ecológicos y estocásticos, que provocan la mortalidad de algunos individuos y el reclutamiento de otros (Nathan & Muller-Landau, 2000; Fortin & Dale, 2005). Identificar las condiciones necesarias para la supervivencia y crecimiento de plántulas y los principales factores responsables de su mortalidad puede ayudar a comprender el proceso de regeneración natural del bosque (García, Retana & Picó, 2001)

Varios estudios han analizado cómo los factores abióticos afectan la germinación, la supervivencia y el desarrollo de las plántulas de roble (Matsuda, 1989; Bonfil, 1998; Broncano, Riba & Retana, 1998; McCarthy & Evans, 2000; García & Houle, 2005; Puerta-Piñero, Gómez & Zamora, 2006; González-Rodríguez *et al.* 2011). Se ha visto que el contenido de nutrientes en el suelo no es un factor importante para la germinación y

desarrollo de plántulas de robles (Broncano *et al.*, 1998; Puerta-Piñero *et al.*, 2006). Los robles tienen semillas grandes con suficientes reservas para nutrir a las plántulas durante el primer año de desarrollo. Después de esto, los recursos externos son determinantes para el crecimiento y supervivencia, además del nivel de desarrollo alcanzado en función de altura, número de hojas y desarrollo de raíces (Bonfil, 1998; Puerta-Piñero *et al.*, 2006; González-Rodríguez *et al.*, 2011). La humedad y precipitación son los factores abióticos más importante en la supervivencia de las plántulas de roble (Matsuda, 1989; García & Houle, 2005; González-Rodríguez *et al.*, 2011), lo que demuestra la alta sensibilidad de los robles a la disponibilidad de agua. Otro factor importante es la disponibilidad lumínica (Matsuda, 1989; Sáenz, 1991; Broncano *et al.*, 1998; McCarthy & Evans, 2000; Li & Zhang, 2003; Beckage & Clark, 2003; Pons & Pausas, 2006). Existe variación entre las especies de *Quercus* en cuanto a su tolerancia para sobrevivir en diferentes condiciones de luz (Ashton & Berlyn, 1994; Beckage & Clark, 2003) y ésta varía también entre estadios ontogenéticos (Matsuda, 1989; Broncano *et al.*, 1998; McCarthy & Evans, 2000).

Por ejemplo, se ha observado que el reclutamiento de plántulas en *Q. serrata* (Matsuda, 1989), *Q. lyrata* (McCarthy & Evans, 2000), *Q. liaotungensis* (Li & Zhang, 2003), *Q. rubra* (Beckage & Clark, 2003) y *Q. suber* (Pons & Pausas, 2006) está relacionado con los claros de luz, los cuales permiten su establecimiento y supervivencia. La disponibilidad de luz puede ser importante en los primeros años de la planta, pero una vez establecida su supervivencia puede depender más de otros factores como la disponibilidad de agua (González-Rodríguez *et al.*, 2011). Además, una alta luminosidad podría causar daños a las plántulas (Li & Zhang, 2003; Montes-Hernández & López-Barrera, 2013). Sáenz (1991) estudió el efecto de la apertura del dosel sobre el

establecimiento de plántulas de *Q. copeyensis* y concluyó que esta especie tiene un alto grado de plasticidad fenotípica y capacidad de aclimatación fotosintética ya que es tolerante a la sombra, pero un aumento en la cantidad de luz disponible afecta positivamente el crecimiento. La disponibilidad lumínica afecta principalmente el crecimiento de las plántulas de *Quercus*, pero su importancia varía entre especies.

La estructura y composición del bosque también afecta la supervivencia de las plántulas de roble (Callaway, 1992; Callaway & Davis, 1998; Rousset & Lepar, 1999). Los arbustos en el sotobosque pueden funcionar como facilitadores para la supervivencia de plántulas brindándoles un ambiente favorable para su germinación, lo que se conoce en inglés como *síndrome nodriza* (Niering *et al.*, 1963). Esta relación se ha detectado en muchas especies de roble (Callaway, 1992; Callaway & Davis, 1998; Rousset & Lepar, 1999; Li & Zhang, 2003; Puerta-Piñero *et al.*, 2006; Smit, Ouden & Díaz, 2008). Los arbustos pueden además servir como protectores contra herbívoros, al disminuir su visibilidad (Callaway, 1992; Montes-Hernández & López-Barrera, 2013). Sin embargo, la vegetación herbácea puede ser desfavorable para el establecimiento de plántulas ya que pueden llegar a ser competidores del recurso hídrico (Esteso- Martínez *et al.*, 2006). Los robledales de altura neotropicales tienen un sotobosque dominado por bambú del género *Chusquea* (Poaceae) (Kappelle, 2008). Sáenz (1991) obtuvo resultados que sugieren que el bambú puede tener una función protectora en las plántulas de *Q. copeyensis*, protegiéndolas de la incidencia de los rayos de sol, que pueden causar su muerte, especialmente durante la época seca.

La vegetación ya establecida en el bosque puede proveer hongos micorrícicos que faciliten el crecimiento y supervivencia de plántulas (Richard, Selosse & Gardes, 2009,

Dickie, Koide & Steiner, 2002; Dickie, Guza, Krazewski & Reich, 2004). Esta facilitación por arbustos ha sido documentada en *Q. ilex* (Richard *et al.*, 2009) y por vegetación herbácea en *Q. ellipsoidalis* y *Q. macrocarpa* (Dickie *et al.*, 2004). Las micorrizas propician el establecimiento de plántulas al permitirles lidiar con situaciones de estrés como deficiencia de nutrientes y sequías (Osonubi, Mulongoy, Awotoye, Atayese & Okali, 1991, Richard *et al.*, 2009). La infección micorrícica se ha relacionado con un aumento en la biomasa y crecimiento en plántulas de *Q. velutina* (Daughtridge, Pallardy, Garrett & Sander, 1986) y *Q. agrifolia* para la cual se detectaron mayores niveles de fósforo y nitrógeno foliar y mayor supervivencia en plántulas con asociaciones micorrícicas (Egerton-Warburton & Allen, 2001). De igual forma, la presencia de adultos o plántulas congénéricas puede facilitar el establecimiento de plántulas de *Q. rubra* al aumentar la probabilidad de infección por un hongo micorrícico beneficioso (Dickie, *et al.* 2002; Dickie, Koide & Fayish, 2001). Se ha sugerido que el arbusto *Comarostaphylis arbutoides* podría facilitar el establecimiento del roble endémico *Q. costaricensis* en los bosques de la Cordillera de Talamanca, ya que comparten hongos micorrícicos como *Leccinum monticola* y *Sebacina* sp (Osmundson, Halling & Den Bakker, 2007; Kühdorf *et al.*, 2014).

La herbivoría por mamíferos e insectos y los hongos patógenos han sido señalados como los agentes responsables de la mortalidad denso-dependiente, que permiten la regulación de la abundancia en las poblaciones y mantiene la diversidad (Janzen, 1970; Connell, 1971; Wada, Murakami & Yoshida, 2000; Fricke *et al.*, 2014). El establecimiento y supervivencia de las plántulas puede depender tanto de las condiciones ambientales como de la capacidad fisiológica de cada plántula para responder a daños por herbivoría (Nabeshima, Murakami & Hiura, 2001; Mizumachi, Osawa, Akiyama & Tokuchi, 2004;

Mizumachi, Mori, Osawa, Akiyama & Tokuchi, 2006), lo que depende de variabilidad genética entre individuos.

Negi, Negi y Singh (1996) estudiaron el establecimiento de plántulas de *Q. floribunda* después de una fructificación masiva y encontraron que la herbivoría fue una de las principales causas de mortalidad, sugiriendo que este puede ser un factor denso-dependiente importante en estos bosques. En Costa Rica se concluyó mediante estudios manipulativos, en los que se controlaba la densidad de plántulas y la cantidad de *Chusquea*, que la mayor influencia negativa sobre la supervivencia de las plántulas de *Q. copeyensis* la tuvieron la densidad de plántulas, y el ataque de patógenos y plagas (Sáenz, 1991). Los daños causados por herbívoros repercuten negativamente en la supervivencia de plántulas en otras especies de roble como *Q. palustris* (Meiners *et al.*, 2000), *Q. rubra* (Meiners *et al.*, 2000; Meiners & Martinkovic, 2002), *Q. robur* (Frost & Rydin, 1997), *Q. xalapensis* (Ortega-Pieck *et al.*, 2011), *Q. liaotungensis* (Li & Zhang, 2003).

#### **1. 2. 4 Situación de los bosques de roble de altura en Costa Rica**

Los bosques montañosos de robles del istmo centroamericano albergan un conjunto único de especies, comunidades y ecosistemas naturales, producto del intercambio de plantas y animales entre los hemisferios norte y sur (Kappelle, 2008). Las montañas de Talamanca además de una gran riqueza presentan un alto grado de endemismo (Kappelle, Cleef & Chaverri, 1992). Sin embargo, los bosques de robles del Cerro de la Muerte se redujeron drásticamente durante la construcción de la Carretera Interamericana en 1942-45. Durante la construcción, la madera de roble fue empleada para puentes e infraestructura y

su aprovechamiento se extendió posteriormente, siendo usada para la producción de carbón por los agricultores que se instalaron en la región (Blaser & Camacho, 1991). En los robledales nacen varios de los ríos importantes del país, tanto para consumo como para producción de energía (Beek & Sáenz, 1992), por lo que su conservación es de gran interés para los pobladores locales y del Valle Central. Como consecuencia, se crearon los decretos de protección de 1974 y las reservas forestales de Río Macho y Los Santos, lo que redujo la explotación de madera de roble y facilitó la regeneración de estos bosques (Blaser & Camacho, 1991).

Sin embargo, la capacidad de regeneración de los bosques montanos tropicales es limitada: se ha determinado que la tasa de recuperación de los bosques disminuye conforme aumenta la elevación (Ewel, 1980; Kappelle, 2006). El crecimiento del bosque, posterior a un disturbio, es más lento en los bosque de mayor elevación (2400-3200 msnm), comparada con el crecimiento de los bosques de mediana elevación (1500-2400 msnm) (Kappelle, 1993, Kappelle, 2006). Una clara comprensión de la dinámica poblacional de los robledales de altura (ej. regeneración, reclutamiento) es necesaria para el manejo exitoso de las áreas de conservación y los sistemas silviculturales (Kappelle, 2006). No obstante, a pesar de que la descripción de la composición y distribución de especies de los bosques montanos de Costa Rica ha sido bien documentada (Jiménez-Marín & Chaverri-Polini, 1982; Blaser & Camacho, 1991; Sáenz, 1991; Kappelle, 1993; Kappelle, van Uffelen & Cleef, 1995), los estudios de la dinámica poblacional en bosques de robles son escasos.

### 1. 3 Justificación

Comprender los factores que regulan la distribución y abundancia de las especies vegetales es un tema central en el estudio de ecología de comunidades (Chesson 2000). La denso-dependencia negativa fue inicialmente propuesta como un mecanismo de regulación causante de la alta diversidad de los bosques tropicales (Janzen, 1970; Connell, 1971). Sin embargo, estudios recientes en bosques templados han demostrado que este mecanismo es más generalizado y funciona como regulador poblacional en otro tipo de ecosistemas (HilleRisLambers *et al.*, 2002; HilleRisLambers & Clark, 2003; Yamazaki *et al.*, 2009). Es bien sabido que la diversidad de plantas vasculares disminuye con un aumento en la elevación, que es abrupto entre los 1500 y los 3000 m en muchas montañas neotrópicas (Gentry, 1988; Kappelle *et al.*, 1995; Lieberman, Lieberman, Peralta & Hartshorn, 1996). Los bosques de mayor elevación de la Cordillera de Talamanca (2950-3250 msnm) se caracterizan por la dominancia del roble endémico *Q. costaricensis* en el dosel, el cual alcanza ca. 20-25 m de altura (Kappelle *et al.*, 1995). Los adultos presentan periodos sincrónicos de fructificación masiva en los que se produce una gran cantidad de semillas que tienen como resultado el establecimiento de altas densidades de plántulas en el sotobosque (Camacho & Orozco, 1998). La abundancia y dominancia de *Q. costaricensis* en estos bosques la convierten en una especie de interés para comprender los procesos de estructuración de los bosques tropicales. Por un lado, estudiar el efecto de la densidad en la mortalidad de plántulas de *Q. costaricensis* permite poner a prueba la importancia de la denso-dependencia negativa como un mecanismo regulador que funciona en diversos tipos de bosque, incluidos los menos diversos. Por otro lado, este análisis contribuiría a comprender la relación entre la abundancia relativa de las especies en la comunidad y su sensibilidad a los efectos denso-dependientes, que es un objeto de estudio importante para

comprender la estructuración de comunidades y ha recibido especial atención en los últimos años (Comita *et al.*, 2010; Kobe & Vriesendorp, 2011).

El sotobosque de los robledales de la Cordillera de Talamanca está dominado por varias especies de bambú nativo del género *Chusquea* (Widmer, 1998). Las distintas especies de bambú generan parches monoespecíficos que se distribuyen irregularmente en el sotobosque formando un estrato denso que puede alcanzar los 6 m de altura (Kappelle *et al.*, 1995; Widmer, 1998). En otros ecosistemas, se ha determinado que los estratos de bambú pueden limitar la regeneración de especies arbóreas dominantes (Veblen, Schlegel & Escobar, 1979; Veblen, 1982; Itô & Hino, 2007). Además, la remoción de la cobertura forestal tiene como consecuencia un sobre crecimiento del bambú creando un estrato denso dominante en áreas alteradas (Veblen, 1982; Widmer, 1998). En consecuencia, se ha propuesto que los parches de *Chusquea* spp. pueden afectar de forma negativa el reclutamiento de las especies dominantes de dosel, como *Q. costaricensis*, pero no se ha probado (Widmer, 1998). Es necesario comprobar la función del bambú nativo en el reclutamiento de *Q. costaricensis* para una mayor comprensión de la ecología de estos robledales que permitan mejorar las estrategias de manejo y conservación (Blaser & Camacho, 1991; Beek & Sáenz, 1992).

El aumento de la temperatura global, ha obligado a muchas especies a cambiar su rango geográfico, migrando a mayores elevaciones o latitudes en busca de condiciones climáticas adecuadas (Lenoir, Gégout, Marquet, De Ruffray & Brisse, 2008; Chen, Hill, Ohlemüller, Roy & Thomas, 2011; Feeley, Hurtado, Saatchi, Silman & Clark, 2013). No obstante, las partes altas de las montañas representan un límite geográfico para la migración, y esto puede llevar a una pérdida en el rango de algunas especies, o en el caso

más extremo, a la extinción y pérdida de biodiversidad (Dullinger *et al.*, 2012; Gottfried *et al.*, 2012; Feeley *et al.*, 2013). Comprender la ecología de las especies que forman parte de los ecosistemas de montaña, como *Q. costaricensis*, es necesario para predecir las complejas respuestas de los ecosistemas ante el cambio climático (Rehm & Feeley, 2013). Este estudio debe servir como base para detectar los factores bióticos de mayor importancia en el reclutamiento de plántulas de roble y así dar una orientación a los futuros estudios. A partir de aquí es necesario realizar estudios a largo plazo que permitan identificar los cambios que ocurren en la dinámica poblacional de los robles para llevar a cabo planes de manejo que permitan su conservación.

