

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

ESCUELA DE BIOLOGIA

DISTRIBUCION, ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION  
DEL SOTOBOSQUE EN LA REGION DEL GOLFO DULCE, COSTA  
RICA.

Carlos O. Morales Sánchez

Tesis para optar al grado de LICENCIATURA EN BIOLOGIA CON ENFASIS  
EN BIOSISTEMATICA.

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San José, Costa Rica.  
Marzo de 1993.

DISTRIBUCION, ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION DEL  
SOTOBOSQUE EN LA REGION DEL GOLFO DULCE, COSTA RICA.

TESIS DE LICENCIATURA EN BIOLOGIA CON ÉNFASIS EN BIOSISTEMATICA.

Este trabajo lo dedico a mi familia, donde tuve la oportunidad de vivir en las montañas de Descubrir cosas y personas que me dieron mucha suerte.

APROBADA POR LOS MIEMBROS DEL COMITÉ DE TESIS Y POR EL  
REPRESENTANTE DEL DECANO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS.

Ramiro Barrantes Mesén, Ph. D.  
Representante del Decano

Ricardo Soto Soto, M. Sc.  
Director del Comité.

José F. Di Stéfano Gandolfi, Ph. D.  
Miembro del Comité.

Oscar Rocha Núñez, Ph. D.  
Miembro del Comité.

  
*Julieta Carranza V.*

Julieta Carranza Velázquez, Ph. D.  
Miembro del Comité.

Carlos Oldemar Morales Sánchez  
Candidato.

Este trabajo lo dedico a mi familia, gente humilde y honesta, procedente de las montañas de Desamparados; innumerables generaciones que nunca tuvieron la oportunidad de llegar a una universidad, para tener una visión más amplia del mundo.

ÍNDICE GENERAL  
RECONOCIMIENTOS

Este estudio forma parte de la Evaluación Ecológica Rápida de la Península de Osa, llevada a cabo entre julio de 1990 y febrero de 1991, coordinada por Ricardo Soto S. y ejecutada por la Fundación Neotrópica (1992), con financiamiento de World Wildlife Fund (W.W.F.). Christopher Kernan planeó e inició el trabajo de ecología vegetal. Las siguientes personas colaboraron en el trabajo de campo: Diógenes Quintero, Ricardo Soto, hijo, Amy McArthy y los estudiantes de Biología: Roxana González, Emilio Castro y Ana María Quirós. Cristina Formoso, del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), preparó muchos de los especímenes para herbario. A todos ellos mi sincero agradecimiento. Deseo expresar mi gratitud a los botánicos que me prestaron su valioso apoyo en la identificación de especímenes; en orden alfabético son: Jorge Gómez Laurito, Barry Hammel, Gerardo Herrera, Quirico Jiménez, Terence Pennington, Luis Poveda, Pablo Sánchez, Gina Umaña y Nelson Zamora. Asumo la responsabilidad de cualquier error en la identificación. Mi agradecimiento especial para Édgar Gutiérrez Espeleta, por su invaluable cooperación en el análisis estadístico de los datos, y a José Vásquez y Jorge Lobo por su auxilio en la programación electrónica de los datos. Gracias a todos los funcionarios y trabajadores en el Centro Boscosa de Rincón, por tratarme como a un amigo, y a todos aquéllos que, en la Península de Osa y en la Universidad de Costa Rica, me brindaron su ayuda y su comprensión para finalizar mi trabajo, en especial a los profesores Oscar Rocha y José F. Di Stéfano. Capítulo aparte merece mi agradecimiento al profesor Ricardo Soto, quien me permitió el acceso a su magnífica biblioteca y confió en mi capacidad de trabajo, y a la profesora Julieta Carranza, por su constante apoyo en mis años de estudiante de Biología.

## INDICE GENERAL

RESUMEN .....	vi
INTRODUCCION .....	1
Descripción general de la zona del Golfo Dulce .....	4
Aspectos teóricos sobre la metodología utilizada .....	14
MATERIAL Y MÉTODOS .....	16
A) Trabajo de campo .....	16
B) Análisis de los datos .....	21
RESULTADOS .....	23
Descripción de los 9 sitios de estudio .....	23
Resultados del análisis de datos .....	32
DISCUSION .....	46
CONCLUSIONES .....	58
RECOMENDACIONES .....	59
LITERATURA CITADA .....	60
APÉNDICE 1 .....	63
APÉNDICE 2 .....	64

RESUMEN:

Se estudió la vegetación del sotobosque en 9 sitios de la zona del Golfo Dulce, Costa Rica: 8 de éstos en la Península de Osa y 1 en Esquinas, Golfito. Se utilizó la metodología de transectos con puntos aleatorios y cuadrantes alrededor de un punto. La densidad y la diversidad de especies se calcularon tanto en sotobosque ( $DAP < 10$  cm) como en árboles ( $DAP \geq$  que 10 cm).

En una muestra total de 1060 plantas terrestres, con altura  $\geq$  que 1 m y un  $DAP <$  que 10 cm, se encontraron 71 familias (66 familias dicotiledóneas, 4 monocotiledóneas y una pteridofita). De éstas, 29 familias (41 % del total) están representadas en este estudio por una sola especie; 27 familias (38 %), representadas por 2 a 5 especies; 5 familias (7 %), por 6 a 10 especies, y 10 familias (14 %), por más de 10 especies. Once familias poseen el 56 % de las 317 especies de la muestra; las principales son: Rubiaceae (36 especies), Fabaceae s.l. (23 esp.), Sapotaceae (17 esp.), Lauraceae (16 esp.), Melastomataceae (15 esp.), Arecaceae (15 esp.) y Piperaceae (14 esp.).

El sotobosque está dominado por Rubiáceas; sin embargo, en uno de los sitios las Arecáceas superan a las Rubiáceas en abundancia y en otro sitio las Piperáceas las superan en abundancia y en número de especies. Los árboles y los arbustos de Fabáceas, Sapotáceas y Lauráceas, están muy bien representados en el sotobosque y, junto con las familias y especies de árboles menos frecuentes, muestran una abundante regeneración de los elementos arbóreos. La densidad en el sotobosque (ámbito: 21758 a 40292 plantas/ha.) es más variable entre sitios que la densidad de árboles (ámbito: 1722 a 4188 árboles/ha.). La comparación de los índices de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), reveló que no hay diferencias significativas entre los sitios en cuanto a diversidad. El índice de equitatividad  $J'$  fue alto (cercano a 1) en todos los casos, lo que significa que existen pocas especies de plantas numéricamente dominantes. Los porcentajes de similitud calculados entre los sitios de estudio (3 % a 21 %) son relativamente bajos y constituyen una evidencia indirecta de la notable diversidad florística en los bosques de la Península de Osa y sus alrededores. Algunas mediciones fisionómicas del sotobosque ( $DAP$ , altura de la rama, altura del centro de copa, altura total y diámetro de copa), resultaron significativamente diferentes entre los 9 sitios, lo que indica que existen diversas estructuras en el sotobosque de la región del Golfo Dulce.

## DISTRIBUCION, ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION DEL SOTOBOSQUE EN LA REGION DEL GOLFO DULCE, COSTA RICA.

**Palabras clave:** Sotobosque, diversidad, densidad, fisonomía, Golfo Dulce, Costa Rica.

### INTRODUCCION

El sotobosque de un bosque tropical lluvioso se compone de un conjunto de especies diferente al del dosel y, aunque a menudo ha sido ignorado como objeto de estudio botánico o ecológico, el sotobosque es una parte muy importante en la comunidad de plantas; por ejemplo, alberga una fauna diferente a la del dosel. Además, en cuanto a estructura, el sotobosque de un bosque tropical está constituido no sólo por especies terrestres herbáceas y arbustivas, sino también por árboles inmaduros, bejucos y algunas epífitas (Gentry & Emmons 1987).

Existen pocos estudios referentes a la flora del sotobosque en bosques neotropicales lluviosos. En La Selva de Barapiquí, Costa Rica, Opler et al. (1980) estudiaron la fenología de arbustos y árboles pequeños. En Río Palenque, Ecuador, Gentry & Dodson (1987) analizaron la contribución del sotobosque y las epífitas (los elementos no arbóreos o "the nontrees") en la riqueza de especies del bosque. En un trabajo que abarca 7 países neotropicales, Gentry & Emmons (1987) relacionaron la fenología y la diversidad en el sotobosque con factores abióticos. K. Thomsen (en prep.) comparó la composición florística del dosel con la del

sotobosque, en una parcela de 4 hectáreas establecida en Rincón de Osa, Costa Rica.

Gentry & Dodson (1987), con base en los resultados de su estudio en Rio Palenque, consideran que el bosque neotropical húmedo es la comunidad de plantas más diversa del planeta, incluso si se excluyen de los cálculos todas las especies de árboles. Éstas, con un diámetro a altura de pecho (DAP) mayor o igual que 10 cm, constituyen sólo 15 a 22 % de las florulas completas de los bosques neotropicales mejor estudiados. Consecuentemente, el sotobosque y las epífitas aportan la mayor parte de la riqueza de especies en estos bosques.

Gentry & Emmons (1987) señalan que los estudios de las plantas del sotobosque, en el bosque tropical, han abarcado dos temas: a) comparación de los patrones fenológicos en el sotobosque con los del dosel; b) observación de un grupo de plantas particular en la comunidad y su interacción fenológica con los dispersores o polinizadores.

Dada la gran importancia que tiene el sotobosque en la regeneración, la conservación e incluso en el manejo del bosque tropical lluvioso, y dada la carencia de conocimientos básicos sobre el sotobosque en la región del Golfo Dulce, en este estudio se comparó la composición florística y la estructura poblacional en sotobosques de 9 sitios de esta región.

La comparación de la composición florística y de la estructura del sotobosque en diferentes localidades de la zona del Golfo Dulce, proporciona información sobre la diversidad y la

distribución de las especies, así como sobre la variabilidad fisionómica de los bosques. Este tipo de estudios permite valorar ecológica y florísticamente un bosque primario, con el objetivo de definir su aprovechamiento controlado o su conservación.

Los objetivos del estudio fueron los siguientes:

- 1) Estudiar la composición florística en sotobosques de 7 sitios de la región del Golfo Dulce. Reconocer las familias y especies que contribuyen mayormente en la composición florística del sotobosque.
- 2) Reconocer las familias, los géneros y las especies de árboles más conspicuos en los bosques primarios estudiados.
- 3) Comparar la diversidad, la densidad y algunas mediciones fisionómicas del sotobosque (DAP, altura, diámetro de copa) entre los diferentes sitios de estudio.
- 4) Comparar la densidad y la diversidad del sotobosque con los valores respectivos de los árboles.
- 5) Calcular el grado de similitud florística entre las áreas de estudio. (estas que se extienden por una superficie cercana del Río Térraba, en el Parque Nacional Corcovado, la península de Angosta, sierra de Montezuma, y el bosque tropical tardío, del Pacífico Sur).

## DESCRIPCION GENERAL DE LA ZONA DEL GOLFO DULCE

**GEOMORFOLOGIA.** Gómez (1986) resume las características geomorfológicas de la Península de Osa, situada a 8° 30' N y 83° 30' O. Esta península, situada en el extremo SO de la Costa Pacífica (Fig.1), es predominantemente una serie de serranías de origen tectónico y erosivo, con laderas empinadas; las cimas tienden a ser planas y están orientadas de NO a SE. Las mayores alturas son, de norte a sur: Cerro Chocuaco (= C. Sierpe, 647 m), Cerro Brujo (500 m), Cerro Rincón (745 m) y Cerro Osa (326 m) (Fig.2).

En el mapa geológico de Costa Rica (Castillo 1983), se observa que una gran parte del área de la Península de Osa está constituida por rocas volcánicas y sedimentarias del Mesozoico (con más de 60 millones de años); los sedimentos aluviales y marinos recientes se encuentran en pequeñas llanuras, en las dos vertientes de la península; la mayor es la de Corcovado, cuya forma es del Plioceno-Pleistoceno (2 a 5 millones de años); otra se localiza en la zona donde desemboca el Río Piro, y una tercera en una faja costera que se extiende casi desde Mogos hasta el sur de Jiménez, cerca del Río Tamales. En el lado interno de la península, la planicie es angosta, aluvio-coluvial, con rellenos del Pleistoceno Tardío y del Reciente. La parte central de la península está constituida por terrazas, probablemente del Pleistoceno (1 a 2 millones de años), que incluyen lahares (Castillo 1983, Gómez 1986).

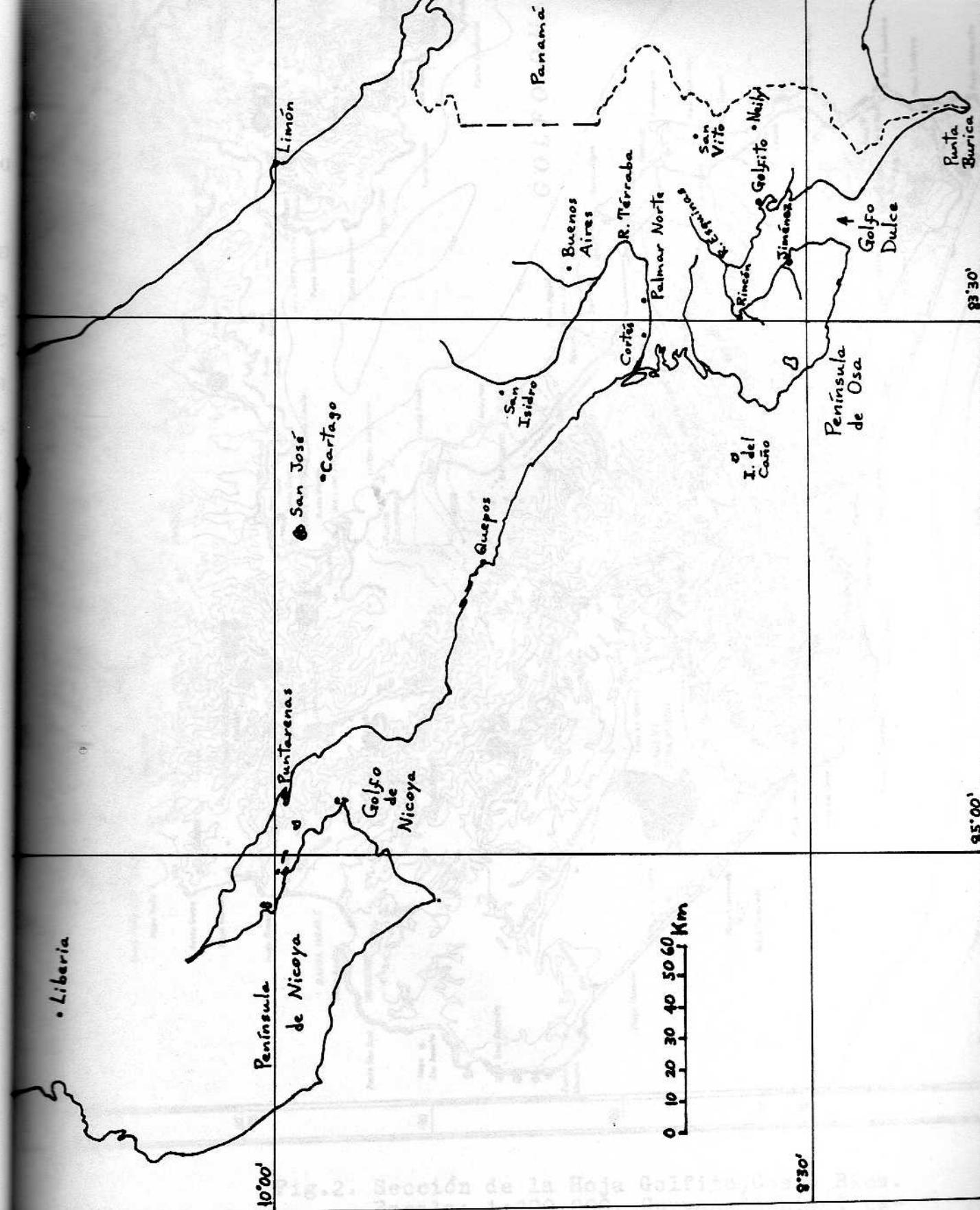


Fig. 1. Costa Rica. Escala: 1:1 600 000.  
Instituto Geográfico Nacional.

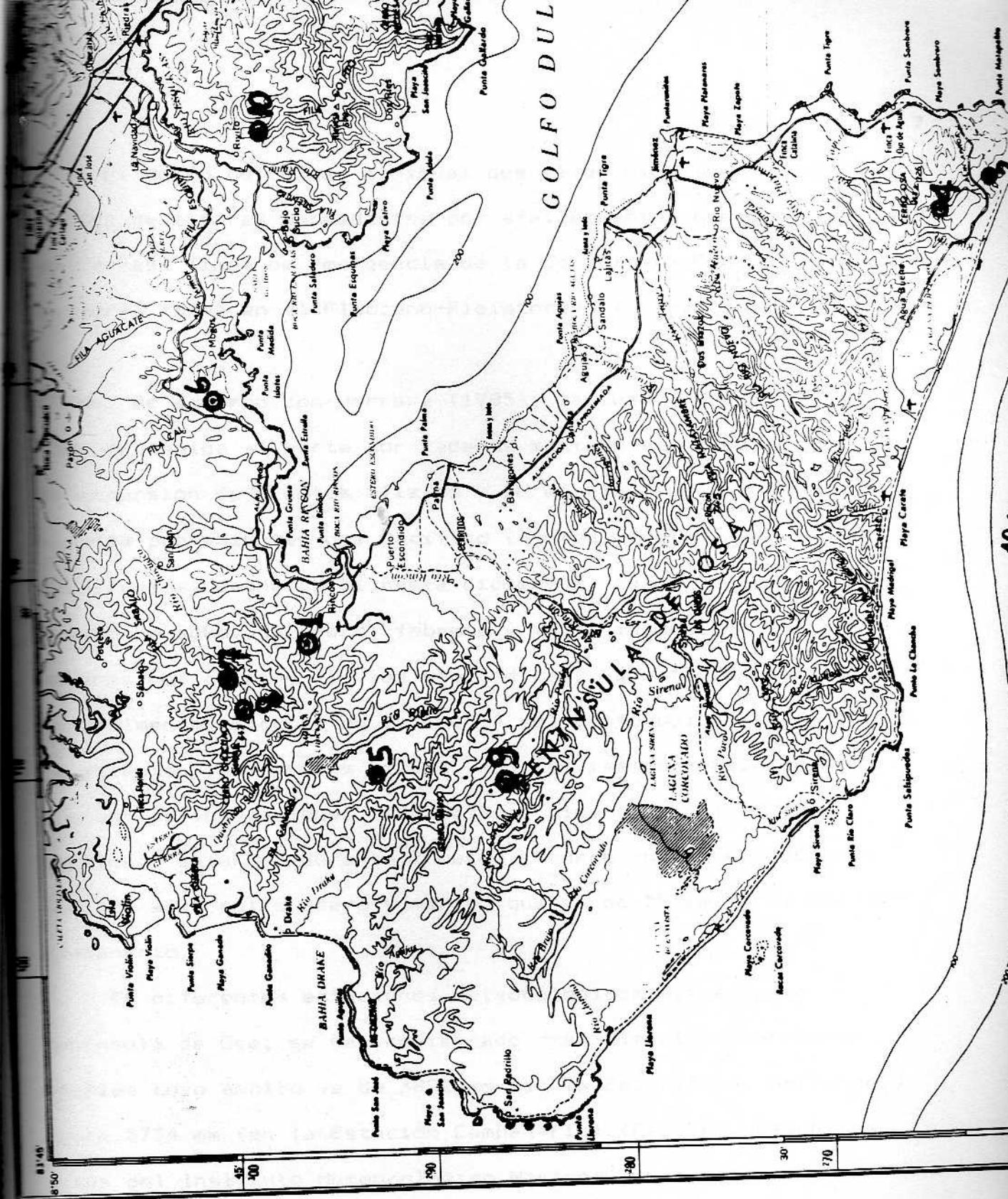


Fig.2. Sección de la Hoja Golfito, Costa Rica.  
Escala: 1:200 000. Curvas de nivel cada 100 metros. Instituto Geográfico Nacional, 1988.

Los números de 1 a 10 (excepto 3) indican los sitios de estudio. Ver el texto.

El Golfo Dulce es, al igual que el de Nicoya, una invasión marina de tierras subsidentes por afallamiento, que empezó quizás en la fase final de emergencia de la Cordillera Costera y alcanzó su forma final en el Flioceno-Pleistoceno (Gómez 1986).

CLIMA. De acuerdo con Herrera (1985), la Cuenca del Golfo Dulce está protegida al norte por cadenas montañosas altas que impiden la incursión de vientos alisios y su efecto desecante. Los vientos provenientes del Pacífico (oestes ecuatoriales) aportan las lluvias, desde abril hasta diciembre, cuando se registra un exceso de agua. En enero, febrero y marzo incursionan brisas marinas que aportan lluvias esporádicas. La estación seca generalmente es corta en la Cuenca del Golfo Dulce, en tanto que la estación lluviosa es severa, con lluvias torrenciales y frecuentes inundaciones causadas por algunos ríos; el suelo permanece saturado durante 7 meses. Ocurre un pequeño déficit hídrico sólo entre enero y marzo, que es de 59 mm en la Estación Campanario.

En diferentes estaciones meteorológicas situadas en la Península de Osa, se han registrado precipitaciones promedio anuales cuyo ámbito va de 3822 mm (en la Estación J. Hernández) hasta 5734 mm (en la Estación Campanario) (Fig.3A), según los datos del Instituto Meteorológico Nacional. Las áreas más lluviosas de la península se encuentran en barlovento, en la costa occidental (Estaciones Campanario y Sirena) (Fig.3). En el área costera que se extiende desde Rincón hasta Jiménez (Fig.2),

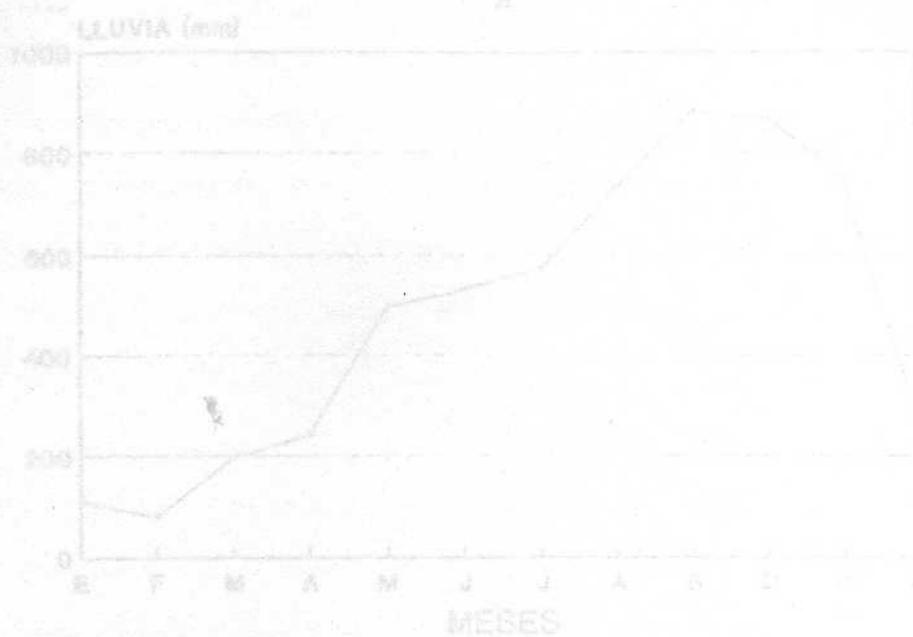


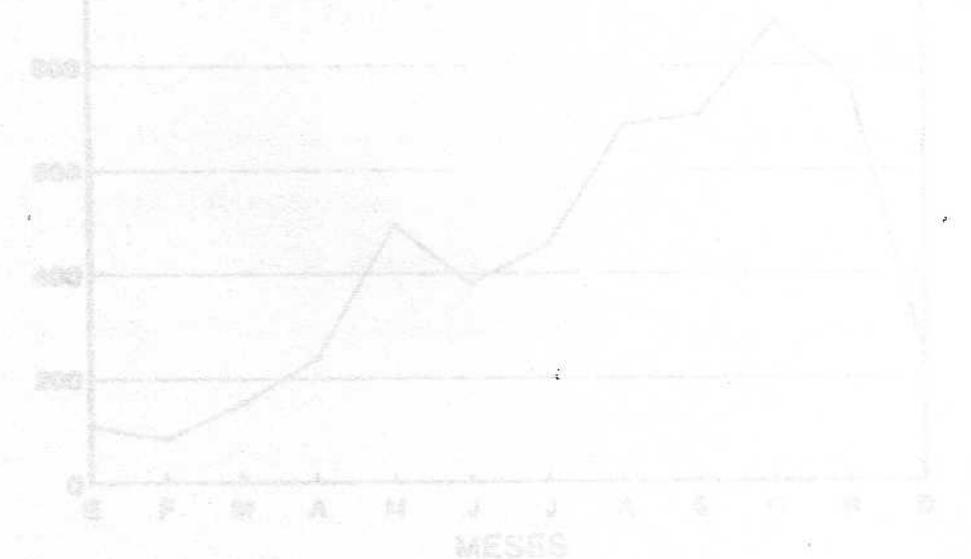
Fig. 3. Promedios de precipitación en dos estaciones de barlovento, Península de Osa.

A: Estación Campanario. 1977 - 1983.

B: Estación Sirena, Corcovado. 1979 - 1984.

Fuente: Instituto Meteorológico Nacional.

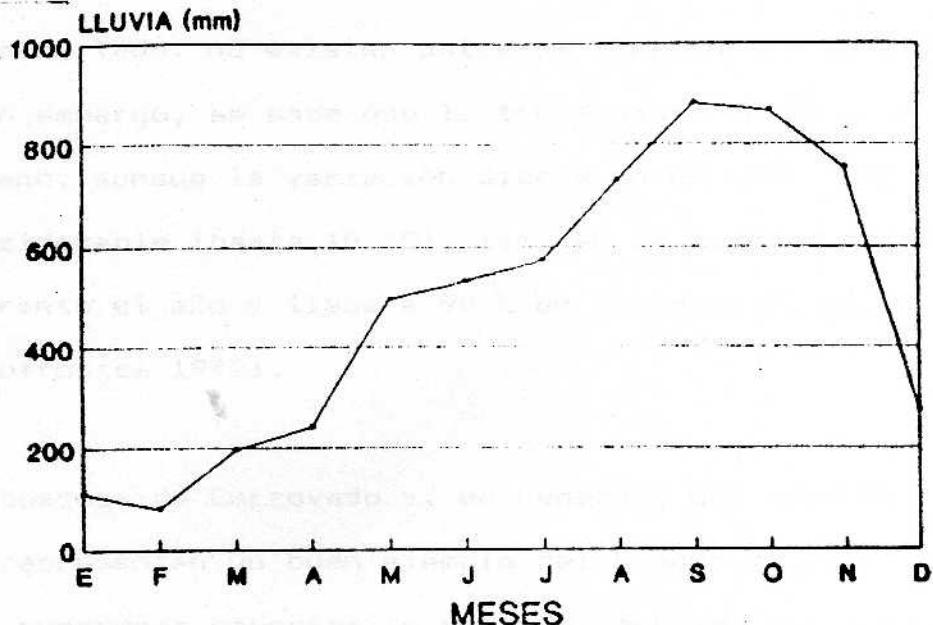
Tomado de Fundación Neotrópica, 1992.