## II. OBJETIVOS/ HIPÓTESIS

El objetivo principal de esta investigación es evaluar la importancia relativa de factores bióticos como la densidad de plántulas y adultos, herbivoría, y la densidad de *Chusquea* spp. sobre la supervivencia y el reclutamiento de plántulas de *Quercus costaricensis* en un robleal del macizo Bellavista, en el Cerro de la Muerte, Costa Rica, durante un año semillero. El trabajo se llevó a cabo por medio de la prueba de las siguientes hipótesis y predicciones:

- (1) La herbivoría foliar y la altura de las plántulas de *Q. costaricensis* afectan su supervivencia. Se espera que la herbivoría reduzca la probabilidad de sobrevivir de las plántulas de *Q. costaricensis* lo cual depende del tamaño de la plantas, con plantas más grandes siendo más resistentes a la herbivoría.
- (2) Se espera que un aumento en la densidad de *Chusquea* spp. (i.e., número de tallos) reduzca la supervivencia y limite el reclutamiento de plántulas de *Q. costaricensis*.
- (3) La población de plántulas de *Q. costaricensis* está regulada por la densidad de conespecíficos (e.g., denso-dependencia negativa). Según la hipótesis de mortalidad diferencial de Janzen y Connell, una alta densidad de plántulas y cercanía de árboles adultos aumentaría la herbivoría y la mortalidad de las plántulas. No obstante, se esperara que el reclutamiento sea mayor en áreas con una alta densidad de adultos reproductivos, en particular durante los eventos de fructificación masiva.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3. 1 Especie de estudio

La especie *Quercus costaricensis* Liebm. forma parte del grupo de los llamados robles negros o rojos del subgénero *Erythrobalanus*, que incluye especies endémicas de Norteamérica y Centroamérica. Se les llama robles negros debido al color oscuro de su corteza y ramas; la madera de estas especies es relativamente dura y los frutos, que en general requieren de dos años para madurar, presentan un pericarpo con una superficie interior tomentosa (Burger, 1977). Es una especie abundante y dominante en bosques primarios y secundarios en zonas con elevación mayor a 2200 msnm, y puede formar rodales puros en zonas donde crece naturalmente (2200-3699 msnm) (Hartshorn, 1983).

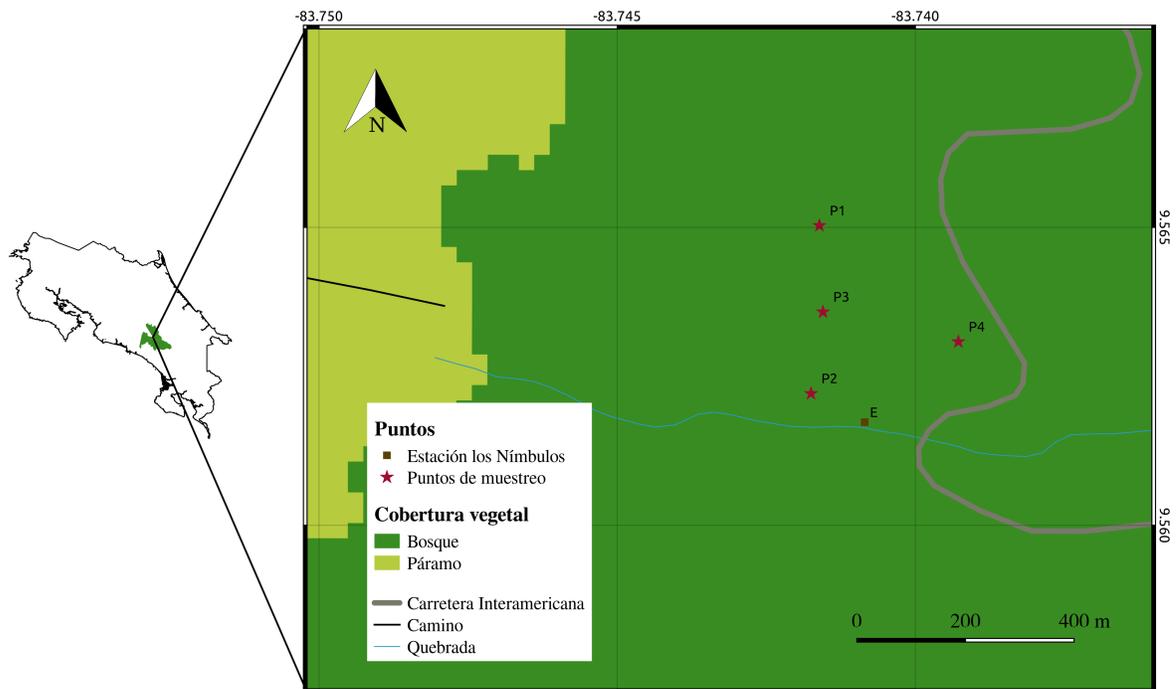
*Quercus costaricensis* es endémico de Costa Rica y Panamá. Se encuentra restringido al bosque muy húmedo y pluvial montano. En Costa Rica se conoce en un área limitada al oeste del Volcán Irazú y se extiende hacia el este a lo largo de la cordillera de Talamanca, hasta Panamá cerca de la frontera con Costa Rica (Jiménez-Marín & Chaverri-Polini, 1982). Puede alcanzar 44 m de altura y 60 a 130 cm de DAP, por lo que domina el dosel medio y superior en estos bosques.

El roble *Q. costaricensis* es una especie monoica con eventos de producción de semillas irregulares que pueden ocurrir cada dos o más años, aunque la producción de flores sea continua cada año (Camacho & Orozco, 1998). Un pico de producción de frutos ocurre de abril a junio. La germinación es hipógea e inicia aproximadamente 7 días después de su siembra en condiciones controladas y tiene un porcentaje de germinación del 91% usando suelo como sustrato (Quirós-Quesada, 1990).

### 3. 2 Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Estación Los Nimburos que cubre un área de aprox. 50 Ha y está ubicada en el kilómetro 92 de la carretera interamericana sur. De acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge *et al.* (1971), el sitio pertenece al Bosque Pluvial Montano Alto. Este tipo de bosque se caracteriza por la dominancia de árboles del género *Quercus* que alcanzan alturas de hasta 40 m, y una gran abundancia del bambú del género *Chusquea* en el estrato inferior del bosque. Se observa, además, una alta riqueza de epífitas y gran densidad de musgos en árboles y sobre el suelo (Blaser & Camacho, 1991). El sitio de estudio se encuentra dominado por la especie de roble de dosel *Q. costaricensis*. Una parte del bosque es primaria, pero la mayor parte corresponde a bosque secundario producto de la regeneración que se dio después de la severa degradación y explotación de madera de roble durante la construcción de la Carretera Interamericana.

El área de estudio comprende 4 parcelas de 20 x 20m divididas en 16 cuadrantes de 5x5m cada una. Las parcelas se seleccionaron de modo que estuvieran alejadas de los senderos y que tuvieran un gradiente en la densidad de *Chusquea* spp. Cada parcela fue trazada en dirección Sur-Norte (eje y) y Este-Oeste (eje x). La ubicación de las parcelas, tomando como referencia la esquina Sur-Este, es la siguiente: 1, 9°33.902'N, 83°44.497'W, elevación 3205 m; 2, 9°33.733'N, 83°44.505'W, elevación 3115 m; 3, 9°33.815'N, 83°44.493'W, elevación 3208 m; 4, 9°33.785'N, 83°44.357'W, elevación 3157 m (Fig.1).



**Fig. 1.** Mapa de la ubicación de las parcelas de muestreo en la Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, Costa Rica. Mayo 2015. Mapa creado con: QGIS Development Team, 2009.

### 3. 3 Metodología

#### 3. 3. 1 Muestreo y mediciones

En una primera etapa, en mayo de 2014, se marcaron con etiquetas numeradas todos los individuos de *Q. costaricensis* ubicados dentro de las parcelas. Se agregó un área de amortiguamiento de 10 m alrededor de las parcelas en la cual se midieron los adultos reproductivos para tomarlos en cuenta en el análisis. A los árboles se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, a partir de 5 cm) y las coordenadas dentro de la parcela. Para

cada plántula y brinjal (<5cm de DAP) se determinaron las coordenadas dentro de la parcela, su altura, el número de hojas y el índice de herbivoría (IH). La medición del índice está basada en el método de Núñez-Farfán & Dirzo (1988), que consiste en asignar a todas las hojas un valor del 0 al 5 según el grado de herbivoría (0, intacta; 1, < 10%; 2, 10-25%; 3, 25-50%; 4, 50-75%; 5, 75-100) y determinar el índice con base al número de hojas en cada valor. La fórmula utilizada es la siguiente:

$$IH = \sum_{i=1}^5 (Li)(i) / n$$

En donde  $i$  es la categoría de daño (de 0 a 5),  $Li$  es el número de hojas en la categoría de daño  $i$  y  $n$  es el número total de hojas en la planta. La herbivoría fue estimada siempre por la misma persona. Cuando el individuo tenía más de 20 hojas, la herbivoría se estimaba para una muestra aleatoria de 20 hojas que fuera representativa. En la parcela 4, solo se estimó la herbivoría del 30% de las plántulas debido a limitaciones del tiempo de muestreo.

Para cuantificar la densidad de *Chusquea* spp. se dividieron los cuadrantes en 4 y se contaron los tallos presentes en cada subcuadrante. Para caracterizar la disponibilidad lumínica del sotobosque se midió el porcentaje de apertura de dosel en las parcelas en agosto del 2014 y 2015. Se tomaron fotografías hemisféricas en el centro de cada cuadrante a una altura de 1m usando una cámara Nikon con un lente de pez. La cámara se colocó horizontalmente en un trípode y la parte superior de las fotografías fue fijada al norte magnético (Lin *et al.*, 2010). Las fotografías fueron analizadas por la misma persona y se estimó la apertura de dosel utilizando el programa “Gap Light Analyser” (GLA, versión 2.0).

En enero 2016 se solicitaron al Instituto Meteorológico Nacional los datos de temperatura, precipitación, humedad y radiación desde la fecha de creación de la estación, en el año 2012, hasta finales del año 2015, de la estación meteorológica más cercana de sitio de muestreo. Esta estación se ubica en el Cerro Buenavista en las coordenadas 09° 33' 36" Norte y 83° 45' 13" Oeste, a 3400 m s.n.m.

### 3. 3. 2 Análisis espaciales

Se llevaron a cabo un serie de análisis espaciales para describir la distribución espacial de los individuos de la población de *Q. costaricensis* y poder así explicar las interacciones bióticas estudiadas. Para definir la estructura de tamaños de la población se dividieron los individuos en categorías de tamaños: plántulas pequeñas ( $\leq 50$  cm), brinzales ( $>50$  cm), juveniles ( $>200$ cm y  $>1$ cm de DAP), árboles (agrupados en categorías de 20 cm de DAP). Para el resto de los análisis se utilizó el término “plántulas” para referirse a todos los individuos con DAP  $<1$  cm. Se espera que hayan efectos denso-dependientes en una población donde los individuos tienen una distribución agregada y cuando las densidades aumentan con la cercanía a los árboles adultos. Para analizar los patrones espaciales de los individuos de *Q. costaricensis* se realizó un análisis de K de Ripley univariado (Ripley, 1977). Se utilizó la transformación  $L(t)=(K(t)/ \pi)^{0.5}$ , que estabiliza la varianza y lineariza la función, facilitando la interpretación: bajo el modelo nulo de aleatoriedad espacial completa (CSR, Complete Spatial Radomness) el valor de  $L(t)$  es 0, mientras que valores positivos y negativos indican agregación y uniformidad, respectivamente. Los intervalos de confianza de 95% para probar aleatoriedad espacial fueron generados a partir de 1000 iteraciones con el método de Monte Carlo. Para analizar la asociación espacial entre

plántulas y adultos se utilizó un análisis de  $K_{12}(t)$  de Ripley bivariado y la transformación  $L_{12}(t) = (K_{12}(t) / \pi)^{0.5}$  (Ripley, 1981). Un valor de  $L_{12}(t) = 0$  indica que los dos grupos son espacialmente independientes y valores positivos y negativos de  $L_{12}(t)$  indican una asociación positiva (atracción) y negativa (repulsión) entre los dos patrones, respectivamente. Se utilizó una función de correlación de marcas para analizar si existe agregación según el valor del IH y según el tamaño de plántulas (Fortin & Dale, 2005). La función de correlación de marcas permite detectar una potencial estructura espacial asociada a un valor cuantitativo de cada punto (en este caso el valor de herbivoría/altura de cada individuo), tomando en cuenta el patrón espacial univariado en la distribución de los puntos. Para los análisis espaciales se utilizó el programa estadístico Programita (Wiegand & Moloney, 2004).

### **3. 3. 3 Supervivencia de plántulas**

En mayo de 2015, un año después del primer muestreo, se identificaron las plántulas que murieron entre 2014 y 2015 y se calculó el porcentaje de mortalidad. Se identificaron como plántulas muertas aquellas que presentaban un tallo completamente seco sin hojas. Los individuos se consideraron perdidos cuando no se pudieron encontrar en el censo del 2015. Para los análisis los individuos perdidos (n=96) se contaron como muertos, debido a que en un censo en mayo 2016 se confirmó que la mayoría de estos (>90%) continuaban perdidos o estaban muertos.

Se investigó la estructura espacial en la mortalidad de plántulas (2014-2015) utilizando un modelo de etiquetado aleatorio que compara el patrón espacial de los

individuos “muertos” y “vivos” con el modelo nulo de mortalidad aleatoria (Jacquemyn, Endels, Honnay, & Wiegand, 2010). Usamos la prueba estadística  $g_{11}(t)$  (prueba univariada; Wiegand & Moloney, 2004) para explorar los patrones de los individuos muertos. Esta prueba permite detectar si los individuos muertos están espacialmente agregados bajo el modelo nulo de mortalidad aleatoria,  $g_{11}(t)=0$ , tomando en cuenta si existe un patrón espacial de todos los individuos (vivos y muertos): si  $g_{11}(t)$  es positivo, los individuos muertos están significativamente agregados en la escala  $t$ .

Se modeló la probabilidad de sobrevivir de las plántulas de *Q. costaricensis* del 2014 al 2015 como una función de la densidad relativa, la altura, la distancia al árbol adulto más cercano, el número de tallos de *Chusquea*, el IH y la apertura de dosel usando un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM; Bolker *et al.*, 2009) con una distribución binomial. Todas las variables, incluida la altura de las plántulas transformada a logaritmo natural, se estandarizaron restando el promedio y dividiendo por la desviación estándar de cada variable para comparar su importancia relativa en el modelo y se incluyeron como efectos fijos. Siguiendo el procedimiento de Lin *et al.* (2014) se incluyó el subcuadrante como un efecto aleatorio. Para el modelo se incluyeron únicamente las plántulas que tenían medición de IH. La distancia al adulto más cercano y la densidad relativa para cada plántula, correspondiente al número de plántulas en un radio de 1m, se determinaron con las coordenadas de los individuos de *Q. costaricensis* usando el paquete “Spatstat” (Baddeley, Rubak & Turner, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015). Se realizó una matriz de correlación entre las variables estudiadas.

### 3. 3. 4 Reclutamiento de plántulas

En enero y mayo 2015, seis y diez meses después de la caída de frutos que ocurre entre mayo y julio, se marcaron y tomaron las coordenadas de las nuevas plántulas reclutadas dentro de cada parcela. Las nuevas plántulas se reconocieron como aquellas que no habían sido previamente marcadas. Para asegurarse que no eran plántulas viejas que pasaron desapercibidas en el primer muestreo, se verificó que aún estuvieran adheridas a la bellota, lo que indica que recién germinaron, y que el tamaño correspondiera al de una plántula nueva (<50 cm). En los casos que había duda se marcó como una planta vieja suponiendo que no se encontró en el primer censo.