Promedio Anual: 750 mm  
Precip. (mm)

es la siguiente precipitación de gráfica:

A



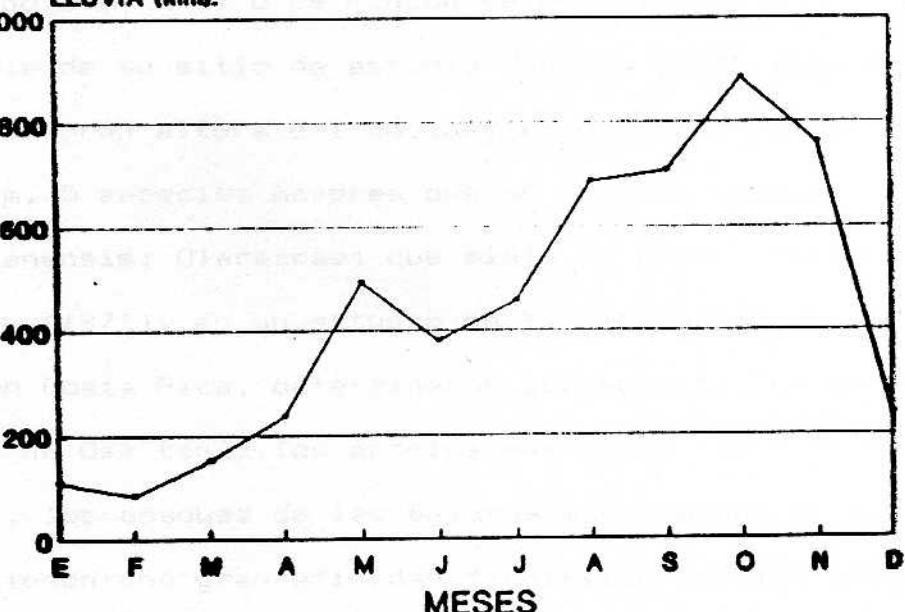
Promedio Anual: 5734.5 mm

Fuente: I.M.N.

B

LLUVIA (mm)

MESES



Promedio Anual: 4789.3 mm

Fuente: I.M.N.

protegida de los vientos del SO por las serranías de la península, se registran promedios de precipitación menores (Fig.4). Por otro lado, no existen datos de temperatura en la península; sin embargo, se sabe que la temperatura varía poco a lo largo del año, aunque la variación diaria en un sitio dado puede ser considerable (hasta 10 °C). También la humedad relativa varía poco durante el año y llega a 90 % en la época lluviosa (Fundación Neotrópica 1992).

**BOSQUES.** Los bosques de Corcovado y, en general, del área del Golfo Dulce, representan un buen ejemplo del bosque tropical lluvioso, con numerosas especies de plantas, árboles muy altos con gamas muy desarrolladas, grandes bejucos leñosos y abundantes bejucos herbáceos (Allen 1956, Hartshorn 1983). Holdridge *et al.* (1971, citados por Hartshorn 1983), en un estudio realizado 5.5 km al O de Rincón de Osa, señalaron que el rasgo más notable de su sitio de estudio (en una parte alta de la península) fue la gran altura del bosque; encontraron 22 especies mayores que 50 m, 5 especies mayores que 60 m y una especie (*Minquartia guianensis*; Olacaceae) que midió 73 m de altura. Sawyer & Lindsey (1971), en un estudio de la vegetación de las zonas de vida en Costa Rica, determinaron que su sitio de estudio en la Península de Osa tenía los árboles más altos (65 - 70 m).

En general, los bosques de las bajuras muy húmedas en el sur de Costa Rica tienen una gran afinidad florística con los bosques homólogos de la América del Sur, especialmente con los de la

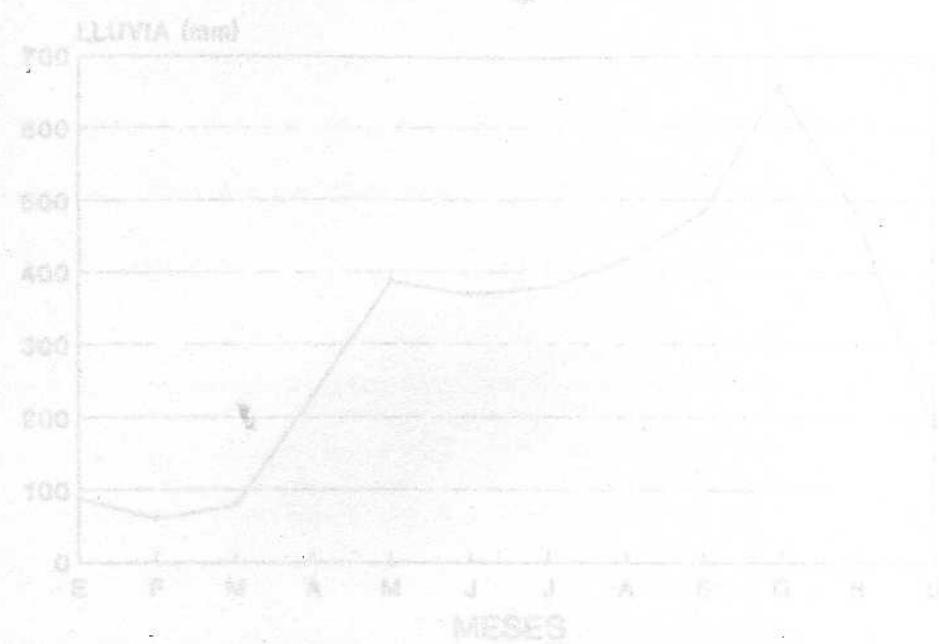
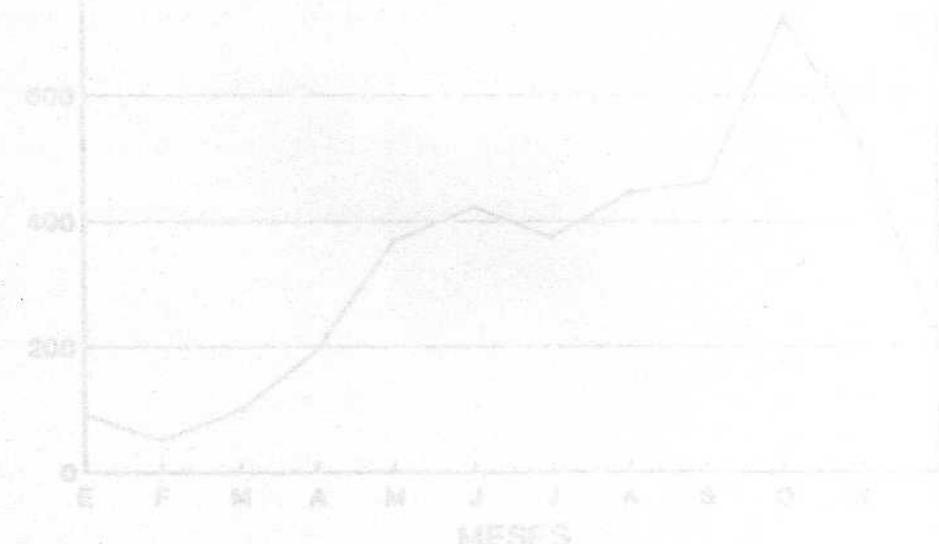


Fig. 4. Promedios de precipitación en dos estaciones de sotavento, Península de Osa.

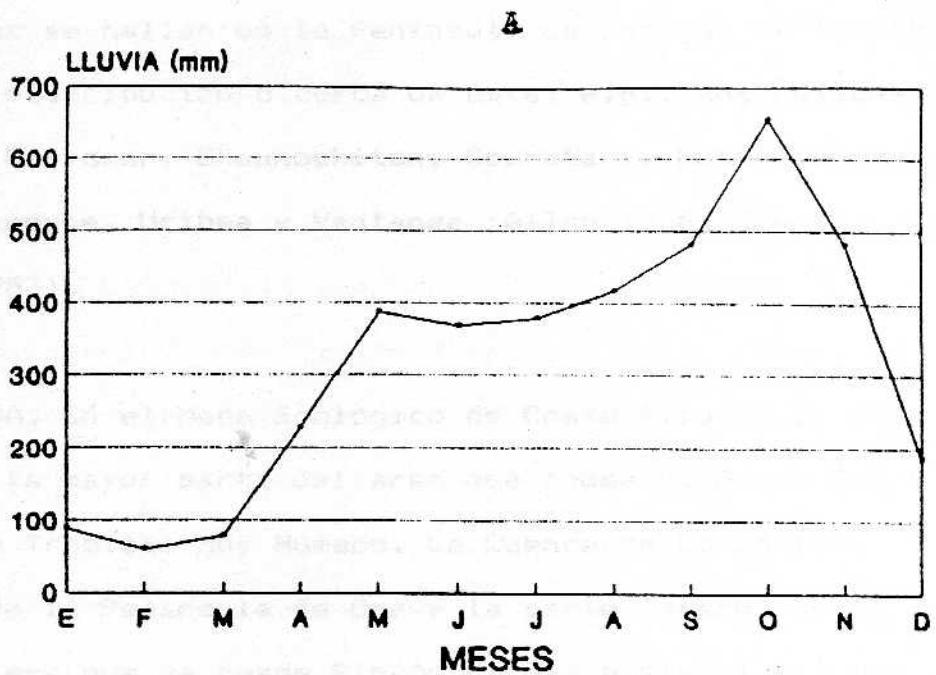
- A. Estación Playa Blanca. 1944 - 1979.
- B. Estación Rincón de Osa. 1961 - 1973.

Fuente: Instituto Meteorológico Nacional.

Tomado de Fundación Neotrópica, 1992.

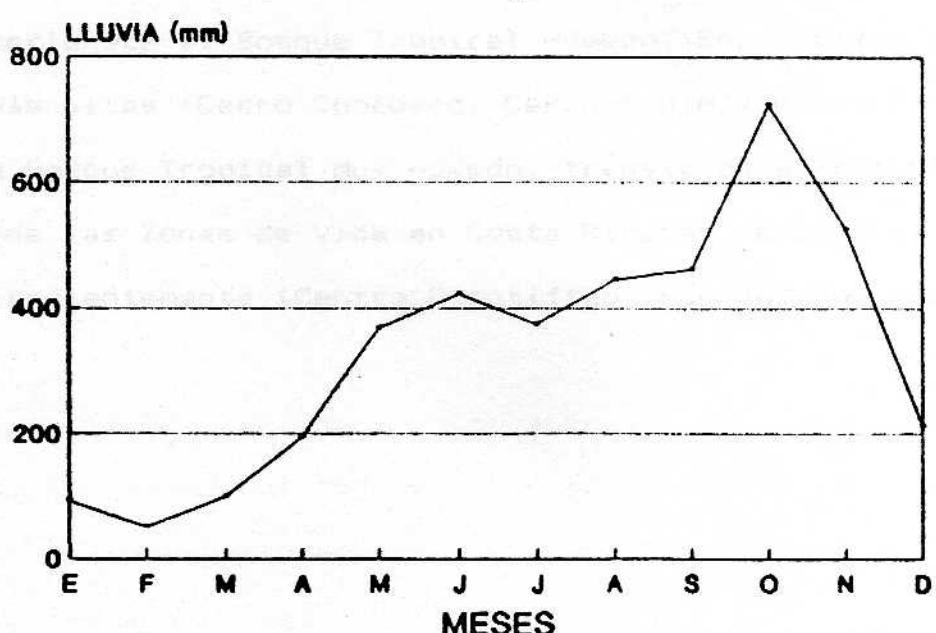


Proyecto Anual 1992  
Fuente: I.M.N.



Promedio Anual: 3868.8 mm.

Fuente: I.M.N.



Promedio Anual: 3970.2 mm.

Fuente: I.M.N.

región de Chocó en Colombia. Numerosos géneros de árboles sudamericanos se hallan en la Península de Osa, en el límite norte de su distribución o cerca de éste; e.g., *Anthodiscus*, *Bactocarpus*, *Caryocar*, *Chaunochiton*, *Couratari*, *Huberodendron*, *Parkia*, *Peltogyne*, *Uribea* y *Vantanea* (Allen 1956, Hammel 1986, Hartshorn 1983), siendo realizado en estos bosques un inventario de especies raras. Dentro de Costa Rica existen 10 ZONAS DE VIDA. En el Mapa Ecológico de Costa Rica (Tosi 1969), se observa que la mayor parte del área que rodea el Golfo Dulce posee Bosque Tropical Muy Húmedo. La Cuenca de Corcovado, el extremo SE de la Península de Osa y la parte interna de la llanura costera que va desde Rincón de Osa hasta el extremo SE de esta península, presentan Bosque Premontano Muy Húmedo, transición a Basal. Se considera que el área costera que se extiende desde Cañaza de Jiménez hasta el extremo SE de la península, pertenece al Bosque Tropical Húmedo. Por último, en las partes más altas (Cerro Chocuaco, Cerro Brujo y Cerro Rincón) se encuentra Bosque Tropical Muy Húmedo, transición a Premontano. Los límites de las Zonas de Vida en Costa Rica se revisaron y se corrigieron recientemente (Centro Científico Tropical, en prep.).

Por su parte, el Bosque Tropical Húmedo es el que más se extiende en la península del Golfo Dulce, casi cubriendo la mitad de la misma. El Bosque Tropical Húmedo es el que más se extiende en la península del Golfo Dulce, casi cubriendo la mitad de la misma. El Bosque Tropical Húmedo es el que más se extiende en la península del Golfo Dulce, casi cubriendo la mitad de la misma. El Bosque Tropical Húmedo es el que más se extiende en la península del Golfo Dulce, casi cubriendo la mitad de la misma. El Bosque Tropical Húmedo es el que más se extiende en la península del Golfo Dulce, casi cubriendo la mitad de la misma.

#### ASPECTOS TEORICOS SOBRE LA METODOLOGIA UTILIZADA.

En los estudios de ecología vegetal, a menudo se han utilizado parcelas o cuadriculas de diversos tamaños y formas para determinar la cobertura, la densidad, la frecuencia, la dominancia e incluso la diversidad de las especies de plantas. Algunos estudios se han realizado en áreas mínimas de una hectárea; en este sentido, Gentry & Dodson (1987) consideran que se requieren áreas de muestreo mayores o iguales que una ha. para medir adecuadamente la diversidad de árboles. Sin embargo, los métodos con parcelas generalmente implican mayor tiempo y esfuerzo, tanto en el trabajo de campo como en el análisis de los datos.

Existe otro tipo de métodos de estudio que no se basa en parcelas, sino en distancias medidas entre puntos aleatorios y las plantas más cercanas. La sumatoria de las distancias al cuadrado, multiplicada por un factor de corrección, es un cálculo de la densidad de plantas en el bosque (Barbour et al. 1980, Greig-Smith 1983, Krebs 1989). Al utilizar métodos sin parcelas para calcular la densidad, se supone que los individuos en la comunidad estudiada se distribuyen aleatoriamente (Greig-Smith 1983).

- Se han utilizado 4 procedimientos diferentes de distancias:
- 1) Método del individuo más cercano. Se marcan puntos aleatorios en el bosque; en cada punto se mide la distancia a la planta más cercana de cualquier especie.
  - 2) Método del vecino más cercano. Se procede como en el caso

anterior, pero se mide la distancia entre la planta más cercana al punto y su vecina más cercana.

3) Método de pares aleatorios. Se localiza la planta más cercana al punto y la vecina más cercana, pero ésta debe encontrarse en el área opuesta de  $180^{\circ}$ . Se mide la distancia entre las dos plantas. (v. A. Fig. 2). Tienen los siguientes:

4) Método de cuadrantes alrededor de un punto. Alrededor de cada punto de muestreo, el área se divide en 4 cuadrantes de  $90^{\circ}$ . En cada cuadrante se mide la distancia a la planta más cercana, de modo que este método, más eficaz que los tres anteriores, proporciona mayor número de datos en cada punto de muestreo. En la literatura aparecen varias fórmulas para efectuar los cálculos de densidad (e.g., Barbour et al. 1980, Krebs 1989).

Generalmente, los puntos de muestreo en los métodos de distancias se alinean en un transecto; es decir, se elige una dirección fija y los puntos se ubican en una línea imaginaria. Con estos métodos se puede realizar casi todo el análisis que tradicionalmente se ha hecho con parcelas. Opler et al. (1980) utilizaron transectos como una metodología apropiada en estudios fenológicos en el Cerro Brulio, Sierra Nevada, California.

En resumen, el análisis de proximidad,

• se basa en la medida de la proximidad entre los individuos,

• se basa en la selección de los niveles de escala de análisis que

• se basa en la base de la probabilidad de que los individuos que

• se basa en la base de la probabilidad de que

• El sitio Nú. 2 no se analiza por tener sólo 4 puntos de muestra. El número del sitio en el sitio del transecto.

#### MATERIAL Y MÉTODOS:

Trabajo de campo. Se llevó a cabo entre julio de 1990 y febrero de 1991. La recolecta de muestras para determinación en laboratorio se terminó en agosto de 1991. Las áreas de estudio, indicadas en la Fig.2, fueron las siguientes:<sup>1</sup>

- 1) Agua Buena de Rincón, Sierpe. Cantón Osa. Bosque Tropical Muy Húmedo. Continuación del transecto.
- 2) Finca La Jilba, Jiménez. Cantón Golfito. Bosque Premontano Muy Húmedo, transición a Basal.
- 3) Piro, Jiménez. Bosque Premontano Muy Húmedo, transición a Basal. Continuación del transecto.
- 4) Rancho Quemado, Sierpe. Bosque Tropical Muy Húmedo, transición a Premontano.
- 5) Mogos, Sierpe. Bosque Tropical Muy Húmedo.
- 6) Bajo de San Juan, Sierpe. Bosque Tropical Muy Húmedo.
- 7) Faldas del Cerro Chocuaco, Sierpe. Bosque Tropical Muy Húmedo, transición a Premontano.
- 8) Faldas del Cerro Brujo, Sierpe. Bosque Tropical Muy Húmedo, transición a Premontano.
- 10) Esquinas, Golfito. Bosque Tropical Muy Húmedo.

La selección de los sitios de estudio fue arbitraria, aunque siempre en bosques primarios representativos de cada zona, que

<sup>1</sup> El sitio No.3 no se analizó por tener sólo 4 puntos de muestreo. El número del sitio es el mismo del transecto.

mostraban cierta homogeneidad topográfica y estructural; pero el tiempo y los recursos disponibles fueron limitantes en la escogencia de los sitios.

En cada uno de los sitios de estudio se marcó un transecto lineal con puntos aleatorios; cada punto es un número aleatorio < 1 multiplicado por 20. El método utilizado fue el de cuadrantes alrededor de un punto (Barbour *et al.* 1980, Greig-Smith 1983, Krebs 1989). A partir de cada punto central aleatorio, en dirección perpendicular a la del transecto, se localizaron dos o 4 puntos laterales, aleatorios (cada punto es un número aleatorio < 1 multiplicado por 50) (Fig.5). El área alrededor de cada punto lateral se dividió en 4 cuadrantes; en cada cuadrante se marcaron las dos plantas del sotobosque más cercanas al punto, y se midió la distancia entre el punto y la planta más cercana (Fig.6). En cada punto, también se midió la altitud y se hizo una breve descripción del bosque.

Para facilitar el estudio **en el sotobosque**, se tomaron en cuenta solamente las plantas con una altura mayor o igual que 1 m y un diámetro a altura de pecho (DAP) menor que 10 cm, con un tallo o seudotallo bien definido (se incluyen hierbas grandes, palmeras, arbustos y arbolitos). Este criterio es semejante a la definición de sotobosque de Sawyer & Lindsey (1971): plantas con un tallo mayor que 0.5 m de altura pero con DAP menor que 10 cm.

Para medir distancias se empleó un dispositivo electrónico de dos unidades (Sonin 250; Sonin Inc. 672 White Plains Road, Scarsdale, NY. 10538). Con un clinómetro tipo Suunto se

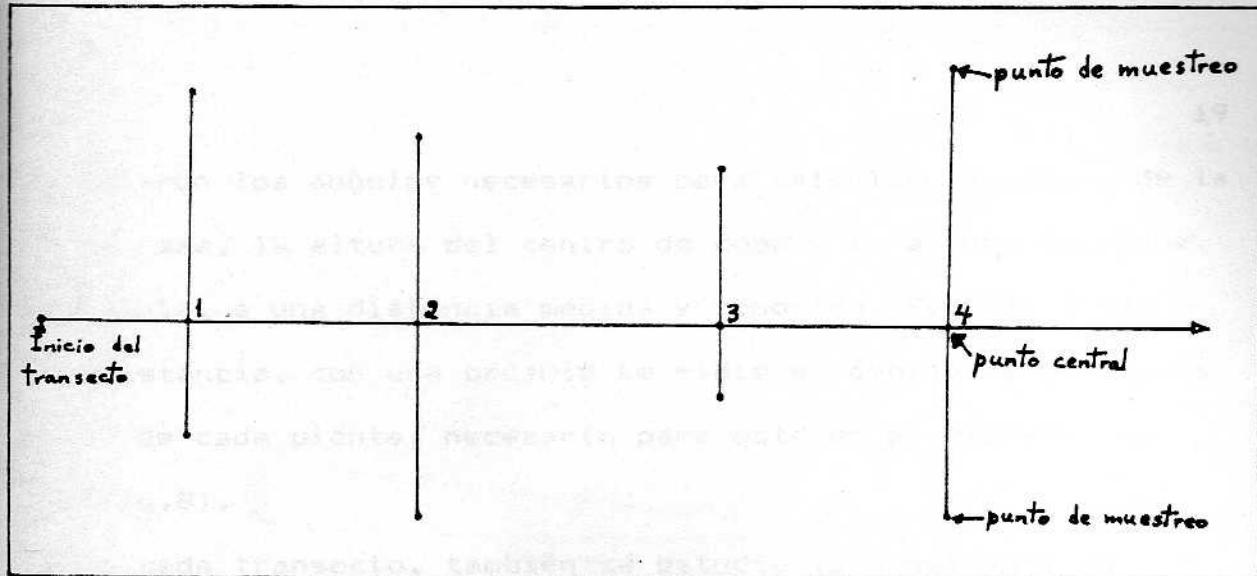


Fig. 5. Esquema general de un transecto, según la metodología de campo empleada.

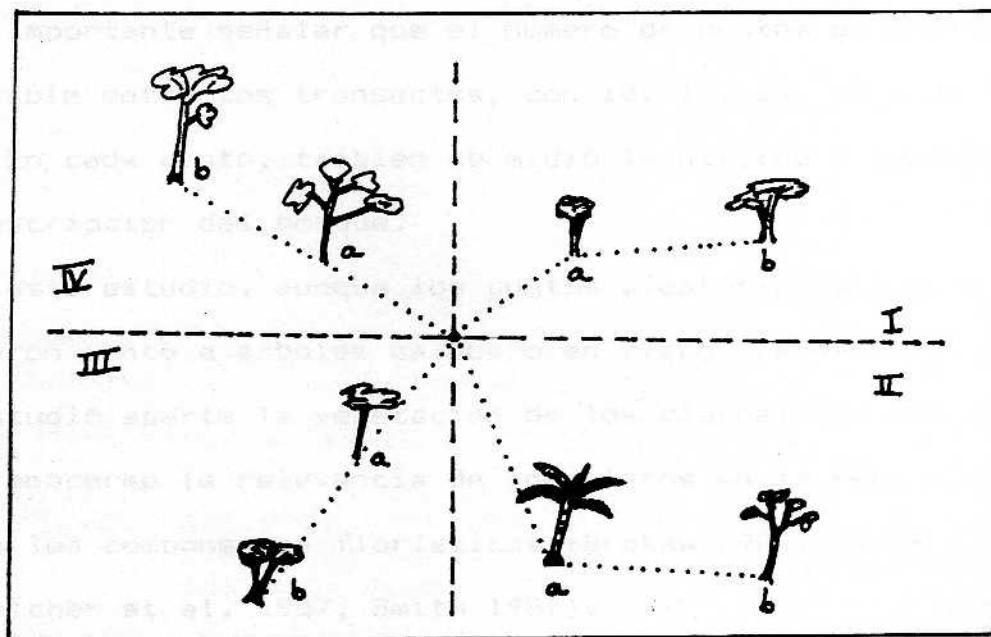


Fig. 6. División en cuadrantes alrededor de cada punto de muestreo; método de cuadrantes en el punto. a:Planta más cercana, b:Planta vecina más cercana.

determinaron los ángulos necesarios para calcular la altura de la primera rama, la altura del centro de copa y la altura total de cada planta, a una distancia medida y conocida (Fig.7). A esa misma distancia, con una brújula se midió el ámbito de grados de la copa de cada planta, necesario para obtener el diámetro de copa (Fig.8).

En cada transecto, también se estudió la densidad y la diversidad de los árboles (por definición, plantas leñosas con DAP mayor o igual que 10 cm), del mismo modo que en el sotobosque. El porcentaje de árboles que se pudieron determinar en el bosque hasta géneros y especies es relativamente bajo, por lo cual los datos de diversidad de árboles se basaron principalmente en morfoespecies.

Es importante señalar que el número de puntos de muestreo fue variable entre los transectos, con 10, 12, 14, 18 o 26 puntos. En cada punto, también se midió la altitud y se hizo una breve descripción del bosque.

En este estudio, aunque los puntos aleatorios a menudo se localizaron junto a árboles caídos o en claros ya establecidos, no se estudió aparte la vegetación de los claros; sin embargo, debe reconocerse la relevancia de los claros en la regeneración de todos los componentes florísticos (Brokaw 1982, Clark & Clark 1987, Fetcher et al. 1987, Smith 1987).