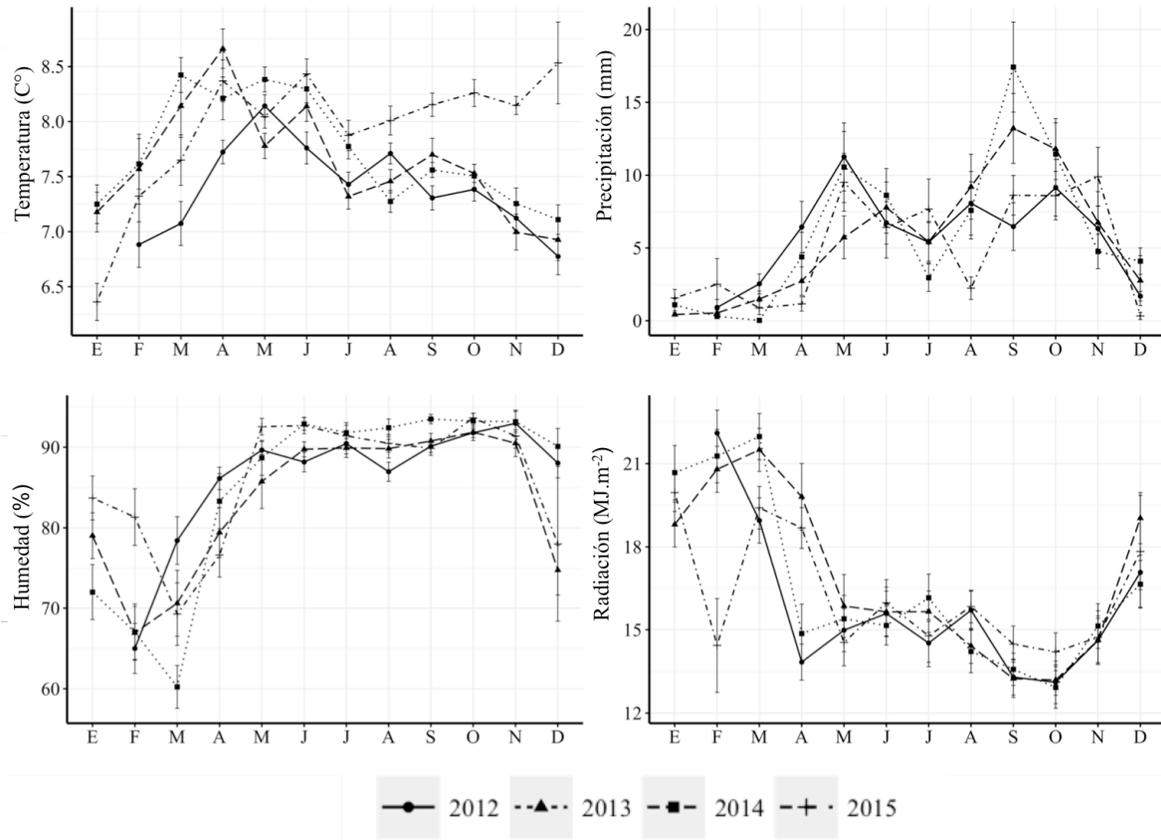
Se modeló el reclutamiento de plántulas como una función de la densidad intraespecífica de plántulas y adultos, el número de tallos de *Chusquea* y la apertura de dosel usando un GLMM (Bolker *et al.*, 2009) con una distribución de Poisson. El reclutamiento se cuantificó como el número de plántulas nuevas por subcuadrante. La densidad de plántulas se determinó como el número de plántulas ya establecidas (marcadas en mayo 2014) por subcuadrante y la densidad de adultos se calculó contando el número de adultos en un radio de 2.5 m del centro de cada subcuadrante. Las variables se estandarizaron para comparar su importancia relativa en el modelo y se incluyeron como efectos fijos. Se incluyó el subcuadrante como un efecto aleatorio. Los modelos se hicieron con el paquete “lme4” (Bates, Maechler, Bolker & Walker, 2015), en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Descripción de la población de *Quercus costaricensis*

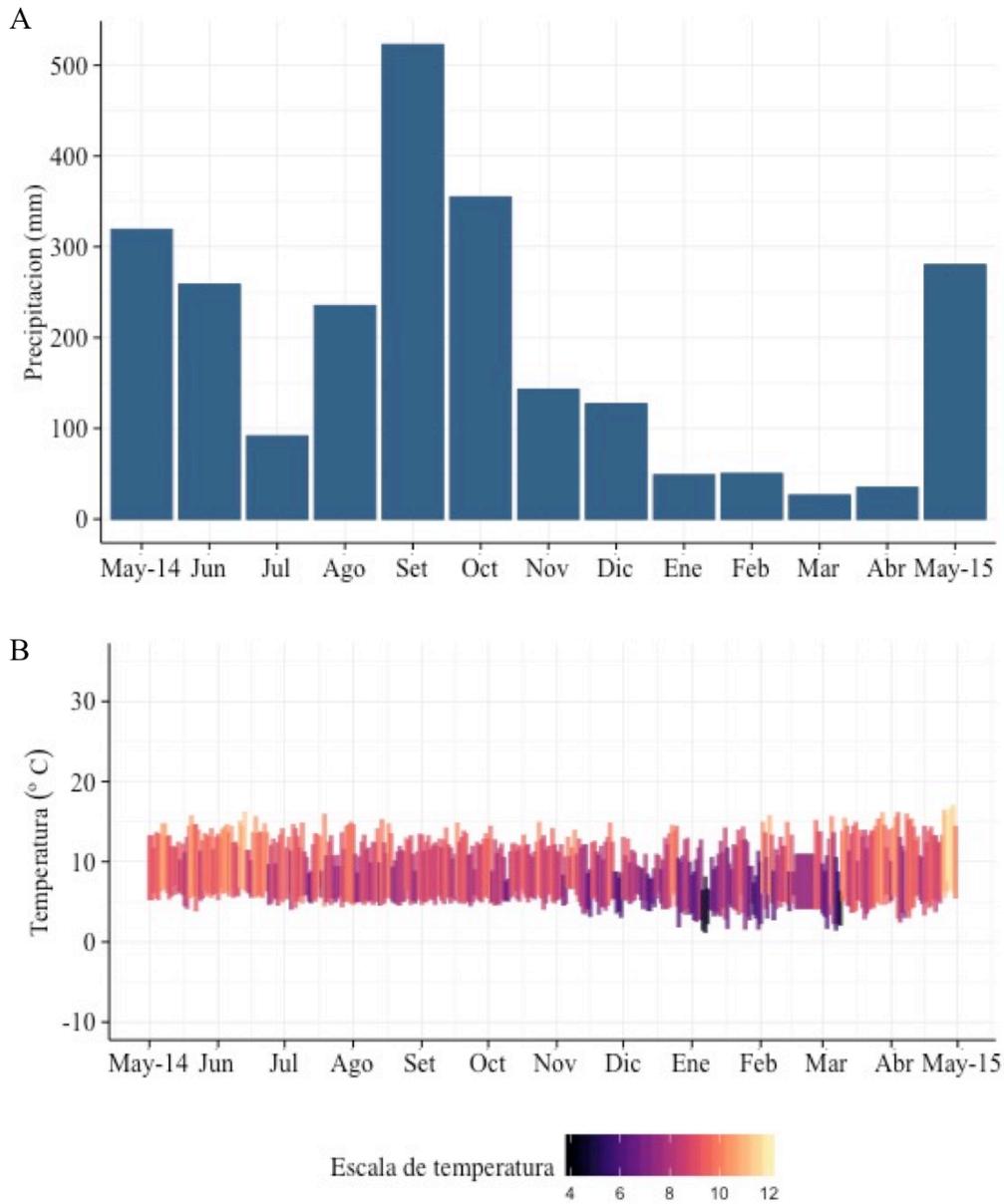
La variación temporal de precipitación, temperatura, humedad relativa del aire y radiación solar en el periodo de muestreo fue similar a la de los años anteriores (Fig. 2). La temperatura se mantuvo estable durante el periodo de muestreo, con temperaturas más bajas entre noviembre y abril (época seca), y la precipitación mostró diferencias entre una época lluviosa de mayo a octubre, con un promedio mensual de 295mm, y una época seca de noviembre a abril, con un promedio mensual de 71 mm ( $F_{1,22}=18.82$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 3), pero hubo lluvias en todos los meses. La distribución del porcentaje de apertura de dosel fue variable entre las parcelas (Fig. 4).

En el primer muestreo se marcaron y midieron un total de 3800 plántulas y brinzales y 83 adultos en las cuatro parcelas (Cuadro 1). Se midieron individuos desde 5 hasta 330 cm de altura, con la mayoría entre 10 y 50 cm (Fig. 5). La distribución de tamaños de la población de *Q. costaricensis* muestra que hay un número muy alto de plántulas y una deficiencia de individuos en valores intermedios, lo que sugiere una tasa alta de establecimiento de plántulas de las cuáles un número muy reducido llega a alcanzar tallas diamétricas mayores (Cuadro 2). El árbol de mayor diámetro que se encontró tenía un DAP de 97,2 cm.



Fuente: Instituto Meteorológico Nacional, enero 2016.

**Fig. 2.** Variación anual del promedio mensual ( $\pm$  E.E.) de precipitación (mm), temperatura ( $^{\circ}$ C), humedad relativa (%) y radiación lumínica ( $\text{MJ.m}^{-2}$ ) desde el año 2012 hasta el 2015 en estación meteorológica Cerro Buena Vista..



Fuente: Instituto Meteorológico Nacional, enero 2016.

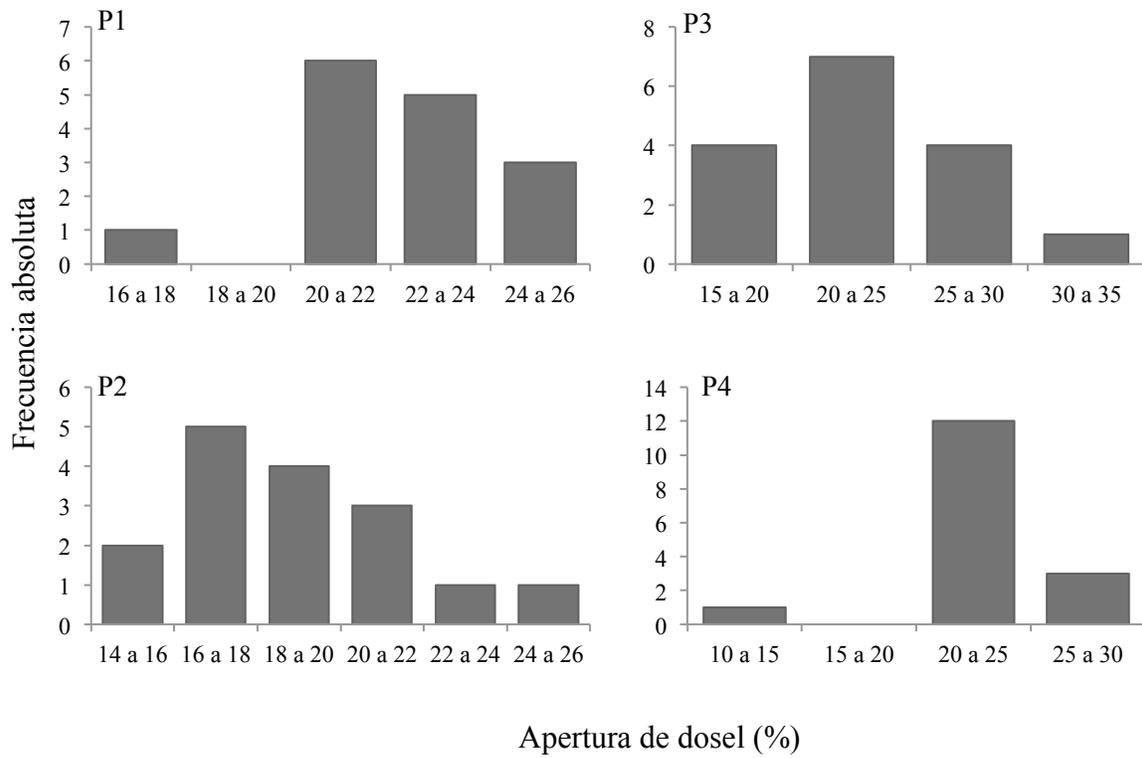
**Fig. 3.** Variación en la precipitación (mm; A) y el promedio de temperatura (°C; B) mensuales en el periodo de muestreo 2014-2015, en la estación meteorológica Cerro Buena Vista.

### Cuadro 1

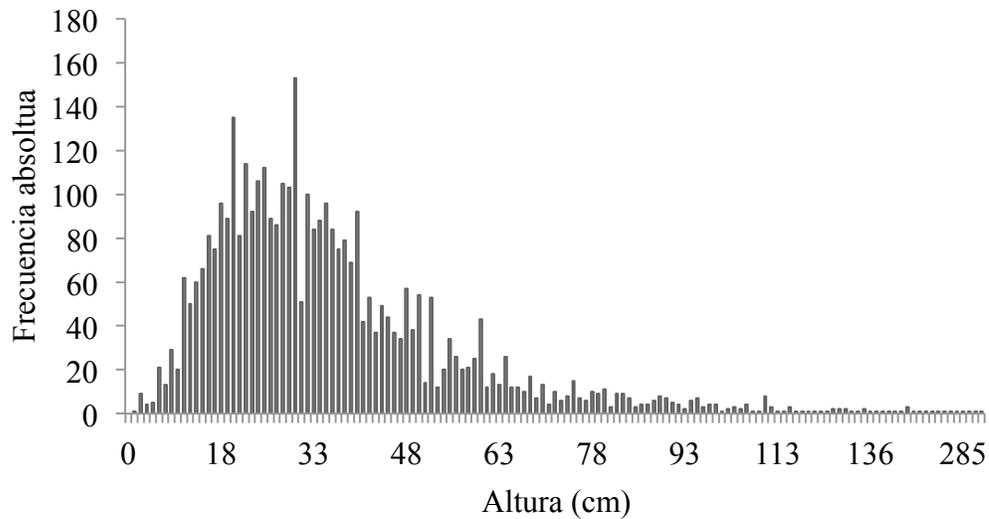
Número total de plántulas y adultos de *Q. costaricensis*, cobertura de *Chusquea* y por parcela en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, mayo 2014- mayo 2015.

| Parcela | # de plántulas inicial (2014) | # de árboles | Densidad de <i>Chusquea</i> (# de tallos.m <sup>-2</sup> ) | LAI  | Muertas (2015)* | Perdidas (2015)* | Reclutadas |
|---------|-------------------------------|--------------|--|------|-----------------|------------------|------------|
| 1       | 167                           | 9            | 0.34   | 1.58 | 51 (30.5)       | 2 (1.2)          | 119        |
| 2       | 457                           | 36           | 2.28   | 1.78 | 174 (38.1)      | 20 (4.4)         | 555        |
| 3       | 896                           | 19           | 4.87   | 1.55 | 436 (48.7)      | 20 (2.2)         | 893        |
| 4       | 2280                          | 19           | 0.17   | 1.56 | 435 (19.1)      | 54 (2.4)         | 326        |
| Total   | 3800                          | 83           | -  | -    | 1096 (28.8)     | 96 (2.5)         | 1893       |

\*Los números en paréntesis corresponden a porcentajes.



**Fig. 4.** Histograma del porcentaje de apertura de dosel en las parcelas de estudio en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014.



**Fig. 5.** Histograma de altura de plántulas y brinzales de *Q. costaricensis* (n=3800) en las parcelas de estudio en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014.

### Cuadro 2

Estructura de la población de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, en mayo 2014.

| Categoría de tamaño             |       | Número de individuos |
|---------------------------------|-------|----------------------|
| Plántulas (<50cm)               |       | 3085                 |
| Brinzales (>50cm)               |       | 706                  |
| Juveniles (>200cm,<br>>1cm DAP) |       | 9                    |
| Árboles<br>(cm de<br>DAP)       | 5-20  | 21                   |
|                                 | 20-40 | 31                   |
|                                 | 40-60 | 19                   |
|                                 | 60-80 | 6                    |
|                                 | >80   | 6                    |

En cuanto a la herbivoría, la mayoría de individuos presentaron un daño entre el 25 y el 75% del total del área foliar (Cuadro 3). Únicamente 8 de 2029 (0.4%) individuos a los que se les midió herbivoría presentaron un IH de 0. Las plántulas con una herbivoría de 1 a 10 % tenían significativamente menor altura que las plántulas de las otras categorías ( $F_{4,2024}=6.390$ ,  $p<0.001$ ) y un menor número de hojas ( $F_{4,1198}=9.507$ ,  $p<0.001$ ). A pesar de que la herbivoría era abundante, fue difícil observar herbívoros que se estuvieran alimentando de las hojas durante los muestreos. Se observaron ocasionalmente larvas de lepidópteros en las hojas, mientras que los escarabajos adultos del grupo de los curculiónidos y crisomélidos eran abundantes en brinzales y pequeños árboles de *Q. costaricensis*.