Se recolectaron muestras de las plantas del sotobosque estudiadas. Tales ejemplares se identificaron en el Herbario Nacional (acrónimo CR) y en el Herbario de la Universidad de

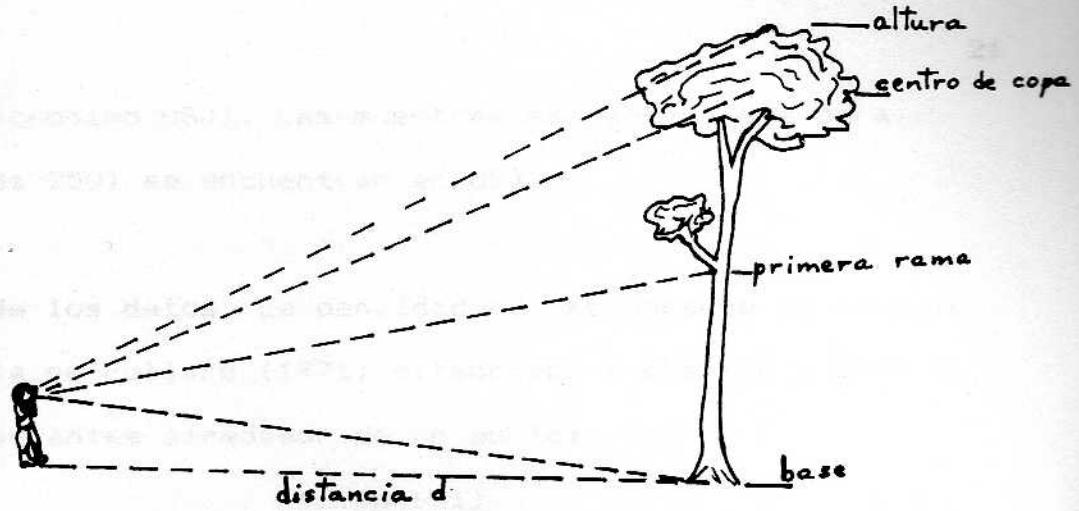


Fig. 7. Medición de ángulos con un clinómetro, a una distancia  $d$  conocida, para determinar características fisionómicas.



Fig. 8. Medición, con una brújula, del ámbito en grados de la copa,  $\alpha$ , para obtener el diámetro de copa. A y B son grados.

Costa Rica (acrónimo USJ). Las muestras más apropiadas para herbario (unas 250) se encuentran en USJ.

b) Análisis de los datos. La densidad del sotobosque se calculó con la fórmula de Pollard (1971, citado por Krebs 1989) para el método de cuadrantes alrededor de un punto:

$$\text{Densidad de plantas} = \frac{4}{\pi r^2} \cdot \frac{n}{N}$$

$$\text{Donde: } N = \text{Número de plantas en el cuadrado}$$

$$\text{y } n = \text{Número de cuadrantes con plantas}$$

Donde:  $N$ = densidad de plantas,  $n$ = número de puntos aleatorios, y  $S(r^2)$ = sumatoria de las distancias medidas al cuadrado.

Esta fórmula, que proporciona el número de plantas por metro cuadrado, se transformó para computar la densidad por hectárea.

La variancia de este cálculo de densidad se obtiene con la siguiente fórmula:

$$\text{Var}(N) = \frac{N^2}{4n - 2}$$

El error estándar se calcula con la fórmula:

$$\text{E.E.}(N) = [\text{Var}(N) / 4n]^{1/2}$$

Los valores reales de las alturas y del diámetro de copa de las plantas se obtuvieron mediante razones trigonométricas (Apéndice 1). Los resultados de las mediciones fisionómicas, en

los nueve sitios de estudio, se compararon mediante una prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1984), con el programa estadístico SAS. Para comparar los sitios, se hizo un análisis de agrupamiento (programa estadístico SPSS/PC+) con resultados sobre estructura y composición florística. La diversidad se analizó con el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y una prueba t para este índice (Poole 1974). El índice de equitatividad  $J'$  (Krebs 1989), se utilizó para determinar el grado en que existen especies de plantas numéricamente dominantes en los bosques de la región del Golfo Dulce. También, se calculó el número de especies por punto de muestreo en cada transecto, como una medida de la abundancia. Además, se obtuvo una matriz de similitud florística, con el porcentaje de especies compartidas por pares de sitios.

En el bosque de Quiriquina, Chiriquí, se observó una alta densidad de plantas "guaníos" (árboles muertos) y dominante en algunos sitios del bosque, se observó *Quintonia* por otro lado, *Syphonanthus glauca* es otra especie dominante. Otras especies de árboles raramente se observaron: *Calophyllum brasiliense*, *Peucedandra tridentata*, *Psychotria*, *Lecointea panamensis*, *Guarea oblonga*, *Chloranthus*, *Schypholobium parahybaum* (Fernández 1990), *Psychotria* y *Psychotria* son las principales especies que se observaron en el bosque de Quiriquina. En el bosque de Quiriquina se observó una gran variedad de plantas que no se mencionan en el Apéndice I.

En el bosque de Indio la flora se divide en dos grupos que no se mencionan en el Apéndice I.

## RESULTADOS

### ■ DESCRIPCION GENERAL DE LOS NUEVE SITIOS DE ESTUDIO. \*

#### Transecto 1. Agua Buena de Rincón.

Toda la ladera ubicada al N y NO del Centro Boscosa (antiguo campo de aterrizaje en Rincón) es, floristicamente, una de las áreas más interesantes, de las que fueron estudiadas en la Reserva Forestal Golfo Dulce. Allí se estableció el transecto más grande, que cubre una longitud de 1 km, con 26 puntos de muestreo aleatorios. Además, es el único de los nueve transectos con un gradiente altitudinal considerable, que va de unos 300 a 500 m.s.n.m. El dosel y los estratos menores son ricos en Fabáceas, Sapotáceas, Lauráceas, Clusiáceas y Arecáceas, entre otras. Un aspecto notable es que el "guapinol" (*Hymenaea courbaril*), aunque es abundante en algunos sitios del bosque, no apareció en el transecto. Por otro lado, *Sympomia globulifera* fue el árbol más abundante. Otras especies de árboles reconocidas son: *Brosimum utile*, *Calophyllum brasiliense*, *Pausandra trianae*, *Carapa guianensis*, *Lacistema panamensis*, *Guarea pterorrhachis*, *Pourouma aspera*, *Schyzolobium parahybum* (Fabáceas) y las palmeras *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*. *Prioria copaifera* (Fabáceas), un

transecto 2. La Dalia.

\* En el texto se indica la familia de las especies que no aparecen en el Apéndice 2.

árbol de bosques anegados en la Zona Atlántica, apareció en una  
badera arcillosa del transecto 1. En el sotobosque son  
frecuentes: *Symphonia globulifera*, *Compsoneura sprucei*, *Ocotea  
nicaraguensis*, *Brosimum utile*, *Carapa guianensis* y *Psychotria*

Cabe mencionar que en un sector de este bosque (300 - 350 m de altitud) se observó la mayor abundancia de *Zamia fairchildiana* L.B.Gómez (Zamiáceas), entre las áreas exploradas en la península. Sawyer & Lindsey (1971) calcularon una densidad de 1133 *Zamia* / ha., en un bosque de Rincón de Osa. En este transecto, aparecieron especies no vistas en ningún otro sitio estudiado; como son: *Platymiscium pinnatum* (Fabáceas), *Williamodendron glaucophyllum* (Lauráceas), *Batocarpus costaricensis*, *Protium ravenii*, *Terminalia bucidoides*, *Macrolobium costaricense* (Fabáceas), *Prioria copaifera*, *Micropholis venulosa*, *Micropholis melinoniana*, *Panopsis suaveolens*, *Dussia macrophyllata*, *Plinia povedae* (Mirtáceas), *Marila laxiflora*, *Tovomita stylosa*, *Psychotria valeriana*, *Stauranthus perforatus*, *Dendrobangia boliviiana*, *Pouteria juruana*, *Pouteria campechiana*, *Pouteria leptopedicellata*, *Rinorea crenata*, *Inga fagifolia* y *Trichilia skutchii*.

Transecto 2. La Jilba, 1997. Water level 100 cm.

Allí se observó un número mucho menor de especies que en los demás transectos; es un bosque cercano al mar, a 50 m de altitud (Fig.2). No es comparable con ningún otro bosque en la

península. Se encuentra en una especie de terraza, con una topografía muy regular, casi plana. Las epifitas son escasas, en tanto que algunos bejucos son comunes, como *Doliocarpus multiflorus* (Dilleniáceas) y *Bauhinia manca*. El dosel está dominado por *Calophyllum brasiliense*, seguido por *Symphonia globulifera*, *Eschweilera calyculata*, *Vochysia ferruginea* y *Garancia madruno*. Tanto en el dosel como en el sotobosque, la familia Clusiáceas (con 3 especies) es la más frecuente. En el sotobosque, son abundantes *Heisteria cyanocarpa* y *Eschweilera calyculata*. Es notable la ausencia de Piperáceas en este bosque, así como la aparición de pocas especies de Rubiáceas. Este transecto comparte con el número 1 la especie *Unonopsis panamensis*. Algunas de las especies observadas sólo en este transecto son: *Ternstroemia multiovulata*, *Connarus panamensis*, *Maytenus* sp., *Chomelia panamensis*, *Xylopia frutescens* y *Cuervea kappleriana*.

#### Transecto 4. Piro, Palo y Piloncillo.

Bosque situado en un área ondulada, con poca inclinación, entre 60 y 70 m de altitud. En general, es un bosque con estratos bien definidos y un dosel cerrado. Aparentemente, la caída de árboles en este bosque ocurre con menor frecuencia que en otras áreas con mayor inclinación. Entre los árboles, abunda *Castilla tunu* (Moráceas), que generalmente se observó en grupos de cuatro o más individuos. En un sector del bosque existe una pequeña población de *Simaba cedron* (unos cinco árboles en un radio de 15

etros), una especie poco frecuente de la que comúnmente aparecen solo árboles aislados. *Brosimum utile* es común en todos los estratos del bosque. *Tachigalia versicolor* es relativamente frecuente, tanto en dosel como en sotobosque.

Las familias que predominan en el dosel son Moráceas, Lauráceas, Miristicáceas, Fabáceas y Arecáceas. Entre los sitios estudiados, éste es el único donde las Piperáceas superan a las Rubiáceas en cuanto a número de especies y cobertura del sotobosque. *Piper guanacastense* es la especie dominante. Varias veces se observó *Caryocar costaricense* (Cariocaráceas) en dosel y en sotobosque, pero no apareció aleatoriamente en éste ni en los otros transectos, al igual que *Dilodendron costaricense* (Sapindáceas). En cuanto a palmeras arbóreas, es notable la ausencia de *Iriartea deltoidea*, mientras que *Socratea exorrhiza* abunda en algunos sectores. Al igual que en el transecto Z, las epífitas mostraron aquí menor abundancia que en los otros sitios; pero son frecuentes los bejucos herbáceos trepadores, especialmente Aráceas y Pteridófitas.

Algunas de las especies vistas sólo en esta transección son: *Piper guanacastense*, *Piper urophyllum*, *Alseis blackiana*, *Ixora micaraguensis*, *Quararibea asterolepis*, *Pouteria durlandii* y *Capparis cynophallophora*.

#### Transecto 5. Rancho Quemado.

Bosque en una loma, entre 310 y 320 m de altitud, con una gran abundancia de musgos, epífitas y trepadoras herbáceas; esto

Este bosque parece ser lo más característico de este bosque, que se asemeja a un bosque nuboso. El dosel es abierto y más bajo que en otros sitios de la península. En los puntos con menor pendiente, hay una gruesa capa de materia orgánica en descomposición. El sotobosque es denso, con numerosas Rubiáceas y árboles en regeneración; algunas Melastomatáceas son comunes. Entre las Palmeras, *Iriartea deltoidea* es común, en tanto que *Socratea arrhiza* no se observó. Otra palmera, *Cryosophila albida*, es muy abundante en algunos sectores de este bosque pero es escasa en otros sitios (se observó una sola planta en el transecto 9). La familia Fabáceas está bien representada en Rancho Quemado, sobre todo con el género *Inga*.

Por otro lado, la ausencia de *Brosimum utile* en este transecto indica que esta especie, muy común en otros sitios, es menos frecuente en esta área de la península. Entre las especies observadas únicamente en este bosque, tenemos: *Inga pezizifera*, *Inga tonduzii*, *Roupala montana*, *Amphitecna kennedyi*, *Miconia shattuckii*, *Psychotria grandis*, *Guettarda foliacea* y *Virola mobilis*. Son allíenes (*Chloranthaceas*), *Coccoloba uvifera* y *Psychotria carthagenensis*.

#### Transecto 6. Mogos, *aggregatum*, *Geonoma elegans*

Un bosque entre 100 y 150 m de altitud, con un suelo muy arcilloso y fácil de compactar. Al igual que en Rancho Quemado, abundan musgos, epifitas y trepadoras herbáceas. A diferencia de Rancho Quemado, hay poco mantillo en el suelo. Algunas características notables del bosque estudiado en Mogos son: a)

sotobosque dominado por palmeras, especialmente *Asterogyne martiana* y *Geonoma spp.*; b) frecuencia de especies arbóreas escasas o ausentes en el resto de la Reserva Forestal Golfo Dulce; c) abundancia de *Peltogyne purpurea* en todos los estratos del bosque. Además, Fabáceas es un grupo importante en esta área y, entre las palmeras arbóreas, sobresalen por su abundancia *Melfia georgii* y *Socratea exorrhiza*.