### Cuadro 3

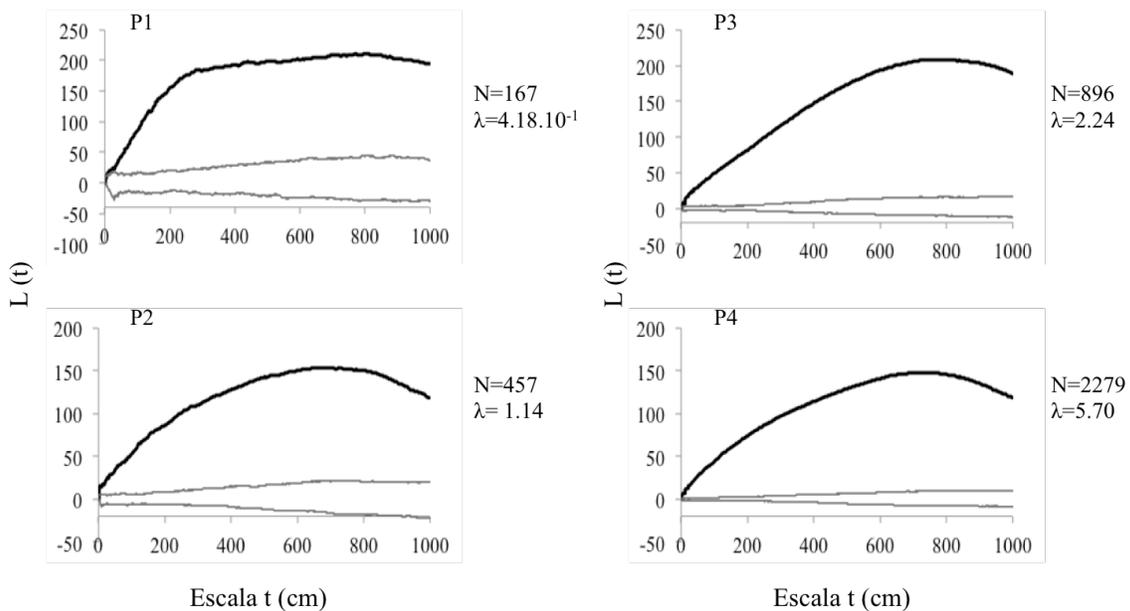
Número de individuos de *Q. costaricensis* según la categoría de herbivoría basado en el índice de Núñez-Farfán & Dirzo (1988). Los datos muestran el promedio de altura y número de hojas ( $\pm$  E.E.) para plántulas en cada categoría.

| Categorías de herbivoría (IH)* | Número de plántulas | Promedio de altura (cm) | Promedio de número de hojas |
|--------------------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------------|
| 0-1 (0-10%)                    | 101                 | 30.0 ( $\pm$ 2.0)       | 4.3 ( $\pm$ 0.6)            |
| 1-2 (10-25%)                   | 367                 | 38.0 ( $\pm$ 1.5)       | 7.5 ( $\pm$ 0.5)            |
| 2-3 (25-50%)                   | 805                 | 38.5 ( $\pm$ 0.9)       | 8.7 ( $\pm$ 0.3)            |
| 3-4 (50-75%)                   | 633                 | 38.4 ( $\pm$ 1.0)       | 7.9 ( $\pm$ 0.3)            |
| 4-5 (75-100%)                  | 123                 | 37.2 ( $\pm$ 1.8)       | 6.2 ( $\pm$ 0.6)            |

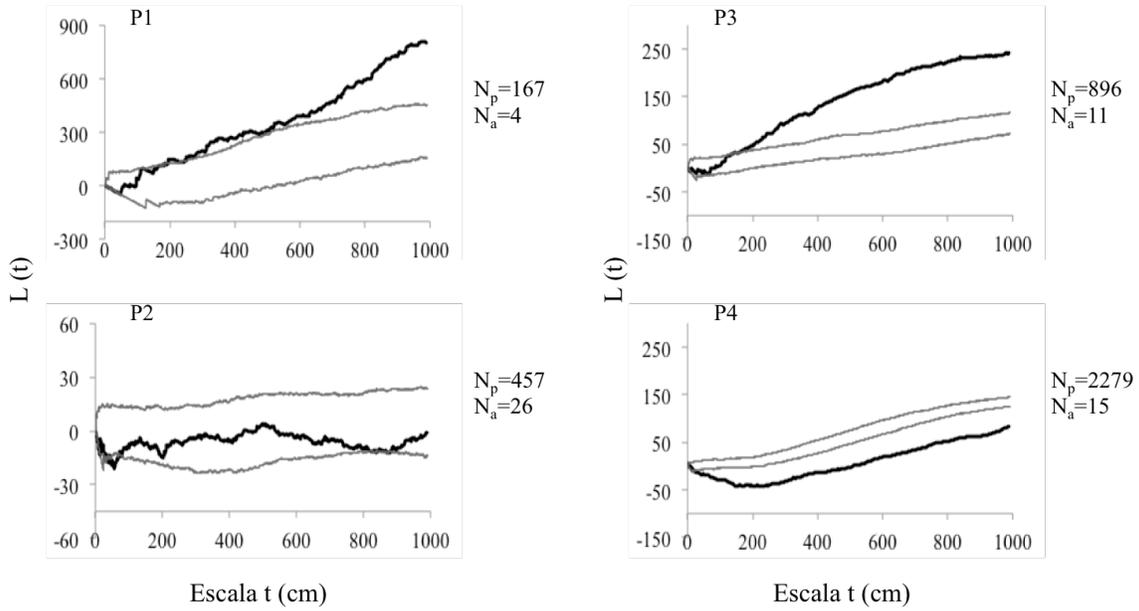
\* En paréntesis se muestra el rango de porcentaje de herbivoría correspondiente.

## 4. 2 Patrones espaciales

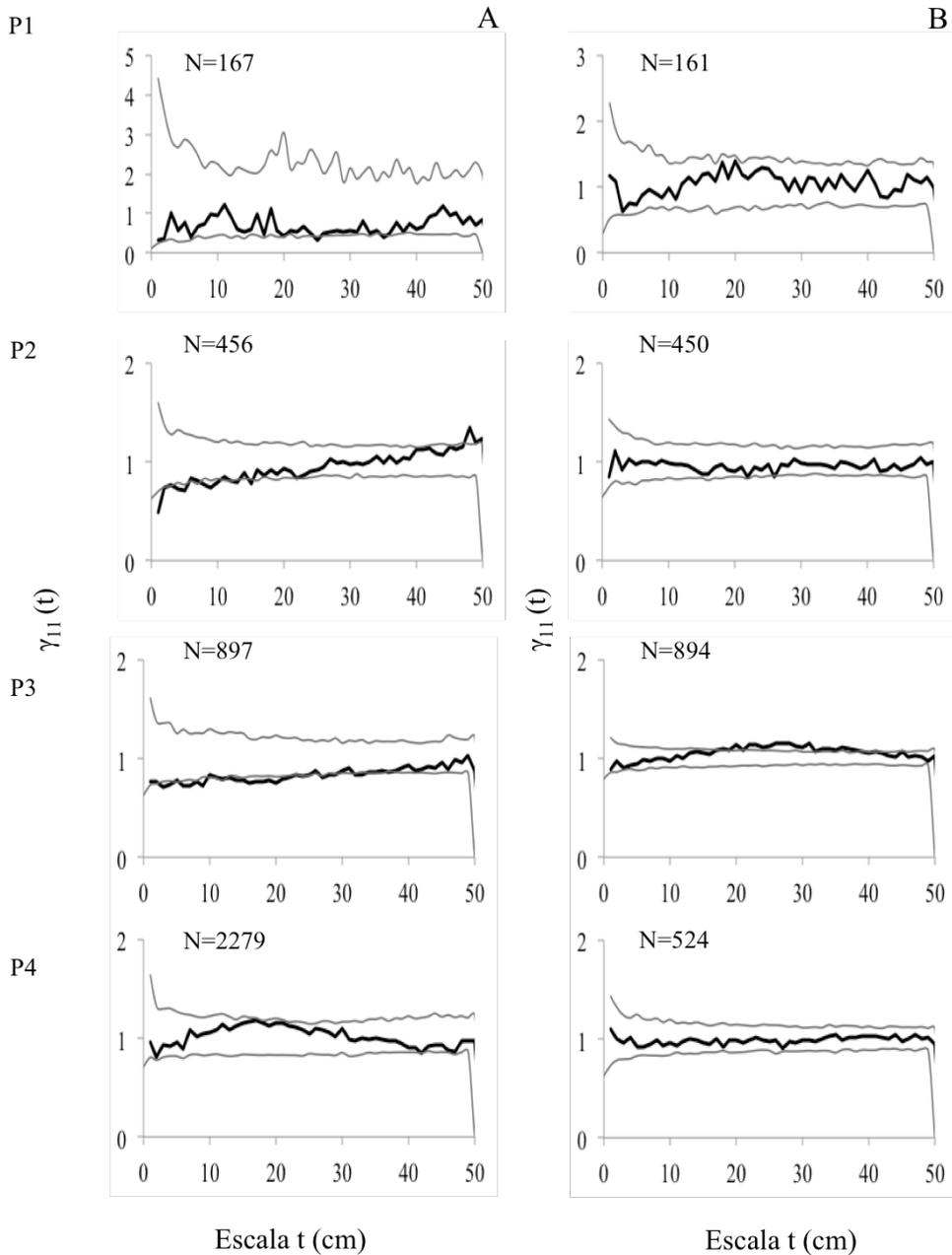
Las plántulas establecidas antes del periodo reproductivo presentaron un patrón de agregación en todas las parcelas (Fig. 6). En las parcelas 1 y 3, las plántulas mostraron una asociación positiva (atracción) a los árboles adultos (>20cm de DAP) como se esperaba, sin embargo, en la parcela 2 no se encontró una asociación en la distribución de árboles y plántulas y en la parcela 4 la asociación fue negativa (repulsión) (Fig. 7) . No se encontró que las plántulas se agregaran por similitud en la altura ni del IH en ninguna de las parcelas (Fig. 8).



**Fig. 6.**  $L(t)$  de Ripley univariada en función de la escala  $t$  en plántulas de *Q. costaricensis* (líneas negras) al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m; P) en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas (N) y la densidad ( $\lambda$ ; plántulas. $m^{-2}$ ) para cada parcela. Las líneas grises alrededor de  $y=0$  corresponden a los intervalos de confianza de 95% generados a partir de 1000 simulaciones de Monte Carlo bajo la hipótesis nula de una distribución aleatoria.



**Fig. 7.**  $L_{12}(t)$  de Ripley bivariada en función de la escala  $t$  (líneas negras) mostrando la interacción espacial entre plántulas y adultos de *Q. costaricensis* al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nímbulos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas ( $N_p$ ) y adultos ( $N_a$ ) para cada parcela. Las líneas grises alrededor de  $y=0$  corresponden a los intervalos de confianza de 95%.



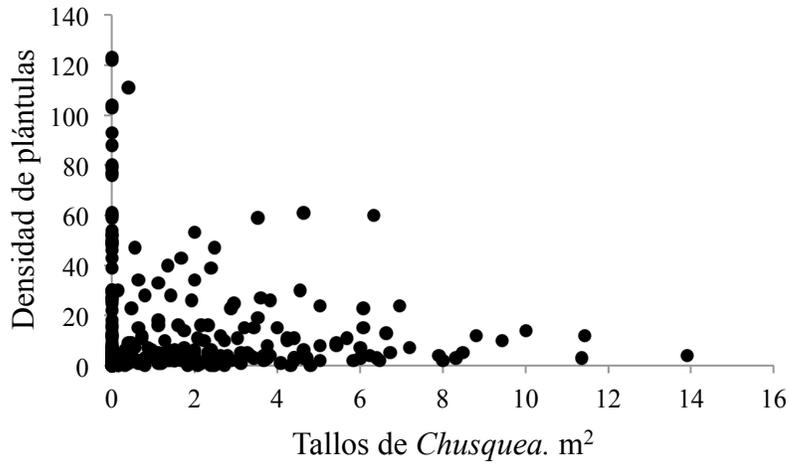
**Fig. 8.** Variograma de marcas univariado,  $\gamma_{11}(t)$ , en función de la escala  $t$  (líneas negras) para (A) la altura y (B) la herbivoría de plántulas de *Q. costaricensis* al inicio del estudio para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nímbulos, Cerro de la Muerte. Se indica el número total de plántulas para cada parcela. Las líneas grises corresponden a los intervalos de confianza de 95%.

Se observó una baja correlación entre las variables estudiadas (Cuadro 4). Sin embargo, hubo una tendencia a que la densidad de las plántulas disminuyera conforme aumentaba el número de tallos de *Chusquea* spp. (Fig.9). Además, se puede ver que después de que las plántulas alcanzan una altura de 1m los valores de IH se estabilizan en valores intermedios (Fig.10).

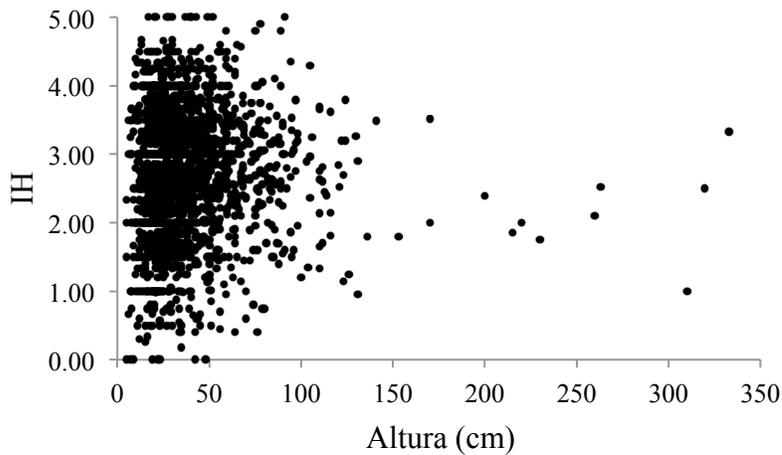
#### Cuadro 4

Matriz de correlación de Spearman entre las variables estudiadas en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte, mayo 2014.

|                             | <i>Ln</i> Altura | Densidad de <i>Chusquea</i> | IH    | Apertura de dosel | Densidad de plántulas |
|-----------------------------|------------------|-----------------------------|-------|-------------------|-----------------------|
| <i>Ln</i> Altura            |                  | 0.17                        | 0.03  | 0.29              | 0.12                  |
| Densidad de <i>Chusquea</i> | <0.0001          |                             | -0.11 | 0.18              | -0.11                 |
| IH                          | 0.12             | <0.0001                     |       | -0.05             | -0.07                 |
| Apertura de dosel           | <0.0001          | <0.0001                     | 0.01  |                   | 0.38                  |
| Densidad de plántulas       | <0.0001          | <0.0001                     | 0.002 | <0.0001           |                       |



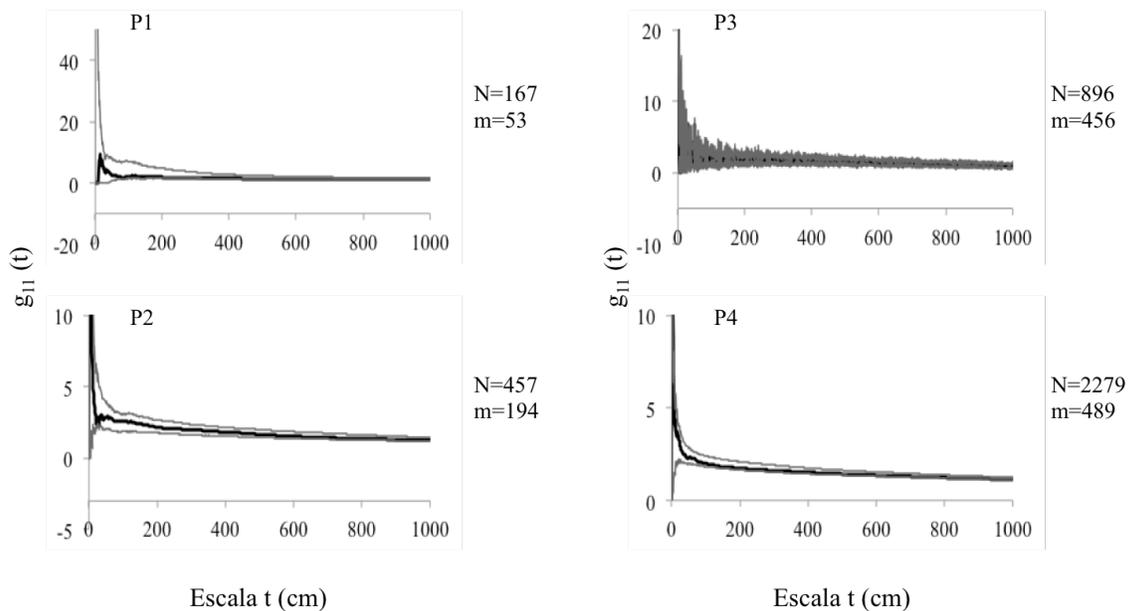
**Fig. 9.** Variación en la densidad de plántulas de *Q. costaricensis* (plántulas.m<sup>-2</sup>) en función de la densidad de *Chusquea* spp. (tallos.m<sup>-2</sup>) en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte. N= 64.