En el sotobosque, son comunes *Mabea occidentalis*, *Duroia costaricensis*, *Brosimum utile* y *Carapa guianensis*. En las lomas, es frecuente una ciperácea grande, macollante (*Diplasia karataefolia*), vista sólo en Mogos y en Esquinas. Aunque dominada por Arecáceas, la familia Rubiáceas es importante en la composición del sotobosque. Al igual que en el transecto 2, no aparecieron especies de Piperáceas en este transecto, que comparte con el de Rancho Quemado especies tales como: *Cassipourea guianensis*, *Parathesis calophylla*, *Lecythis ampla* y otras especies más comunes. Entre las especies vistas sólo en este sitio, tenemos: *Terminalia amazonia*, *Inga portobellensis*, *Huberodendron allenii* (Bombacáceas), *Copaifera camibar* (un árbol fabáceo, endémico en esta zona de la Península de Osa), *Miconia trinervia*, *Lacistema aggregatum*, *Geonoma scoparia* y *Licania hypoleuca*, *oblongifolia*, *Chrysophyllum vespertilio*, *Psychotria*, *Psychotria cultata*, *Vantanea berthoudii*, *Psychotria*.

#### Transecto 7. Bajo de San Juan.

Un bosque en una ladera arcillosa, en la cuenca del Río San Juan, Sierpe, entre 275 y 300 m de altitud, con gran desarrollo

del dosel y numerosos claros en diversos estados de regeneración natural. Son más frecuentes las ramas caídas que los árboles caídos, quizás por efecto de corrientes de viento que proceden de la bajura de Sierpe. Más que epífitas, son comunes los bejucos trepadores que, en algunos casos, cubren las copas de los árboles. Las familias de árboles más frecuentes son: Clusiáceas (con *Sympodia*, *Calophyllum* y *Garcinia*), Fabáceas, Sapotáceas (especialmente con *Manilkara zapota*), Lauráceas y Arecáceas. Algunas especies comunes en este bosque son: *Vochysia ferruginea*, *Vochysia megalophylla*, *Peltogyne purpurea*, *Qualea paraensis*, *Lecythis ampla*, *Posoqueria coriacea* y *Coussarea psychotrioides*. Las especies observadas sólo en este sitio durante el estudio son: *Licania operculipetala*, *Hirtella lemsii*, *Nectandra salicifolia*, *Malmea costaricensis* y *Gonzalagunia rufa*.

#### Transecto 8. Faldas del Cerro Chocuaco.

Un bosque cercano (ca. 1 km) al del transecto 7, con las mismas características básicas de éste pero con menor desarrollo estructural. Se localiza a unos 350 m de altitud, en una pequeña depresión al pie de una loma. Algunas especies observadas sólo en este sitio son: *Leandra mexicana*, *Coccoloba belizensis*, *Heteropsis oblongifolia*, *Chrysophyllum venezuelanense*, *Beilschmiedia sulcata*, *Vantanea barbouri* y *Protium costaricense*. Una especie de Lauráceas, *Beilschmiedia pendula*, se encontró sólo aquí y en el transecto 1 (Agua Buena).

#### Transecto 9. Faldas del Cerro Brujo.

Un bosque en una ladera a 400 m de altitud, con topografía ondulada y una considerable densidad de árboles del subbosque. Algunas especies observadas sólo en este transecto son: *Pleurothyrium pauciflorum*, *Pleurothyrium golfovulcensis*, *Besleria trichostegia*, *Calatola costaricensis*, *Raritebe panamensis*, *Chionanthus domingensis* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Una especie nueva de *Rudgea* se encontró en este lugar y en Agua Buena. *Ocotea insularis* se observó aquí y en los transectos 8 y 10; es decir, en la parte norte de la Reserva Forestal y en Esquinas, Golfito. *Rupiliocarpon caracolito*, una especie arbórea descrita recientemente, con afinidades taxonómicas todavía no entendidas (probablemente Lepidobotryaceae, una familia paleotropical; K. Thomsen, en prep.) apareció en puntos aleatorios sólo en el transecto 9, pero se vio también en Mogos y en Agua Buena. Una especie de helecho arborescente, *Cyathea multiflora*, es frecuente en este bosque.

#### Transecto 10. Esquinas, Golfito.

Esta zona presenta una topografía muy variada: lomas, riachuelos con cauces profundos, laderas con pendientes fuertes o atenuadas y áreas con influencia de los vientos o protegidas de éstos. El sitio de estudio se halla en la Fila Golfito, entre 100 y 150 m de altitud, cerca del Río Esquinas. Es una ladera arcillosa junto al lecho de un riachuelo, con un sotobosque muy denso y numerosos claros. Allí son comunes: *Faramea sessifolia*,

*Machysia ferruginea* y *Asterogyne martiana*. Las especies observadas solamente en este sitio son: *Bactris hondurensis*, *Paulinia rugosa*, *Tococa guianensis*, *Ossaea macrophylla*, *Piper guarianum*, *Anaxagorea crassipetala*, *Ardisia dunlapiana* y *Lecythis mesophylla*. Además, *Pithecellobium latifolium*, un arbólito fabáceo que crece en bosques anegados de la Zona Atlántica, se encontró en laderas arcillosas de Mogos y Esquinas que nunca sufren inundación; éste es un caso idéntico al de *Prioria capaifera*, otra especie fabácea, presente en el transecto 1.

### B) RESULTADOS DEL ANALISIS DE DATOS.

Se estudió un total de 319 especies en el sotobosque. Las especies en la muestra total de 1060 plantas terrestres, con altura mayor o igual que 1 m y DAP menor que 10 cm, pertenecen a 71 familias (Cuadro 1). De éstas, 29 familias (41 %) están representadas por una sola especie; 27 familias (38 %), representadas por 2 a 5 especies; 5 familias (7 %), por 6 a 10 especies, y 10 familias (14 %), por más de 10 especies. Las siguientes 11 familias poseen el 56 % de las 319 especies registradas: Rubiaceae (36 especies), Fabaceae *sensu lato* (23 especies), Sapotaceae (17 especies), Lauraceae (16 especies), Melastomataceae (15 especies), Arecaceae (15 especies), Piperaceae (14 especies), Moraceae (11 especies), Clusiaceae (11 especies), Annonaceae (11 especies) y Myrtaceae (10 especies). Las familias restantes aparecieron con menos de 10 especies en este estudio (Cuadro 1). De las 71 familias, 66 son dicotiledóneas, 4 son monocotiledóneas (Araceae, Arecaceae, Costaceae y Heliconiaceae) y una es pteridofita (Cyatheaceae). Una lista de los géneros y las especies determinados se encuentra en el Apéndice 2. Esta lista abarca cerca de un 90 % de las especies recolectadas en el sotobosque, para este estudio.

En el sotobosque, las especies más frecuentes y con mayor número de plantas por especie, son las siguientes (orden descendente): *Symphonia globulifera*, *Carapa guianensis*, *Compsoneura sprucei*, *Brosimum guianense*, *Asterogyne martiana*, *Licaria cufodontisii*, *Mouriri cyphocarpa*, *Otoba novogranatensis*,

**CUADRO 1:** Familias de plantas en el sotobosque, ordenadas según el número de especies (#) en cada una. Zona del Golfo Dulce, Costa Rica. 1990 - 1991.

FAMILIA	#	especies	FAMILIA	#
1. Rubiaceae	36	diversas	37. Polygonaceae	2
2. Fabaceae (s.l.)	23		38. Proteaceae	2
3. Sapotaceae	17	Frutales	39. Quiinaceae	2
4. Lauraceae	16		40. Simaroubaceae	2
5. Melastomataceae	15	Arborescentes	41. Solanaceae	2
6. Arecaceae	15		42. Tiliaceae	2
7. Piperaceae	14		43. Anacardiaceae	2
8. Moraceae	11		44. Araceae	2
9. Clusiaceae	11	diferentes	45. Araliaceae	2
10. Annonaceae	11		46. Bignoniaceae	2
11. Myrtaceae	10	arborescentes	47. Bombacaceae	2
12. Flacourtiaceae	9		48. Capparidaceae	1
13. Meliaceae	7	arborescentes	49. Cecropiaceae	1
14. Euphorbiaceae	6		50. Celastraceae	2
15. Myrsinaceae	6	arborescentes	51. Combretaceae	2
16. Malpighiaceae	5		52. Connaraceae	2
17. Violaceae	5	diferentes	53. Cyatheaceae	2
18. Olacaceae	5		54. Dichapetalaceae	2
19. Acanthaceae	4	varias	55. Erythroxylaceae	2
20. Apocynaceae	4		56. Heliconiaceae	2
21. Boraginaceae	4	de flores azules	57. Humiriaceae	2
22. Burseraceae	4		58. Lacistemaee	2
23. Chrysobalanaceae	4		59. Lamiaceae	2
24. Lecythidaceae	4		60. Magnoliaceae	2
25. Myristicaceae	4	arborescentes	61. Malvaceae	2
26. Sapindaceae	4		62. Menispermaceae	2
27. Gesneriaceae	3	arborescentes	63. Ochnaceae	2
28. Monimiaceae	3		64. Oleaceae	2
29. Sabiaceae	3	arborescentes	65. Rhizophoraceae	2
30. Vochysiaceae	3		66. Rutaceae	2
31. Costaceae	2	arborescentes	67. Sterculiaceae	2
32. Elaeocarpaceae	2		68. Theaceae	2
33. Hippocrateaceae	2	arborescentes	69. Theophrastaceae	2
34. Icacinaceae	2		70. Ulmaceae	2
35. Loganiaceae	2	arborescentes	71. Urticaceae	1
36. Nyctaginaceae	2			

sp. 21 más plantas que han aparecido.

Algunas se han visto raras, o no se han visto

antes (Cuadro 2).

La mayor densidad de arbustos arbóreos se ha visto en el

*Brosimum lactescens*, *Socratea exorrhiza*, *Brosimum utile*, *Borojoa panamensis* y *Tapirira myriantha*. De las 13 especies anteriores, sólo la palma *Asterogyne* no es arbórea. Además de los géneros anteriores, pertenecientes a diversas familias (Apéndice 2), los géneros *Psychotria*, *Piper*, *Bactris* y *Miconia* son muy frecuentes en el sotobosque; los dos primeros fueron los más diversos.

Se nota una diferencia importante entre árboles y sotobosque en cuanto a densidad. En los datos de árboles, los valores casi no se traslapan, excepto en los transectos 7 y 8 (Cuadro 2), al contrario de lo que se observa con las densidades en el sotobosque (Cuadro 3). Esta diferencia se hace evidente al comparar las Figs. 9 y 10. Así, los sitios difieren más, unos a otros, en cuanto a densidad de árboles que en cuanto a densidad en el sotobosque.

En los transectos 1 y 5, el sotobosque tiene densidades semejantes; lo mismo se observa en los transectos 6 y 8 por un lado, y 7 y 10 por el otro (éstos dos últimos tienen los valores más grandes: entre 41 mil y 42 mil plantas por hectárea) (Cuadro 3). El error estándar varía entre estos pares de sitios; sin embargo, existe un traslape evidente de los valores calculados. La densidad más baja en el sotobosque corresponde al transecto 2, con ca. 21 mil plantas por ha. Además, los transectos 2, 4 y 9 presentan valores diferentes, sin traslape con los otros transectos (Cuadro 3).

La menor densidad de árboles (1722/ha.) se observó en el

**CUADRO 2:** Densidad de árboles (árboles/ha.), según el método de cuadrantes alrededor de un punto y la fórmula de Pollard (1971, citado por Krebs 1989). Región del Golfo Dulce.

TRANSECTOR / LUGAR	DENSIDAD	ERROR ESTANDAR
1. Agua Buena, Rincón	2304	22
2. La Jilba, Jiménez	2968	42
4. Piro, Jiménez	2102	30
5. Rancho Quemado	2738	50
6. Mogos, Sierpe	1722	31
7. Bajo de San Juan	3398	72
8. Faldas Cerro Chocuaco	3459	74
9. Faldas C.Brujo	4188	107
10. Esquinas, Golfito	2504	64
PROMEDIO:	2820	55

**CUADRO 3:** Densidad en el sotobosque (plantas por hectárea), según el método de cuadrantes alrededor de un punto y la fórmula de Pollard (1971, citado por Krebs 1989). Región del Golfo Dulce.

TRANSECTOR / LUGAR	DENSIDAD	ERROR ESTANDAR
1. Agua Buena, Rincón	34861	338
2. La Jilba, Jiménez	21758	311
4. Piro, Jiménez	26320	371
5. Rancho Quemado	34916	635
6. Mogos, Sierpe	24814	451
7. Bajo de San Juan	42292	900
8. Faldas Cerro Chocuaco	24286	517
9. Faldas C.Brujo	38642	991
10. Esquinas, Golfito	41244	1058
PROMEDIO:	32126	619

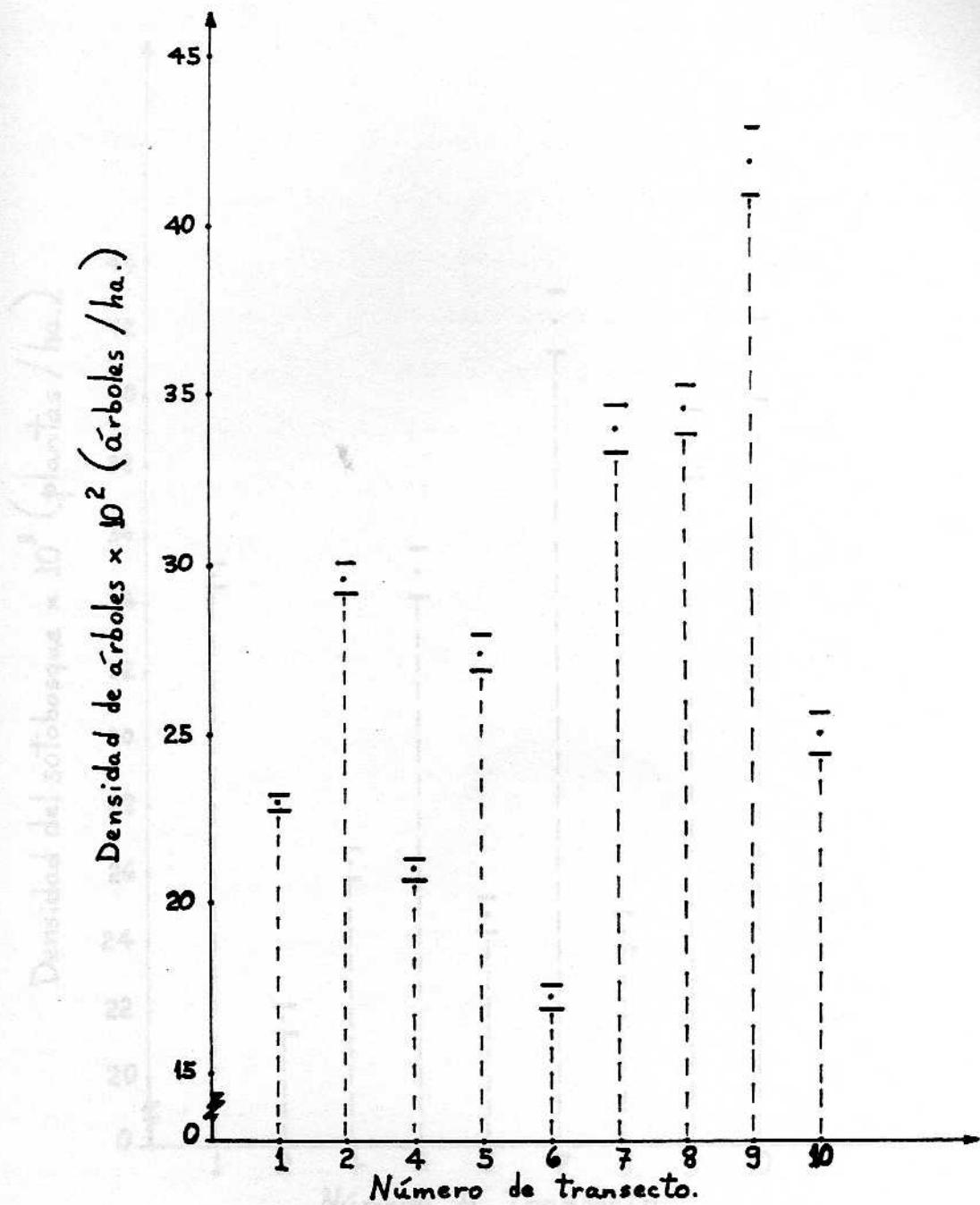


Fig. 9. Densidad de árboles, según la fórmula de Pollard (citado por Krebs 1989), con el ámbito del error estándar (rayas horizontales). Ver el texto.

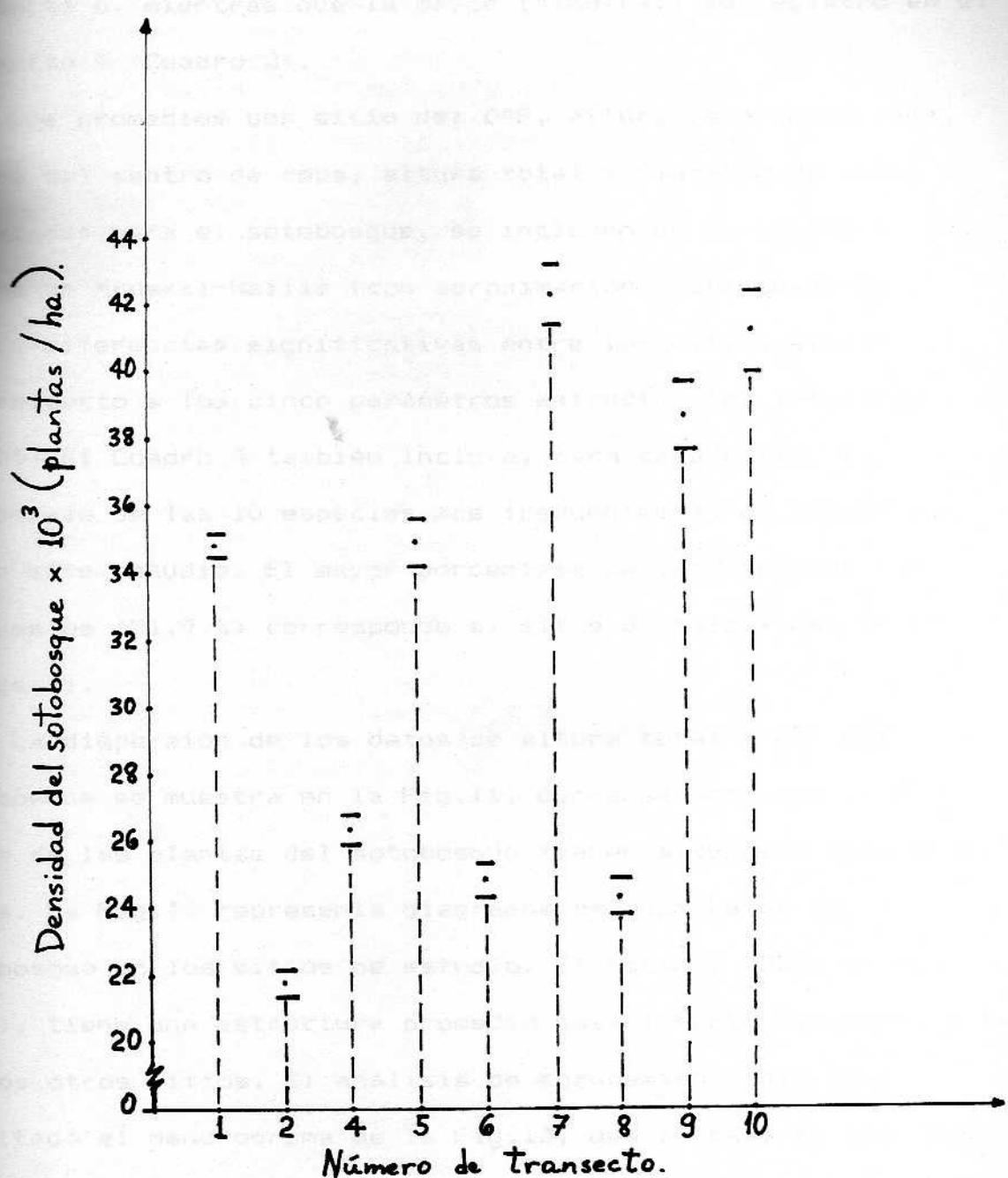


Fig.10. Densidad del sotobosque, según la fórmula de Pollard (citado por Krebs 1989), con el ámbito del error estándar (rayas horizontales). Ver el texto.

transecto 6, mientras que la mayor (4188/ha.) se registró en el transecto 9 (Cuadro 2).

Los promedios por sitio del DAP, altura de primera rama, altura del centro de copa, altura total y diámetro de copa, calculados para el sotobosque, se incluyen en el Cuadro 4. Una prueba de Kruskal-Wallis (con aproximación a chi-cuadrado), indicó diferencias significativas entre los sitios estudiados, con respecto a los cinco parámetros estructurales mencionados ( $p < 0.05$ ). El Cuadro 4 también incluye, para cada sitio, el porcentaje de las 10 especies más frecuentes en el sotobosque, según este estudio. El mayor porcentaje de las especies más frecuentes (21.9 %) corresponde al sitio 8 (Faldas del Cerro Chocuaco).

La dispersión de los datos de altura total y DAP del sotobosque se muestra en la Fig.11, donde se nota que la mayor parte de las plantas del sotobosque tienen alturas y diámetros bajos. La Fig.12 representa diagramas estructurales del sotobosque en los sitios de estudio. El sitio 7 (Bajo de San Juan), tiene una estructura promedio notablemente diferente a la de los otros sitios. El análisis de agrupamiento dio como resultado el dendrograma de la Fig.13, que se basa en los datos referentes a estructura y a composición florística; el sitio 8 (Faldas del Cerro Chocuaco), es el único que se encuentra claramente separado de los otros en el dendrograma.

Por otro lado, en los Cuadros 5 y 6 se observan los resultados del análisis de diversidad, del sotobosque y de los

**CUADRO 4:** Promedios de mediciones fisionómicas del sotobosque en cada transecto y porcentaje de plantas (P) de las 10 especies más frecuentes en el estudio (*Symploca globulifera*, *Carapa guianensis*, *Compsoneura sprucei*, *Brosimum guianense*, *Asterogyne martiana*, *Licaria cufodontisii*, *Mouriri cyphocarpa*, *Otoba novogranatensis*, *Brosimum lactescens* y *Socratea exorrhiza*). \*

TRA	DAP	la. rama	Cent-copa	Altura	Diám-copa	P
1	1.67	1.33	2.10	2.60	0.99	13.8
2	2.03	1.80	2.56	3.29	1.24	16.8
4	1.61	1.47	2.05	2.65	1.32	16.0
5	1.99	1.32	2.18	2.84	1.06	14.3
6	2.28	1.83	2.74	3.53	1.27	15.2
7	1.39	1.19	1.85	2.58	2.32	13.5
8	1.95	1.75	2.45	3.24	1.68	21.9
9	2.22	1.63	2.39	3.11	2.16	12.5
10	1.86	1.44	2.00	2.68	1.73	15.0
<hr/>						
<b>VALOR</b>						
CON-	1.86	1.52	2.26	2.92	1.43	15.0
JUNTO						

\* TRA = transecto, DAP = diámetro a altura de pecho (cm), la. rama = altura de la primera rama (m), Cent-copa = altura del centro de copa (m), Diám-copa = diámetro de copa (m).

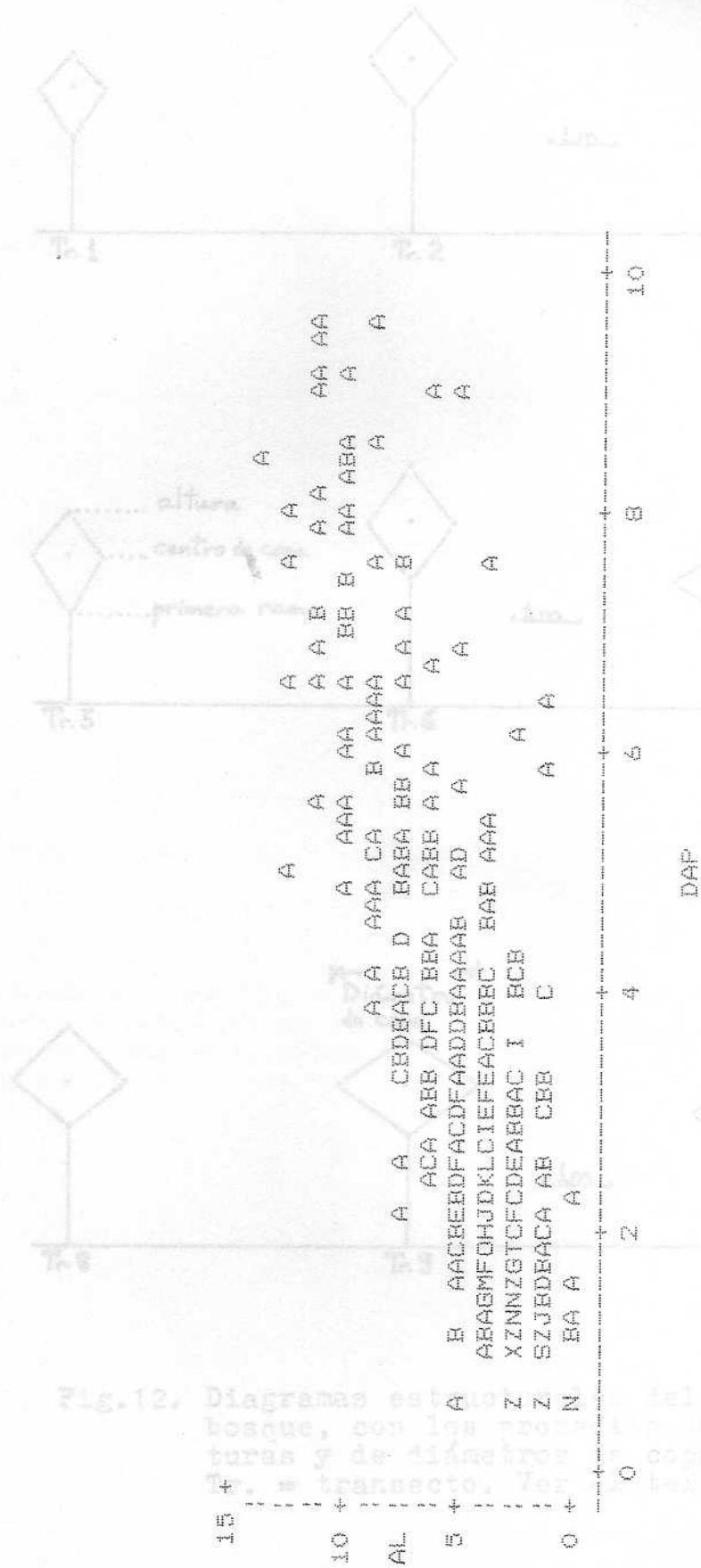


Fig. 12. Diagramas estandarizados de los diámetros a la altura total (AL) y de diámetros a la altura del pecho (DAP), con los totales de las plantas del sotobosque, en 9 sitios de la región del Golfo Dulce.