**Fig. 10.** Variación en el índice de herbivoría (IH) en función de la altura de plántulas (cm) de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte. N= 2029.

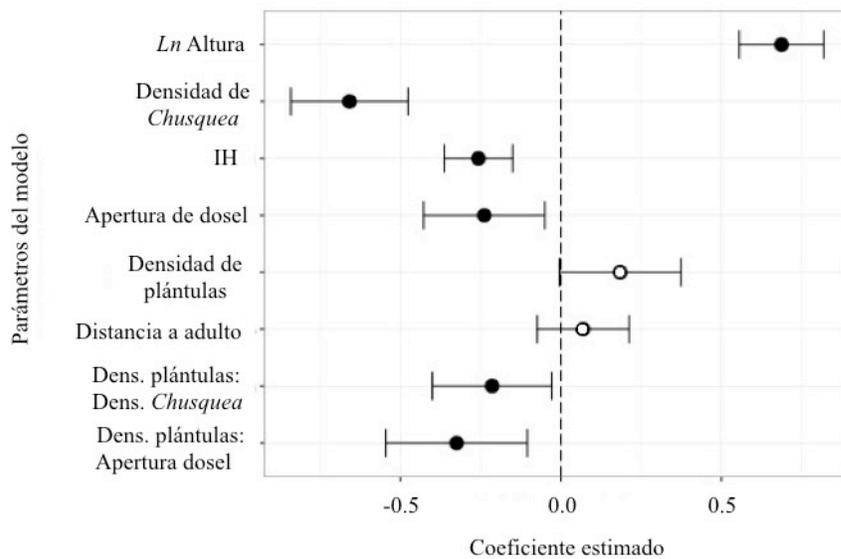
### 4.3 Supervivencia de plántulas

Se encontró una supervivencia total del 72.2 % de plántulas de *Q. costaricensis* para el periodo de mayo 2014 a mayo 2015 (Cuadro 1). No se encontró una correlación espacial ligada a la condición de supervivencia (“muerta” o “viva”), lo que significa que las distribución espacial de las plántulas que murieron era aleatoria (Fig. 11).

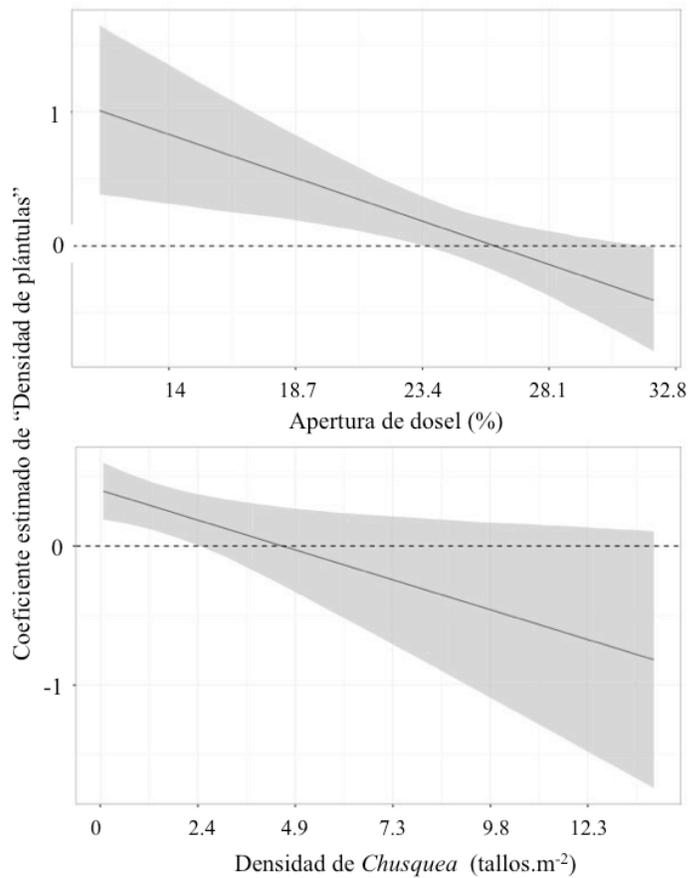


**Fig. 11.** Función  $g_{11}(t)$  del análisis univariado de etiquetado aleatorio en relación a la escala  $t$  (líneas negras) mostrando los patrones postmortalidad (2014-2015) de las plántulas de *Q. costaricensis* para cada parcela (20 x 20 m) en Estación Los Nímbulos, Cerro de la Muerte. El patrón analizado corresponde a las plántulas “muertas”. Las líneas grises corresponden a los intervalos de confianza de 95%.

La altura de las plántulas afectó positivamente la supervivencia (Fig. 12). El número de tallos de *Chusquea* spp., el IH y la apertura de dosel afectaron negativamente la supervivencia de plántulas. La distancia al adulto más cercano no fue significativa en el modelo y la densidad de plántulas sólo fue significativa en interacción con la densidad de *Chusquea* y la apertura de dosel: en bajas densidades de *Chusquea* (<2.4 tallos.m<sup>-2</sup>) y poca apertura de dosel (<23.4%) la densidad de plántulas tuvo un efecto positivo sobre la supervivencia, pero en densidades más altas de *Chusquea* spp. (>2.4 tallos.m<sup>-2</sup>) y mayor apertura de dosel (>23.4%), la densidad de plántulas no afectó la supervivencia (Fig.13).



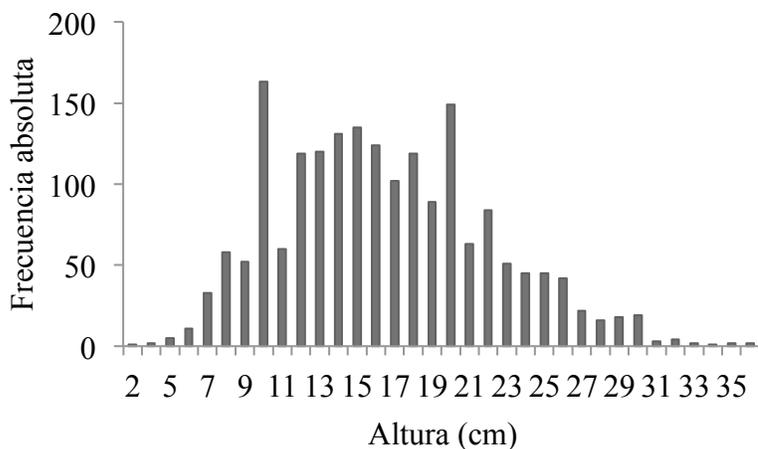
**Fig. 12.** Efecto estimado ( $\pm 2$  E.E.) de los parámetros del modelo sobre la supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte. Modelo creado con el paquete “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).



**Fig. 13.** Variación del valor del coeficiente estimado para el parámetro “densidad de plántulas” en el modelo de supervivencia según la apertura de dosel (%; arriba) y la densidad de *Chusquea* spp. (tallos.m<sup>-2</sup>; abajo). Gráfico de interacción creado con el paquete “interplot” (Solt & Hu, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).

#### 4. 4 Reclutamiento de plántulas

Se registró un total de 1893 plántulas nuevas de *Q. costaricensis* (Cuadro 1) de las cuales 1028 reclutaron a los seis meses y 865 a los diez meses del periodo de fructificación que ocurrió entre mayo y julio del 2014. Se midieron plántulas desde 2 hasta 36 cm de altura con una mayoría de individuos entre 10 y 20 cm (Fig. 14). En general las plántulas reclutadas presentaron un índice de herbivoría menor que el de las plántulas establecidas anteriormente, con daños totales inferiores al 50% en las hojas del individuo (Cuadro 4). La densidad intraespecífica de plántulas, como de adultos y la densidad de *Chusquea* spp. tuvieron un efecto positivo sobre el reclutamiento de plántulas, mientras que la apertura de dosel tuvo un efecto negativo (Fig. 15).



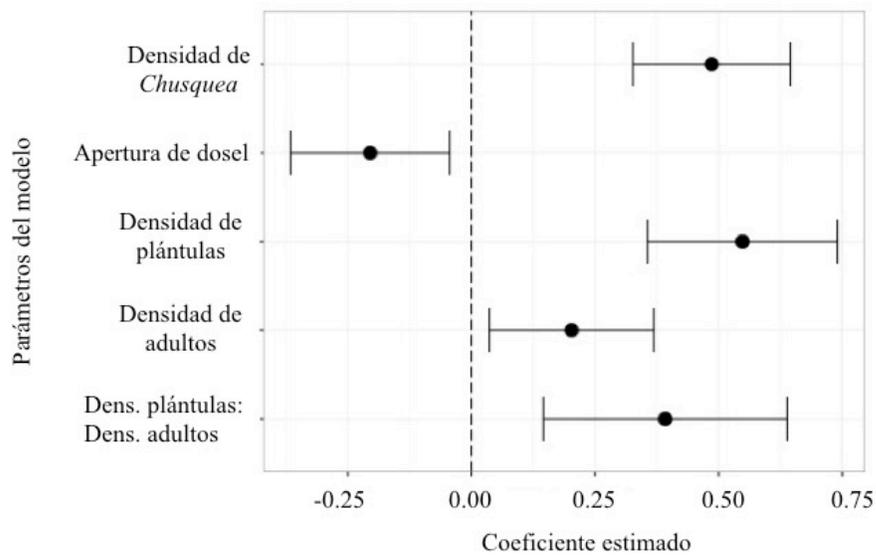
**Fig. 14.** Histograma de altura de plántulas reclutadas de *Q. costaricensis* (n=1893) después de un periodo de fructificación en las parcelas de estudio en la Estación Los Nímbulos, Cerro de la Muerte, diciembre 2014-enero 2015.

### Cuadro 5

Número de individuos de *Q. costaricensis* reclutados en enero y mayo 2015 después del periodo de fructificación según la categoría de herbivoría basado en el índice de herbivoría de Núñez-Farfán & Dirzo (1988). Los datos muestran el promedio de altura y número de hojas ( $\pm$  E.E.) para plántulas en cada categoría.

| Categorías de herbivoría (IH)* | Número de plántulas | Promedio de altura (cm) | Promedio de número de hojas |
|--------------------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------------|
| 0 (0%)                         | 21                  | 14.4 ( $\pm$ 1.5)       | 3.8 ( $\pm$ 0.2)            |
| 0-1 (0-10%)                    | 487                 | 16.7 ( $\pm$ 0,3)       | 4.8 ( $\pm$ 0.1)            |
| 1-2 (10-25%)                   | 670                 | 16.3 ( $\pm$ 0,2)       | 4.8 ( $\pm$ 0.1)            |
| 2-3 (25-50%)                   | 431                 | 16.5 ( $\pm$ 0.3)       | 4.7 ( $\pm$ 0.1)            |
| 3-4 (50-75%)                   | 185                 | 16.9 ( $\pm$ 0.4)       | 4.3 ( $\pm$ 0.1)            |
| 4-5 (75-100%)                  | 67                  | 17.6 ( $\pm$ 0.7)       | 4.2 ( $\pm$ 0.2)            |

\* En paréntesis se muestra el rango de porcentaje de herbivoría correspondiente



**Fig. 15.** Efecto estimado ( $\pm 2$  E.E.) de los parámetros del modelo sobre el reclutamiento de plántulas de *Q. costaricensis* en Estación Los Nimburos, Cerro de la Muerte. Modelo creado con el paquete “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en el lenguaje estadístico R (Version 3.2.2; R Core Team, 2015).

## V. DISCUSIÓN

### 5. 1. Estructura de la población

La distribución observada en *Quercus costaricensis* sugiere que la población está en crecimiento, donde hay una gran reserva de plántulas con el potencial de convertirse en adultos reproductivos, pero son pocos los individuos que llegan a alcanzar tallas mayores (Rozas, 2006). Esta estructura poblacional ha sido considerada como característica en otros sistemas de robles (Loewenstein, Johnson & Garrett, 2000; Rozas, 2006). La deficiencia de individuos en tallas intermedias puede ser resultado de los disturbios que se dieron en el área años atrás (Rasingam & Parathasarathy, 2009). La presencia de individuos con valores de DAP altos son una indicación de que se conservan individuos de edades avanzadas del bosque original primario, antes del periodo de deforestación que se llevó a cabo desde los años 40.

### 5. 2 La regulación biótica de la supervivencia de plántulas de *Quercus costaricensis*

#### 5. 2. 1 La herbivoría

La herbivoría puede afectar las comunidades de plantas de diversas formas, desde el consumo de biomasa a nivel individual (ej. Strauss & Zangerl, 2002) hasta la regulación de los patrones de distribución y abundancia a nivel de comunidades (ej. denso-dependencia negativa: Janzen, 1970; Connell, 1971; Wada *et al.*, 2000; Fricke *et al.*, 2014). A nivel individual, se ha visto que los herbívoros pueden tener efectos negativos en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de las plantas (ej. Hendrix, 1988; Hulme, 1996; Fritz &

Simms, 1992). Los individuos con mayores niveles de herbivoría pueden ser menos exitosos debido a un aumento en la mortalidad causado por el daño del herbívoro (Hendrix, 1988), o por la reducción de sus capacidades como competidores (Hulme, 1996; Frost & Rydin, 1997). La gran mayoría de las plántulas de la población de *Q. costaricensis* estudiada presenta daños por herbivoría y/o patógenos. Entre estas se encontró, como se esperaba, que las plántulas con mayores niveles de daños en el área foliar tienen una menor probabilidad de sobrevivir. Este resultado es evidencia del efecto que los herbívoros ejercen sobre el reclutamiento y supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis*.

Entre los principales herbívoros de plántulas de *Q. costaricensis* pueden estar las larvas de lepidópteros, especialmente de la familia Saturniidae. Estas se caracterizan por consumir las hojas enteras dejando únicamente el raquis (com. pers. Ricardo Murillo). Dos especies de satúrnidos que están presentes en zonas altas, *Antheraea godmani* y *Xanthodirphia amarilla*, podrían ser candidatos como herbívoros de *Q. costaricensis*, sin embargo no hay reportes sobre las plantas hospederas de estas especies. También los crisomélidos que se observaron en las hojas de brinzales y adultos podrían estar contribuyendo a la herbivoría de las hojas, siendo responsables de los pequeños huecos que se observan al interior de las hojas (com.pers. Paul Hanson y Ángel Solís). Por otro lado, mamíferos grandes como la danta, *Tapirus bairdii*, que es común en estos bosques, podría contribuir a la depredación de plántulas. Tobler, Naranjo y Lira-Torres (2006) en un estudio en Villa Mills, Cerro de la Muerte, encontraron con base a muestras fecales de danta que la dieta consistía principalmente en hojas y tallos de plántulas, sobretodo de *Chusquea* spp. y *Q. costaricensis*. La dificultad para observar o detectar la actividad de estos herbívoros hace imposible determinar para este estudio cuáles herbívoros contribuyen a la mortalidad

de plántulas. Se sugiere que una combinación de la actividad de todos los herbívoros y hongos patógenos podría regular el establecimiento de plántulas de *Q. costaricensis*. Es de interés recalcar que todas las plántulas recién establecidas después del periodo de fructificación presentaron herbivoría, lo que sugiere que los herbívoros influyen el reclutamiento de plántulas de roble desde edades muy tempranas y resalta la importancia de este factor biótico en la regulación de plántulas.

La disponibilidad de nutrientes limita la capacidad de las plantas para compensar los daños causados por el ataque de herbívoros (Janzen, 1974; ; Mizumachi *et al.*, 2004). En robles un aumento en el número de brotes y tallos (Mizumachi *et al.* 2006) y un aumento en la masa foliar por área (Nabeshima *et al.*, 2001), son ejemplos de respuestas compensatorias. Este tipo de respuestas pueden afectar positivamente el éxito en el desempeño de las plantas y dependen principalmente de la disponibilidad de nutrientes (Mizumachi *et al.* 2006) y luz (Nabeshima *et al.*, 2001). Por ejemplo, una ganancia alta de carbono es necesaria para producir compuestos de defensa como taninos (Agrell, McDonald & Lindroth, 2000). Se esperaría que las plántulas de mayor edad, tengan mayores reservas de carbono y nutrientes que les permitan responder más efectivamente a los daños causados por herbívoros. En este estudio se detectó que en plántulas mayores a 1 m la herbivoría se mantiene en niveles intermedios (Fig. 9) y que las plántulas más altas tuvieron una mayor supervivencia. Se concluye entonces que las plántulas más altas (>1 m) tienen mayor probabilidad de sobrevivir posiblemente debido a que pueden responder más fácilmente ante eventuales adversidades (ej. herbivoría, sequías, competencia).

### 5. 2. 2. El papel de *Chusquea* spp.

En sistemas forestales, las especies dominantes en el sotobosque pueden llevar a la formación de un estrato denso, como es el caso de *Chusquea* spp. en los robledales del Cerro de la Muerte, que puede influenciar el proceso de regeneración del bosque (Royo & Carson, 2006). Estos estratos dominantes suelen actuar como un filtro ecológico ya que interfieren con la mortalidad y el reclutamiento de plántulas de las especies de dosel (George & Bazzaz, 1999; Royo & Carson, 2006; Itô & Hino, 2007). La competencia por recursos del suelo y luz son mecanismos que afectan el crecimiento y la supervivencia de las plántulas (Putz & Canhaman, 1992; Royo & Carson, 2006). Los bambúes son particularmente conocidos por limitar el desarrollo de plántulas de otras especies debido al alto consumo de recursos que requiere su rápido crecimiento y su gran biomasa y por ocupar espacio en las capas superficiales del suelo (Veblen *et al.*, 1979; Itô & Hino, 2007).

El presente estudio determinó que la densidad de *Chusquea* spp. tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis*. Esto se ve reflejado en que las densidades de plántulas son menores conforme aumenta el número de tallos del bambú. Existen varios mecanismos por los cuales un estrato denso como la *Chusquea* en el sotobosque podría estar aumentando la mortalidad de plántulas, como por ejemplo competencia por recursos (Esteso-Martínez *et al.*, 2006; Royo & Carson, 2006; Veblen, 1982), efectos alelopáticos (Mallik, 2003), interferencia física en el desarrollo de las plántulas (Griscom & Ashton, 2003) y atracción de herbívoros (Wada, 1993; George & Bazzaz, 1999). No se observó que la herbivoría fuera mayor al aumentar la densidad de *Chusquea* spp, y fueron raras las plántulas que se encontraron quebradas o con daños mecánicos que pudieran atribuirse al bambú, por lo tanto los últimos dos mecanismos

mencionados pueden ser descartados. El mecanismo más común por el cual estos estratos monodominantes aumentan la mortalidad de plántulas de especies intolerantes a la sombra es mediante una reducción en la disponibilidad lumínica por bloqueo de la luz (Royo & Carson, 2006; Veblen, 1982), pero *Q. costaricensis* es una especie que suele adaptarse bien a baja disponibilidad lumínica (Camacho & Bellefleur, 1996) y en este estudio se observó que la apertura de dosel afecta negativamente la supervivencia de las plántulas, por lo que otros mecanismos deben ser responsables del efecto negativo observado. La vegetación herbácea es un gran consumidor del recurso hídrico y esto puede resultar desfavorable para el establecimiento de plántulas de roble (Esteso- Martínez *et al.* 2006). En los meses de pocas lluvias, de noviembre a abril, el agua puede llegar a ser un recurso limitante para el establecimiento de las plántulas de *Q. costaricensis*. Al aumentar las densidades de *Chusquea* spp. el acceso al recurso hídrico puede ser más limitado, aumentando así la mortalidad de las plántulas. Otro mecanismo importante que debería ser considerado en estos bosques es la alelopatía. Veblen (1982) encontró en los bosques subalpinos de *Nothofagus*, que la hojarasca producida por la *Chusquea* modifica significativamente los contenidos de nutrientes en el suelo y el grosor de la capa de hojarasca, e interfiere con el desarrollo y supervivencia de las plántulas de *Nothofagus*, limitando así su regeneración. Se propone entonces que la reducción del agua disponible (y posiblemente de los nutrientes) al igual que alguna interferencia alelopática son posibles mecanismos por los cuales el bambú nativo aumenta la mortalidad y por lo tanto disminuye las densidades de plántulas de *Q. costaricensis*, sin embargo, son necesarios estudios experimentales que aporten evidencia.

### 5. 2. 3 El efecto de la densidad

Frecuentemente en bosques tropicales la mortalidad de plántulas es regulada por denso-dependencia negativa (Wright, 2002; Peters, 2003; Comita *et al.*, 2014), es decir, hay una mayor mortalidad conforme aumenta la densidad intra-específica y la cercanía a adultos conespecíficos (Janzen, 1970; Connell, 1971). Esto se debe a que las altas densidades poblacionales pueden promover la aparición de herbívoros especialistas (Fricke *et al.*, 2014), el desarrollo de patógenos asociados (Freckleton & Lewis, 2006) y generar un aumento en la competencia por recursos (ej. nutrientes, luz y agua). Este efecto ha sido probado en comunidades de plantas alrededor de todo el mundo, sin embargo, la sensibilidad de cada especie a este mecanismo puede variar por aspectos como estrategias de vida (Kobe & Vriesendorp, 2011) y la abundancia relativa de la especie en la comunidad (Comita *et al.*, 2010; Comita *et al.*, 2014).

En este estudio no se encontró que la mortalidad de plántulas de *Q. costaricensis* y la herbivoría aumentarían con la densidad de plántulas o adultos. Al contrario, hay un efecto positivo de la densidad sobre la supervivencia de plántulas en bajas densidades de *Chusquea* spp. (<2.4 tallos.m<sup>-2</sup>) y menor apertura de dosel (<23.4 %); y no hay ningún efecto de la densidad sobre la supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis* en valores altos de *Chusquea* spp. (>2.4 tallos.m<sup>-2</sup>) y mayor apertura (>23.4 %). Como se discutió anteriormente, el bambú y la apertura de dosel tienen un efecto negativo en la supervivencia de plántulas, y podrían tener mayor fuerza que los efectos denso-dependientes en la regulación de las densidades de plántulas de *Q. costaricensis*.

En parcelas con una baja densidad de *Chusquea* spp. (<2.4 tallos.m<sup>-2</sup>) y poca apertura de dosel (<23.4 %), la supervivencia de plántulas aumentó con la densidad

intraespecífica. Posiblemente, en ausencia de estos factores negativos para la supervivencia de plántulas, otros factores ambientales pueden estar afectando la supervivencia de plántulas. La distribución agregada de los recursos (ej. nutrientes) puede crear una variedad de microhábitats favorables para el establecimiento de plántulas (Dovčiak *et al.*, 2003). Jones *et al.* (2006) sugirieron que la heterogeneidad espacial de los recursos explicaba parte de la distribución agregada de plántulas de *Q. rubra* a diferentes escalas. De igual forma, la agregación de conspecíficos puede propiciar la adquisición de asociaciones micorrícicas que sean favorables para la supervivencia de plántulas de roble (Dickie *et al.*, 2002). Es probable que la agregación y mayor supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis* en altas densidades se explique por la presencia de microhábitats con un conjunto de características favorables para el establecimiento de las plántulas.

La abundancia relativa de las especies en la comunidad y su sensibilidad a efectos denso-dependientes es un objeto de estudio importante para comprender los procesos de estructuración de comunidades y ha recibido especial atención en los últimos años (Comita *et al.*, 2010; Kobe & Vriesendorp, 2011). Connell *et al.*, (1984) propusieron inicialmente que era necesario un efecto compensatorio para la coexistencia de las especies en la comunidad, donde se afectarían con mayor intensidad las especies más abundantes, y permitiendo el establecimiento de las especies raras. Estudios recientes han demostrado, de forma alternativa, que las especies más comunes en bosques tropicales se ven menos afectadas por un aumento en las densidades de conspecíficos y que esto les permite ser abundantes mientras que las especies raras son las que más sufren de denso-dependencia negativa y por esto se mantienen en bajos números (Hubbell, Ahumada, Condit & Foster, 2001; Comita *et al.*, 2010; Mangan *et al.* 2010). En el sitio de estudio *Q. costaricensis* es la

especie arbórea dominante. Esto es evidente a simple vista tanto a nivel de adultos, como a nivel de plántulas. Otras especies arbóreas presentes en el sitio como *Drimys winteri*, *Vaccinium consanguineum*, *Myrsine dependens*, *Oreopanax capitatus*, *Weinmannia* sp. son poco abundantes en las parcelas (de 1 a 10 individuos por parcela). *Quercus* es un género que puede ser dominante en los bosques en los que se encuentran y su abundancia podría ser explicada, en parte, por la menor sensibilidad a los efectos denso-dependientes negativos. Este estudio apoya la hipótesis de Hubbell *et al.* (2001), de que especies abundantes como *Q. costaricensis*, son menos susceptibles a efectos negativos causados por altas densidades. Además, los bosques tropicales montanos de roble constituyen un ambiente pobre en recursos debido a que las concentraciones de nutrientes en el suelo son limitadas (Kappelle, 2008). LaManna *et al.* (2016) encontraron que los efectos denso-dependientes en las poblaciones son más débiles conforme disminuye la riqueza de recursos en el ambiente. La ausencia de evidencia de efectos denso-dependientes en la población de *Q. costaricensis* parece apoyar esta idea también.

Las razones de la variación en la susceptibilidad a los efectos denso-dependientes está relacionada con la sensibilidad que tiene la especie al ataque de herbívoros especialistas (Fricke *et al.*, 2014), el desarrollo de patógenos asociados (Freckleton & Lewis, 2006) y la competencia intraespecífica por recursos, aunque se ha determinado que la competencia es débil en plántulas de algunos bosques tropicales (Paine *et al.*, 2008). Como discutimos anteriormente, la herbivoría está presente en la gran mayoría de plántulas de *Q. costaricensis* de esta población y ejerce una presión importante en su supervivencia. Sin embargo, los niveles de herbivoría no están relacionados con la densidad de plántulas y el porcentaje de supervivencia es alto (71.2%). Se puede pensar que a nivel poblacional

existe una resistencia a los efectos de herbívoros y patógenos especializados. Kobe y Vriesendorp (2011) encontraron que las especies tolerantes a la sombra son menos afectadas por la densidad-dependencia negativa y sugieren que puede estar asociada a características fisiológicas, como hojas más gruesas y la presencia de compuestos químicos, que permiten una mejor defensa ante herbívoros y una recuperación más rápida de los daños. *Quercus costaricensis* es una especie que tiene una amplia tolerancia al régimen lumínico (Camacho & Bellefleur, 1996), y podría entonces tener características fisiológicas que le permitieran tolerar y defenderse ante los daños causados por los enemigos naturales. Se han observado respuestas defensivas ante herbívoros en otras especies de *Quercus*. Nabeshima *et al.* (2001) encontraron que las plántulas de *Q. crispula* mostraban un aumento en la masa foliar por área como defensa inducida ante ataque de herbívoros, mientras que Mizumachi *et al.* (2006) observaron un incremento en el número de brotes y tallos para *Q. crispula* y *Q. serrata*. Similarmente, Yamazaki *et al.* (2009) encontraron que los adultos de *Q. serrata*, una de las especies dominantes de un bosque templado en el noreste de Japón, tienden a desenrollar las hojas un mes después que las plántulas de la misma especie, brindando así una mayor disponibilidad de luz a las plántulas cercanas, lo que podría relacionarse con un mayor desarrollo y resistencia a herbívoros. Podría existir en la población de *Q. costaricensis* algún mecanismo de resistencia y/o tolerancia que disminuyera la sensibilidad de las plántulas ante el ataque de los enemigos naturales, aunque estudios experimentales con exclusión de herbívoros son necesarios para poner a prueba esta hipótesis.

De igual forma, la hipótesis de saciado de depredadores naturales propone que las altas densidades de individuos que comparten un mismo depredador promueven la

supervivencia de estos, ya que se reduce el impacto promedio causado por los depredadores (Janzen, 1974). Esta es una de las principales hipótesis utilizadas para explicar la causa evolutiva de la reproducción masiva y sincrónica (“masting”) que ocurre en algunas especies, incluyendo al género *Quercus*, y ha sido principalmente probada en dipterocarpaceas (Janzen, 1974; Sun *et al.*, 2007; Visser *et al.*, 2011). La hipótesis original de saciado de depredadores propuesta por Janzen se enfoca principalmente en la depredación de semillas por roedores (Crawley & Long, 1995; Sun *et al.*, 2007; Takeuchi & Nakashizuka, 2007; Tokumoto *et al.*, 2009, Visser *et al.*, 2011), sin embargo, este fenómeno podría también ser importante a nivel de plántulas y herbívoros (Bagchi *et al.*, 2011). A gran escala, las altas densidades poblacionales de *Q. costaricensis* podrían tener como resultado el saciado de herbívoros naturales permitiendo el establecimiento de numerosas plántulas agregadas en el sotobosque, sobretodo en un año de fructificación masiva como el de este estudio. El presente estudio fue realizado en un año semillero y no se observó que la densidad tuviera un efecto negativo en la supervivencia de plántulas, lo que parece apoyar la hipótesis de saciado de depredadores, y destaca la importancia de extender este estudio por más años para medir el efecto entre años semilleros y no semilleros y poder concluir al respecto.

En resumen, tanto la herbivoría como la densidad de *Chusquea* spp. ejercen una presión importante en la supervivencia de plántulas de *Q. costaricensis*: los daños foliares causados por herbívoros repercuten negativamente en la supervivencia de las plántulas, y el bambú nativo forma un estrato denso dominante en el sotobosque que aumenta la mortalidad de las plántulas. En bajas densidades de *Chusquea* spp, la supervivencia de

plántulas es mayor conforme aumentan la densidad de individuos, lo que podría estar relacionado a una distribución heterogénea de recursos en el espacio. No encontramos evidencia de efecto denso-dependiente en la mortalidad de plántulas, lo cual podría posiblemente atribuirse a una estrategia de saciado de depredadores naturales, o a características fisiológicas y/o fenológicas de la especie que le permitan escapar de los efectos denso-dependientes. Este último resultado parece apoyar la hipótesis de Hubbell *et al.* (2001), que propone que las especies más abundantes, como *Q. costaricensis* en el bosque estudiado, son menos sensibles a los efectos negativos de las altas densidades.

### **5. 3. La distribución de reclutas después de un período reproductivo**

En robles la dispersión primaria de semillas es principalmente por gravedad y esto tiene como resultado la agregación de plántulas entre sí y al árbol madre (Pulido, 2002; Hou *et al.*, 2004). Hubbell (1979) propuso que las distribuciones agregadas en especies de plantas tropicales pueden ser explicadas por una dispersión limitada que resulta en una mayor abundancia de semillas cerca del árbol madre. De esta forma, aunque la mortalidad general fuera alta, la cantidad de supervivientes seguiría siendo mayor cerca del árbol madre comparado con las plántulas más alejadas donde la abundancia de semillas es significativamente menor. El reclutamiento en plántulas de *Q. costaricensis* es mayor cuando aumenta la densidad intraespecífica y la cercanía a los árboles adultos. Como *Q. costaricensis* tiene una dispersión principalmente por gravedad, la mayor parte de semillas quedan agregadas alrededor de los adultos, donde también hay una mayor densidad de plántulas establecidas, y es aquí donde se observa un mayor reclutamiento. Se tiene

entonces una distribución de plántulas agregadas entre sí y con respecto al árbol madre posterior a un evento reproductivo masivo.

Cuando hay dispersión por animales también se puede observar agregación, pero no necesariamente relacionada al árbol madre (Kunstler *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2006; Pons & Pausas, 2007). No se puede descartar la ausencia de una dispersión secundaria en este bosque ya que no se observó agregación a los árboles adultos en todas las parcelas. La función de la fauna nativa de los bosques en la dispersión de semillas de *Quercus* ha sido poco estudiada. Los roedores y dantas son los mamíferos consumidores de bellotas de roble más abundantes en el Cerro de la Muerte y podrían dispersar secundariamente estas semillas (Tobler, 2006; Van den Bergh & Kappelle, 2006; Kappelle, 2008). La danta es el mamífero más grande de Mesoamérica y se ha sugerido que promueve la dispersión de semillas de largas distancias, ya que ingiere las semillas y las defeca intactas, además, tiene letrinas, lo cual resulta en agregación (Fragoso, Silvius & Correa, 2003). En cuanto a los roedores, como ardillas y ratones que abundan los bosques de roble, se ha estudiado la efectividad como dispersores de semillas en varias regiones y se ha visto que su dispersión es moderadamente efectiva, pero que tiene un alto costo debido a la gran proporción de semillas que son depredadas (Li & Zhang, 2003; Iida, 2006; Takahashi, Sato & Washitani, 2006; Gómez, Puerta-Piñero & Schupp, 2008). Aparte de la fauna, la irregularidad del terreno puede favorecer la dispersión secundaria ya que las bellotas son grandes y podrían rodar fácilmente, sobre todo en época lluviosa donde el agua podría colaborar a este desplazamiento. Por lo tanto, es posible que si existe una dispersión secundaria, y que ésta sea causada principalmente por irregularidad de terreno y lluvia, más que por la actividad de la fauna, que podría colaborar con la dispersión pero de algunas pocas semillas.

El reclutamiento de plántulas posterior a un periodo de fructificación masiva aumenta en sitios con mayores densidades de *Chusquea* spp. En primera instancia, esto parece contradecir el resultado anterior con respecto al bambú como limitante del desarrollo y supervivencia de las plántulas. No obstante, se debe considerar que las condiciones que son favorables para el crecimiento y supervivencia de las plántulas no necesariamente son las mismas que para la germinación de semillas (Schupp, 1995; Broncano *et al.*, 1998; Rousset & Lepar, 2000). Durante al menos el primer año de vida de los reclutas, estos se mantienen adheridos a la bellota y esta consiste en la principal fuente de nutrientes (Tripathi & Khan, 1990; Ashton & Larson, 1996; Bonfil, 1998; Gómez, 2004a). Se ha estudiado, en zonas templadas, los principales factores que afectan la germinación de especies de *Quercus*, y se ha visto que los más influyentes son el régimen lumínico (Ashton & Larson, 1996; Broncano *et al.*, 1998; Khan & Shankar 2001), la humedad del suelo (Kollmann & Schill, 1996; Khan & Shankar, 2001), el tamaño de la bellota (Kolb, Steiner, McCormick & Bowersox, 1990; Ashton & Larson, 1996; Khan & Shankar, 2001; Gómez, 2004a), el sustrato (McCarthy & Evans, 2000; Khan & Shankar, 2001; Puerta-Piñero *et al.*, 2006) y la profundidad de entierro (Gómez, 2004b), aunque el grado en que estos factores afectan la germinación varía de una especie a otra y posiblemente de un lugar a otro. Se ha determinado en diferentes tipos de bosque que la vegetación de sotobosque puede crear micrositios con una mezcla óptima de factores que aumentan la germinación y la emergencia de plántulas de *Quercus* (Rousset & Lepar, 1999; Rousset & Lepar, 2000; Li & Zhang, 2003; Puerta-Piñero *et al.*, 2006). Los resultados de este estudio evidencian que el estrato de *Chusquea* spp. es beneficioso para la emergencia de plántulas. Esto podría estar relacionado con una modificación de las condiciones microclimáticas por parte del bambú que favorezcan el establecimiento de plántulas de *Q. costaricensis* en los primeros

meses de vida. Por ejemplo, se observó un impacto negativo de la apertura de dosel sobre el reclutamiento de plántulas; el bambú podría estar creando entonces una sombra favorable para la germinación de las plántulas al protegerlas de la radiación solar directa.

Posteriormente, al aumentar la necesidad de las plántulas por recursos del suelo, su supervivencia podría verse comprometida por la presencia de *Chusquea* en sus cercanías. De manera similar, Rousset & Lepar (2000) encontraron una variación en la interacción entre *Q. humilis* y los arbustos del género *Buxus*, según el estadio, en el cual el arbusto favorecía la germinación del roble pero limitaba su crecimiento. Ahora bien, son necesarios estudios complementarios que permitan determinar si la presencia de *Chusquea* está relacionada con características microclimáticas que sean favorables para la germinación de las semillas de *Q. costaricensis*. Además, no se conocen los factores abióticos que afectan la germinación de la especie de estudio, aunque se ha visto en condiciones controladas que la tasa de germinación de esta especie es muy alta cuando se encuentra en el suelo (Quirós-Quesada, 1990).

Es importante tomar en cuenta que otros factores pueden generar variación en la distribución observada de los nuevos reclutas. La distribución espacial de los reclutas no depende únicamente de la disponibilidad de recursos necesarios para la germinación, supervivencia y desarrollo de las plántulas; sino que también depende de la producción y dispersión de semillas (Clark, Macklin & Wood, 1998; Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). Factores como número de árboles reproductivos durante el año de estudio, y fecundidad de los árboles presentes, pueden generar diferencias en el banco de semillas disponible año tras año. La depredación de semillas es otro factor que puede limitar en el reclutamiento de plántulas y puede depender de factores ambientales que

afecten la actividad y comportamiento de los depredadores (Schupp, 1988; Nathan & Muller-Landau, 2000; Gómez, 2004b; Espelta, Cortés, Molowny-Horas & Retana, 2009). La mayor densidad de *Chusquea* spp. podría afectar la actividad y presencia de depredadores de semillas, facilitando así la germinación de plántulas.

En resumen, la reproducción masiva y sincrónica de árboles de *Q. costaricensis*, sumado a una dispersión primaria por gravedad, tiene como resultado el establecimiento de plántulas jóvenes agregadas entre sí y al árbol madre. El número de plántulas que reclutan después de un evento de fructificación es mayor al aumentar la densidad del bambú nativo *Chusquea* spp., probablemente debido a la creación de un microclima que favorece la germinación y emergencia de plántulas. No obstante, la probabilidad de sobrevivir de estas plántulas va a ser baja debido a la limitación de los recursos y a posibles agentes alelopáticos del bambú. A esto se le debe sumar el efecto de los herbívoros y la apertura de dosel que pueden comprometer la supervivencia de plántulas. En sitios donde las densidades de bambú y la luminosidad son bajas, el número de “reclutas” va a ser menor pero las probabilidades de sobrevivir van a ser mayores. La supervivencia aquí puede depender más de la disponibilidad de recursos y/o la facilitación por individuos de la misma especie y por lo tanto observamos una distribución agregada de plántulas.

#### **5. 4. Futuras recomendaciones**

El presente estudio solo tomó en cuenta una muestra de la población de *Q. costaricensis* en la Estación Los Nímbulos. Es necesario buscar otras poblaciones de este

roble endémico para generalizar los resultados obtenidos a nivel de especie. No obstante, la muestra de la población estudiada incluyó parcelas separadas de poco menos de 1 km, por lo que se puede asegurar que la población del sitio en Cerro de la Muerte está bien representada. Queda pendiente comprobar experimentalmente el efecto de factores abióticos, principalmente disponibilidad lumínica e hídrica en la mortalidad y reclutamiento de *Q. costaricensis*. Además, la importancia del estrato de *Chusquea* spp. en el reclutamiento de plántulas de *Q. costaricensis* resalta la necesidad de llevar a cabo estudios manipulativos que permitan confirmar el efecto de este estrato sobre la mortalidad y reclutamiento de plántulas y discernir los mecanismos por los cuáles se da este efecto (competencia por recursos y/o alelopatía).

## VI. CONCLUSIONES

El presente estudio muestra la importancia de analizar el efecto de los factores bióticos y abióticos en la dinámica poblacional de *Q. costaricensis* para comenzar a comprender las complejas interacciones que se dan en los robledales de altura en la Cordillera de Talamanca. La presión que ejercen la herbivoría y la densidad de *Chusquea* spp. sobre el establecimiento y la supervivencia de plántulas del roble endémico *Q. costaricensis* tiene implicaciones ecológicas y evolutivas que contribuyen al conocimiento de la historia natural y ecología de estos robledales. Como fue predicho el estrato de *Chusquea* spp. cumple una función clave en la regulación de la población de plántulas de *Q. costaricensis*, aunque esta es más compleja de lo que se esperaba. Esta interacción entre el roble y bambú es importante para llevar a cabo planes de manejo y conservación de estos bosques. La deforestación e intervención humana pueden causar la reproducción y expansión descontrolada de *Chusquea* afectando el proceso de regeneración natural del bosque de roble. Finalmente, la debilidad de los efectos denso-dependientes en la regulación de la población de plántulas de *Q. costaricensis* contribuye a debatir las grandes preguntas en ecología sobre el ensamblaje de comunidades. La dominancia de esta especie en estos bosques, además de características de vida como dispersión por gravedad y fructificación masiva, y la pobreza de suelos en el ambiente han sido propuestas como características que pueden disminuir la fuerza de los efectos denso-dependientes en poblaciones alrededor del mundo, y este estudio lo apoya.

## VII. REFERENCIAS

- Agrell, J., McDonald, E. P., & Lindroth, R. L. (2000). Effects of CO<sub>2</sub> and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos*, 88(2), 259-272.
- Ashton, P. M. S. & Berlyn, G. P. (1994). A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany*, 81(5), 589-597.
- Ashton, M. S., & Larson, B. C. (1996). Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed-deciduous forest of southern New England, USA. *Forest Ecology and Management*, 80(1), 81-94.
- Augsburger, C. K. (1983). Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos*, 40(2), 189-196.
- Baddeley, A., Rubak, E. & Turner, R. (2015). *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. Londres, Inglaterra: Chapman and Hall/CRC Press.
- Bagchi, R., Philipson, C. D., Slade, E. M., Hector, A., Phillips, S., Villanueva, J. F., ... & Scholes, J. D. (2011). Impacts of logging on density-dependent predation of dipterocarp seeds in a South East Asian rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366, 3246-3255.
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L., & Freckleton, R. P. (2010). Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, 13(10), 1262-1269.

- Bai, X., Queenborough, S. A., Wang, X., Zhang, J., Li, B., Yuan, Z., ... & Hao, Z. (2012). Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170(3), 755-765.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Beckage, B. & Clark, J.S. (2003). Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, 84(7), 1849-1861.
- Beek, R. & Sáenz, G. (1992). Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: Estudio de caso en los robledales de altura de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. CATIE, Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). 48p. Informe Técnico N° 200.
- Berg, E.E. & Hamrick, J. L. (1994). Spatial and genetic structure of two sandhills oaks: *Quercus laevis* and *Quercus smargaretta* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 81(1), 7-14.
- Blaser, J. & Camacho, M. (1991). Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus* spp.) del piso montano de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. CATIE, Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). 58 p. Informe Técnico N° 185.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135.
- Bonfil, C. (1998). The Effects Of Seed Size, Cotyledon Reserves, And Herbivory On Seedling Survival And Growth In *Quercus rugosa* And *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85(1), 79-87.

- Broncano, M.J., M. Riba & J. Retana. (1998). Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138, 17–26.
- Burger, W. (1977). Flora Costaricensis: family 50. Fagaceae. *Fieldiana, Botany*, 40, 59-82.
- Callaway, R. M. (1992). Effect of Shrubs on Recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73(6), 2118–2128.
- Callaway, R. M. & Davis, F. W. (1998). Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *Journal of Vegetation Science*, 9(5), 647-656.
- Camacho, M. & Orozco L. (1998). Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46(3), 533-542 .
- Camacho, M., & Bellefleur, P. (1996). Aclimatación morfológica a la luz en seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(1), 71-79.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366.
- Chung, M. Y., Nason, J., Chung, M. G., Kim, K. J., Park, C. W., Sun, B. Y. & Pak, J. H. (2002). Landscape-level spatial genetic structure in *Quercus acutissima* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 89(8), 1229-1236.

- Clark, J. S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., ... & Wyckoff, P. (1999). Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, *86*(1), 1-16.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, *124*(6), 769-788.
- Clark, J. S., Macklin, E., & Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, *68*(2), 213-235.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S., & Hubbell, S. P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, *329*, 330-332.
- Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., Beckman, N & Zhu, Y. (2014). Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, *102*(4), 845-856.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. En: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Populations* (p. 298–312). Wageningen, Holanda: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- Connell, J. H., Tracey, J. G., & Webb, L. J. (1984). Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs*, *54*(2), 141-164.

- Crawley, M., & Long, C. R. (1995). Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 683-696.
- Daughtridge, A. T., Pallardy, S. G., Garrett, H., & Sander, I. L. (1986). Growth analysis of mycorrhizal and nonmycorrhizal black oak (*Quercus velutina* Lam.) seedlings. *New phytologist*, 103(3), 473-480.
- Dickie, I. A., Guza, R. C., Krazewski, S. E., & Reich, P. B. (2004). Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytologist*, 164(2), 375-382.
- Dickie, I. A., Koide, R. T., & Fayish, A. C. (2001). Vesicular–arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. *New Phytologist*, 151(1), 257-264.
- Dickie, I. A., Koide, R. T., & Steiner, K. C. (2002). Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings. *Ecological Monographs*, 72(4), 505-521.
- Dovčiak, M., Reich, P. B., & Frelich, L. E. (2003). Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1892-1904.
- Dow, B.D. & Ashley, M.V. (1996). Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology*, 5, 615-627.
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., ... & Caccianiga, M. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, 2(8), 619-622.

- Egerton-Warburton, L., & Allen, M. F. (2001). Endo-and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee.(Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11(6), 283-290.
- Espelta, J. M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., & Retana, J. (2009). Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia*, 161(3), 559-568.
- Esteso-Martínez, J., Camarero, J. J. & Gil-Pelegrín, E. (2006). Competitive effects of herbs on *Quercus faginea* seedlings inferred from vulnerability curves and spatial-pattern analyses in a Mediterranean stand (Iberian System, northeast Spain). *Ecoscience*, 13(3), 378-387.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12(2), 2-7.
- Feeley, K. J., Hurtado, J., Saatchi, S., Silman, M. R., & Clark, D. B. (2013). Compositional shifts in Costa Rican forests due to climate-driven species migrations. *Global change biology*, 19(11), 3472-3480.
- Fortin M-J. & Dale, M. (2005) Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fragoso, J. M., Silvius, K. M., & Correa, J. A. (2003). Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology*, 84(8), 1998-2006.
- Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. (2006). Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273, 2909-2916.

- Fricke, E.C., J.J. Tewksbury & H.S. Rogers. (2014). Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. *Ecology Letters*, 17(5), 593-598.
- Fritz, R. S., & Simms, E. L. (Eds.). (1992). *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*. Chicago: University of Chicago Press.
- Frost, I., & Rydin, H. (1997). Effects of competition, grazing and cotyledon nutrient supply on growth of *Quercus robur* seedlings. *Oikos*, 79, 53-58.
- Frost, I. & Rydin, H. (2000). Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience*, 7, 38-44.
- García, D & Houle, G. (2005). Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): What matters most, abiotic or biotic factors? *Écoscience*, 12(2), 223-235.
- García, M., Retana, J. & Picó, F.X. (2001). Seedling bank dynamics in managed holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Annals of Forest Science*, 58(8), 843–852.
- Gentry, A. H.. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 1–34.
- George, L.O & Bazzaz, F.A. (1999). The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80, 846–856.
- Gómez, J. M. (2003). Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26, 573-584.

- Gómez, J. M. (2004a). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58(1), 71-80.
- Gómez, J. M. (2004b). Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology*, 172(2), 287-297.
- Gómez, J. M., Puerta-Piñero, C., & Schupp, E. W. (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155(3), 529-537.
- González-Rodríguez, V., Villar, R., Casado, R., Suárez-Bonnet, E., Quero, J. L., & Navarro-Cerrillo, R. M. (2011). Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species. *Annals of Forest Science*, 68(7), 1217-1232.
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Alonso, J. L. B., ... & Krajčič, J. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2(2), 111-115.
- Griscom, B. W., & Ashton, P. M. S. (2003). Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 175(1), 445-454.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., & Herre, E. A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404(6777), 493-495.
- Hartshorn, G.S. (1983). Plantas. En: D. Janzen (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica* (p. 222–256). Chicago, Estados Unidos: The University of Chicago press.

- Hendrix, S. D. (1988). Herbivory and its impact on plant reproduction. *Plant reproductive ecology*, 246-263.
- HilleRisLambers, J., & Clark, J. S. (2003). Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distributions in temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(5), 783-795.
- HilleRisLambers, J., Clark, J. S., & Beckage, B. (2002). Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, 417, 732-735.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T. & Tosi, J.A. (1971). *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Oxford: Pergamon Press.
- Hou, J. H., Mi, X. C., Liu, C. R., & Ma, K. P. (2004). Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in northern China. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 407-414.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299-1309.
- Hubbell, S. P., Ahumada, J. A., Condit, R., & Foster, R. B. (2001). Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, 16(5), 859-875.
- Hulme, P. E. (1996). Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology*, 84(4), 609-615.
- Iida, S. (2006). Dispersal patterns of *Quercus serrata* acorns by wood mice in and around canopy gaps in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 227(1), 71-78.

- Itô, H., & Hino, T. (2007). Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecological Research*, 22(4), 706-711.
- Jacquemyn, H., Endels, P., Honnay, O., & Wiegand, T. (2010). Evaluating management interventions in small populations of a perennial herb *Primula vulgaris* using spatio-temporal analyses of point patterns. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 431-440.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Janzen, D. H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6(2), 69-103.
- Jiménez-Marín, W. & Chaverri-Polini, A. (1982). Algunas consideraciones taxonómicas, ecológicas y silviculturales de los robles (*Quercus sp.*), con énfasis en Costa Rica: una revisión de literatura. Heredia, Costa Rica: Editorial Heredia.
- Johnson, P.S, Shifley, S.R. & Rogers, R. (2002). *Ecology and Silviculture of Oaks*. Wallingford, Inglaterra: CABI Publishing..
- Jones, F. A., Hamrick, J. L., Peterson, C. J., & Squiers, E. R. (2006). Inferring colonization history from analyses of spatial genetic structure within populations of *Pinus strobus* and *Quercus rubra*. *Molecular Ecology*, 15(3), 851-861.
- Kappelle, M. (1993). Recovery following clearing of an upper montane *Quercus* forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 41, 47-56.

- Kappelle, M. (2006). Neotropical montane oak forests: overview and outlook. En: M. Kappelle (Ed.), *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests* (p. 449-467). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Kappelle, M. (2008). Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: InBio.
- Kappelle, M., Cleef, A.M. & Chaverri, A. (1992). Phytogeography of Talamanca Montane *Quercus* Forests, Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 19(3), 299-315.
- Kappelle, M., Van Uffelen, J-G. & Cleef, A. M. (1995). Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio*, 119, 119-153.
- Khan, M. L., & Shankar, U. (2001). Effect of seed weight, light regime and substratum microsite on germination and seedling growth of *Quercus semiserrata* Roxb. *Tropical Ecology*, 42(1), 117-125.
- Kobe, R. K., & Vriesendorp, C. F. (2011). Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology Letters*, 14(5), 503-510.
- Kolb, T. E., Steiner, K. C., McCormick, L. H., & Bowersox, T. W. (1990). Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management*, 38(1), 65-78.
- Kollmann, J., & Schill, H. P. (1996). Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, 125(2), 193-205.

- Kühndorf, K., Münzenberger, B., Begerow, D., Karasch-Wittmann, C., Gómez-Laurito, J., & Hüttl, R. F. (2014). *Sebacina* sp. is a mycorrhizal partner of *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae). *Mycological Progress*, 13(3), 733-744.
- Kunstler, G., Curt, T., & Lepart, J. (2004). Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands. *European Journal of Forest Research*, 123(4), 331-337.
- LaManna, J. A., Walton, M. L., Turner, B. L., & Myers, J. A. (2016). Negative density dependence is stronger in resource-rich environments and diversifies communities when stronger for common but not rare species. *Ecology Letters*, 19(6), 657-667.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320, 1768-1771.
- Li, H.-J. & Zhang, Z.-B. (2003). Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management*, 176, 387-396.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., & Hartshorn, G. S.. (1996). Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84(2), 137–152.
- Lin, F., Comita, L. S., Wang, X., Bai, X., Yuan, Z., Xing, D., & Hao, Z. (2014). The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215(8), 795-807.
- Loewenstein, E.F., Johnson, P.S. & Garrett, H.E. (2000). Age and diameter structure of a managed uneven-aged oak forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(7), 1060-1070.

- Mallik, A. U. (2003). Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(3-4), 341-366.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., & Bever, J. D. (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466, 752-755.
- Matsuda, K. (1989). Survival and growth of Konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) seedlings in an abandoned coppice forest. *Ecological Research*, 4, 309-32.
- McCarthy, S.E. & Evans, J.P. (2000). Population dynamics of overcup oak (*Quercus lyrata*) in a seasonally flooded karst depression. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 127(1), 9-18.
- Meiners, S. J., Handel, S. N., & Pickett, S. T. A. (2000). Tree seedling establishment under insect herbivory: edge effects and inter-annual variation. *Plant Ecology*, 151(2), 161-170.
- Meiners, S. J., & Martinkovic, M. J. (2002). Survival of and herbivore damage to a cohort of *Quercus rubra* planted across a forest-old-field edge. *The American Midland Naturalist*, 147(2), 247-255.
- Mizumachi, E., Mori, A., Osawa, N., Akiyama, R., & Tokuchi, N. (2006). Shoot development and extension of *Quercus serrata* saplings in response to insect damage and nutrient conditions. *Annals of Botany*, 98(1), 219-226.
- Mizumachi, E., Osawa, N., Akiyama, R., & Tokuchi, N. (2004). The effects of herbivory and soil fertility on the growth patterns of *Quercus serrata* and *Q. crispula* saplings at the shoot and individual levels. *Population Ecology*, 46(2), 203-211.

- Montes-Hernández, B., & López-Barrera, F. (2013). Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree species in southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 310, 927-934.
- Nabeshima, E., Murakami, M., & Hiura, T. (2001). Effects of herbivory and light conditions on induced defense in *Quercus crispula*. *Journal of Plant Research*, 114(4), 403-409.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278-285.
- Negi, A. S., Negi, G. C. S., & Singh, S. P. (1996). Establishment and growth of *Quercus floribunda* seedlings after a mast year. *Journal of Vegetation Science*, 7(4), 559-564.
- Niering, W. A., Whittaker, R. H., & Lowe, C. H. (1963). The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, 142, 15-23.
- Nixon, K.C. (2006). Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. En: M. Kappelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies* (p. 3-13). Vol. 185. Berlin: Springer Verlag.
- Núñez-Farfán, J. & Dirzo, R. (1988). Within-Gap Spatial Heterogeneity and Seedling Performance in a Mexican Tropical Forest. *Oikos*, 51(3), 274-284.
- Ohsawa, T., Tsuda, Y., Saito, Y., Sawada, H., & Lde, Y. (2007). Steep slopes promote downhill dispersal of *Quercus crispula* seeds and weaken the fine-scale genetic structure of seedling populations. *Annals of Forest Science*, 64(4), 405-412.

- Ortega-Pieck, A., López-Barrera, F., Ramírez-Marcial, N., & García-Franco, J. G. (2011). Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: The role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management*, *261*(7), 1336-1343.
- Oshima, C., Tokumoto, Y., & Nakagawa, M. (2015). Biotic and abiotic drivers of dipterocarp seedling survival following mast fruiting in Malaysian Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, *31*(2), 129-137.
- Osmundson, T. W., Halling, R. E., & Den Bakker, H. C. (2007). Morphological and molecular evidence supporting an arbutoid mycorrhizal relationship in the Costa Rican páramo. *Mycorrhiza*, *17*(3), 217-222.
- Osonubi, O., Mulongoy, K., Awotoye, O. O., Atayese, M. O., & Okali, D. U. U. (1991). Effects of ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on drought tolerance of four leguminous woody seedlings. *Plant and Soil*, *136*(1), 131-143.
- Packer, A., & Clay, K. (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, *404*, 278-281.
- Paine, C. E. T., Harms, K. E., Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. (2008). Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica*, *40*(4), 432-440.
- Peters, H. A. (2003). Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, *6*(8), 757-765.

- Pons, J., & Pausas, J. G. (2006). Oak regeneration in heterogeneous landscapes: The case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 231, 196–204.
- Pons, J., & Pausas, J. G. (2007). Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia*, 153(4), 903-911.
- Puerta-Piñero, C., Gómez, J. M., & Zamora, R. (2006). Species-specific effects on topsoil development affect *Quercus ilex* seedling performance. *Acta Oecologica*, 29(1), 65-71.
- Pulido, F.J. (2002). Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 5-15.
- Putz, F. E., & Canham, C. D. (1992). Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management*, 49(3), 267-275.
- QGIS Development Team, 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>
- Quirós-Quesada, L.M. (1990). Caracterización, almacenamiento y conservación de semillas de *Quercus costaricensis* Liebmann (encino).(Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- R Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

- Rasingam, L. & Parathasarathy, N. (2009). Tree species diversity and population structure across major forest formations and disturbance categories in Little Andaman Island, India. *Tropical Ecology*, 50(1), 89-102.
- Rehm, E. M., & Feeley, K. J. (2013). Forest patches and the upward migration of timberline in the southern Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management*, 305, 204-211.
- Richard, F., Selosse, M. A., & Gardes, M. (2009). Facilitated establishment of *Quercus ilex* in shrub-dominated communities within a Mediterranean ecosystem: do mycorrhizal partners matter? *FEMS Microbiology Ecology*, 68(1), 14-24.
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 39, 172 –212.
- Ripley, B. D. (1981). *Spatial Statistics*. New York: Wiley.
- Rousset, O., & Lepart, J. (1999). Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 10(4), 493-502.
- Rousset, O., & Lepart, J. (2000). Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88(3), 401-412.
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1345-1362.
- Rozas, V. (2006). Structural heterogeneity and tree spatial patterns in an old-growth deciduous lowland forest in Cantabria, northern Spain. *Plant Ecology*, 185, 57-72.

- Sáenz, G. (1991). Densidad y dinámica de plántulas de *Quercus copeyensis* bajo dosel y en apertura, en el primer año después de la germinación en los robledales de Villa Mills, Costa Rica. (Tesis de maestría). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Schupp, E. W. (1988). Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*, 76(4), 525-530.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 399-409.
- Smit, C., Ouden, J. & Díaz, M. (2008). Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 19(2), 193-200.
- Solt, F. & Hu, Y. (2015). interplot: Plot the Effects of Variables in Interaction Terms. Disponible en: The Comprehensive R Archive Network (CRAN). URL <http://CRAN.R-project.org/package=interplot>.
- Strauss, S. Y., & Zangerl, A. R. (2002). *Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems* (pp. 77-106). Oxford: Blackwell Publishing.
- Sun, I., Chen, Y. Y., Hubbell, S. P., Wright, S. J., & Noor, N. S. (2007). Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. *Journal of Ecology*, 95(4), 818-827.
- Takahashi, K., Sato, K., & Washitani, I. (2006). The role of the wood mouse in *Quercus serrata* acorn dispersal in abandoned cut-over land. *Forest Ecology and Management*, 229(1), 120-127.

- Takeuchi, Y., & Nakashizuka, T. (2007). Effect of distance and density on seed/seedling fate of two dipterocarp species. *Forest Ecology and Management*, 247(1), 167-174.
- Taylor, K. M., & Aarssen, L. W. (1989). Neighbor effects in mast year seedlings of *Acer saccharum*. *American Journal of Botany*, 76(4), 546-554.
- Tobler, M. W., Naranjo, E. J., & Lira-Torres, I. (2006). Habitat preference, feeding habits and conservation of Baird's tapir in Neotropical montane oak forests. In *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 347-359). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.
- Tokumoto, Y., Matsushita, M., Tamaki, I., Sakai, S., & Nakagawa, M. (2009). How does flowering magnitude affect seed survival in *Shorea pilosa* (Dipterocarpaceae) at the predispersal stage in Malaysia? *Plant Species Biology*, 24(2), 104-108.
- Tripathi, R. S., & Khan, M. L. (1990). Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos*, 57(3), 289-296.
- Van den Bergh, M. B., & Kappelle, M. (2006). Small terrestrial rodents in disturbed and old-growth montane oak forest in Costa Rica. In *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 337-345). Berlin: Springer.
- Veblen, T. T. (1982). Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 474-487.

- Veblen, T., Schlegel, F., & Escobar, B. (1979). Biomasa y producción primaria de *Chusquea culeou* Desv. y *Chusquea tenuiflora* Phil. en el sur de Chile. *Bosque*, 3(1), 47-56.
- Visser, M. D., Jongejans, E., van Breugel, M., Zuidema, P. A., Chen, Y. Y., Kassim, A. R., & de Kroon, H. (2011). Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a demographic cost-benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*, 99(4), 1033-1044.
- Vittoz, P. & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117, 109–124.
- Wada, N. (1993). Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, 94(3), 403-407.
- Wada, N., Murakami, M., & Yoshida, K. (2000). Effects of herbivore-bearing adult trees of the oak *Quercus crispula* on the survival of their seedlings. *Ecological Research*, 15(2), 219-227.
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, 80(6), 2006-2017.
- Widmer, Y. (1998). Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in old-growth oak forests in Costa Rica. *Biotropica*, 30(3), 400-415.
- Wiegand, T., & Moloney, K. A. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(2), 209-229.

Wills, C., Condit, R., Foster, R. B., & Hubbell, S. P. (1997). Strong density-and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(4), 1252-1257.

Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, *130*(1), 1-14.

Yamazaki, M., Iwamoto, S., & Seiwa, K. (2009). Distance-and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. *Plant Ecology*, *201*, 181-196.