Fig. 11. Gráfico de dispersión de la altura total (AL) y del diámetro a altura de pecho (DAP), de las plantas del sotobosque, en 9 sitios de la región del Golfo Dulce.  
 A = 1 observación; B = 2 observaciones, etc.  
 Programa estadístico SAS.

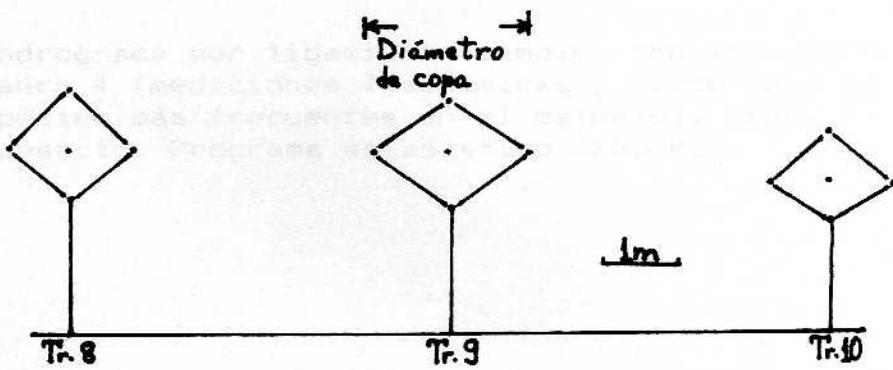
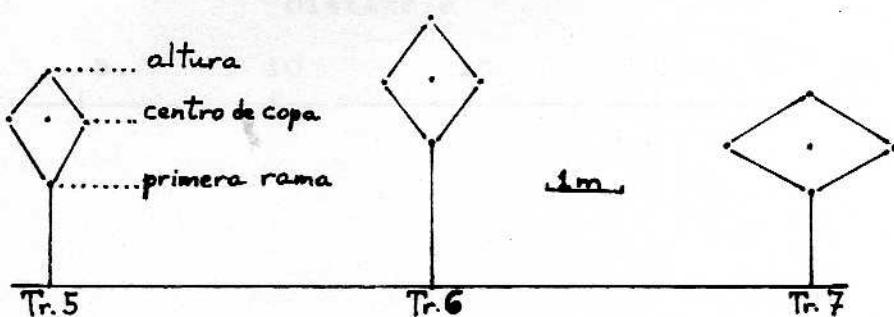
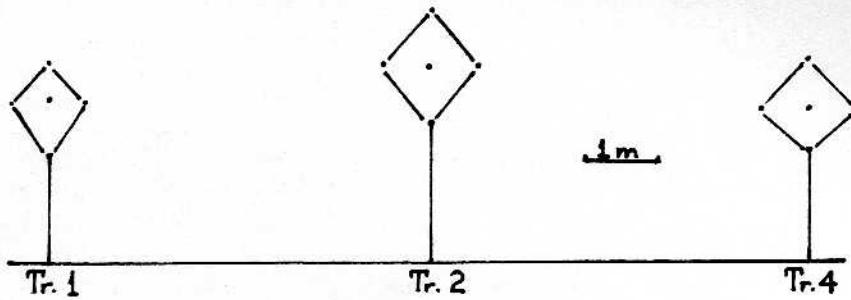
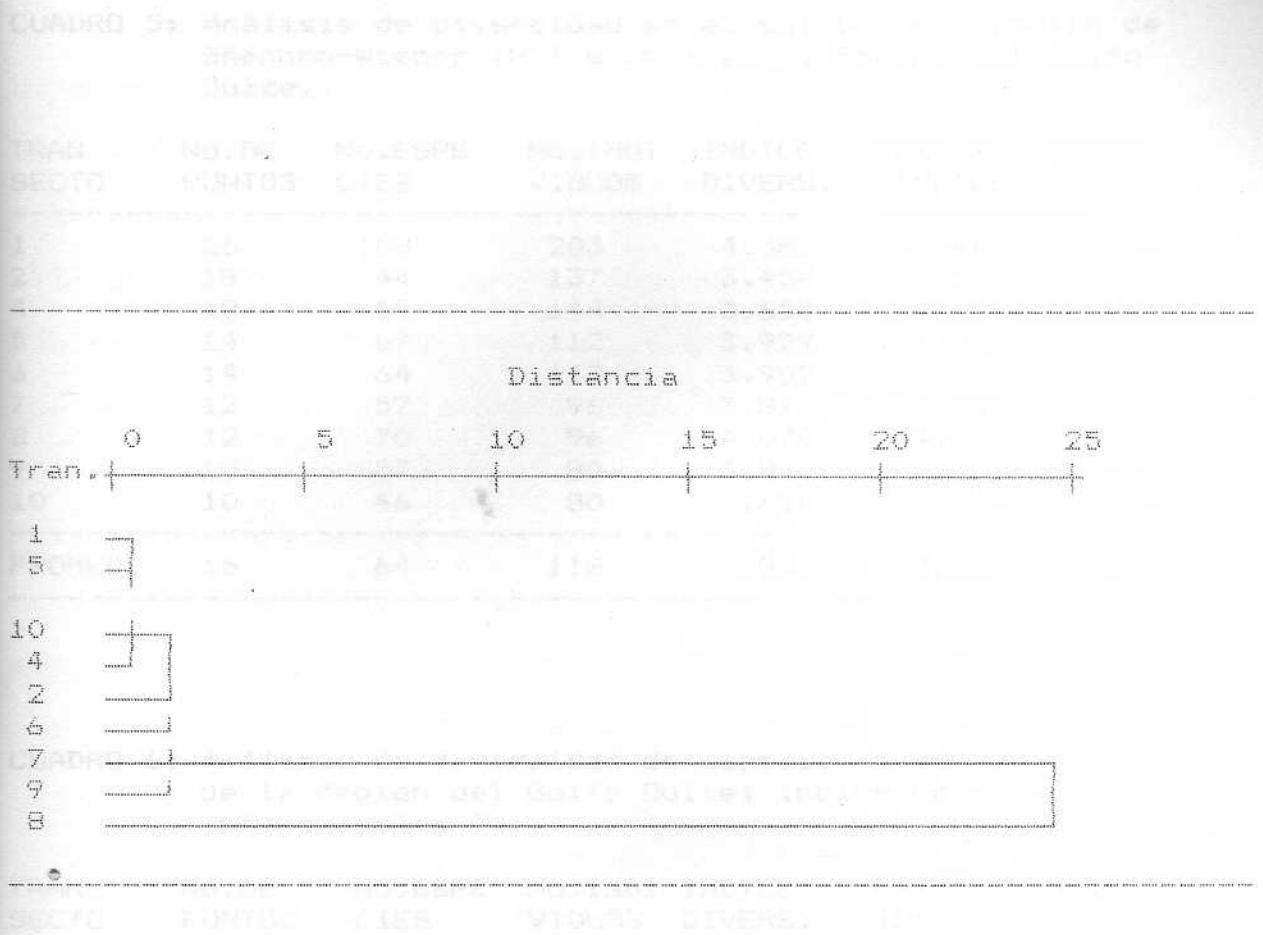


Fig. 12. Diagramas estructurales del sotobosque, con los promedios de alturas y de diámetros de copa.  
Tr. = transecto. Ver el texto.



**CUADRO 5:** Análisis de diversidad en el sotobosque; índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) e índice J'. Región del Golfo Dulce.

TRAN SECTO	No. DE PUNTOS	No. ESPE CIES	No. INDI VIDUOS	INDICE DIVERS.	ERROR INDICE	INDICE J'
1	26	108	203	4.382	4.464	0.936
2	18	44	137	3.454	3.551	0.913
4	18	59	144	3.653	3.788	0.896
5	14	67	112	3.929	4.014	0.934
6	14	64	112	3.902	3.978	0.938
7	12	57	96	3.810	3.881	0.942
8	12	70	96	4.079	4.133	0.960
9	10	57	80	3.890	3.939	0.962
10	10	46	80	3.614	3.679	0.944
PROMED.	15	64	118	3.86	3.94	0.94

**CUADRO 6:** Análisis de diversidad de especies arbóreas en 9 sitios de la región del Golfo Dulce; índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) e índice J'.

TRAN SECTO	No. DE PUNTOS	No. ESPE CIES	No. INDI VIDUOS	INDICE DIVERS.	ERROR INDICE	INDICE J'
1	26	103	199	4.288	4.384	0.925
2	18	27	135	2.562	2.794	0.777
4	18	51	138	3.495	3.624	0.889
5	14	67	110	4.027	4.075	0.958
6	14	55	108	3.648	3.766	0.910
7	12	64	92	4.051	4.079	0.974
8	12	60	94	3.911	3.968	0.955
9	10	50	79	3.690	3.761	0.943
10	10	48	79	3.646	3.721	0.942
PROMED.	15	58	115	3.70	3.80	0.92

árboles, respectivamente. En ninguno de los casos hubo diferencias significativas entre los valores del índice de diversidad,  $H'$ , al comparar todos los pares posibles de transectos ( $p > 0.05$ , prueba t para  $H'$ , Poole 1974). Tampoco hubo diferencias apreciables en los índices de equitatividad,  $J'$ , los cuales resultaron notablemente altos (cercanos a 1); el menor de los valores,  $J' = 0.777$ , corresponde a los árboles del transecto 2 (Cuadro 6). Un enfoque de la diversidad, alternativo al índice de Shannon-Wiener, se presenta en el Cuadro 7, con el número promedio de especies por punto de muestreo en cada transecto. Dos aspectos sobresalen: a) se observan diferencias entre los sitios, y b) la abundancia de árboles puede ser igual o mayor que la del sotobosque.

La comparación de la composición florística entre los sitios de muestreo dio como resultado bajos porcentajes de similitud de especies, tanto en árboles como en sotobosque (Cuadro 8). La menor similitud (3 %) se observó entre los transectos 2 y 7, mientras que la mayor (21 %) se registró entre los transectos 6 y 10.

Con respecto a árboles, los porcentajes de similitud de especies son muy semejantes a los del sotobosque; por ejemplo, 7 % entre los transectos 2 y 5, y 10 % entre los transectos 2 y 4.

**CUADRO 7:** Número promedio de especies por punto de muestreo en los transectos. Incluye árboles y sotobosque. Región del Golfo Dulce.

TRAN SECTO	No. DE PUNTOS	No. ESPEC. ARBOLES	Especies/ punto	No. ESPEC. SOTOBOSQUE	Especies/ punto
1	26	103	4.0	108	4.2
2	18	27	1.5	44	2.4
4	18	51	2.8	59	3.3
5	14	67	4.8	67	4.8
6	14	55	3.9	64	4.6
7	12	64	5.3	57	4.8
8	12	60	5.0	70	5.8
9	10	50	5.0	57	5.7
10	10	48	4.8	46	4.6
<b>Promed.</b>	15	58	4.1	64	4.5

sotobosque. Son comunes las familias Fabaceas,

Melastomaceas, Rubiaceas, Melastomataceas y Piperaceas.

Se observó una alta diversidad de especies de arbustos que no son árboles.

**CUADRO 8:** Porcentaje de especies compartidas entre transectos. Sotobosque de la región del Golfo Dulce. 1990-1991.

TRAN	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	-	8.6	11.3	14.4	13.2	12.2	15.6	9.3	7.7	
2	-	-	12.0	6.0	6.9	3.0	3.6	3.0	6.0	
4	-	-	-	9.6	7.0	6.4	8.4	4.5	5.0	
5	-	-	-	-	12.0	8.8	7.0	5.0	3.7	
6	-	-	-	-	-	6.1	4.7	3.4	21.0	
7	-	-	-	-	-	-	12.0	5.6	10.8	
8	-	-	-	-	-	-	-	6.7	10.5	
9	-	-	-	-	-	-	-	-	10.8	

entretransectos no comparten las siguientes especies:

en el porcentaje de 0%:

En el sotobosque de Gd. La familia Fabaceas es el mayor

## ESTUDIO DE DIVERSIDAD EN EL SOTOBOSQUE DISCUSION

## COMPOSICION FLORISTICA:

Entre las familias de plantas con mayor número de especies en el sotobosque, sobresalen en este estudio Fabaceae, Sapotaceae y Lauraceae. En el sotobosque de esta región, las especies arbóreas parecen estar mejor representadas que en otros bosques neotropicales, como La Selva (Opler et al. 1980), Barro Colorado (Gentry & Emmons 1987) y Río Palenque (Gentry & Dodson 1987), donde las familias de plantas terrestres más comunes en el sotobosque, son también las más frecuentes en ambientes alterados (v.g., Rubiaceae, Melastomataceae y Piperaceae, con mayor número de especies de arbustos que de árboles). Numerosas familias de árboles, con pocos individuos y pocas especies, están representadas en el sotobosque. Sin embargo, K. Thomsen (en prep.), en una parcela de 4 has. establecida en Rincón de Osa, encontró que el sotobosque difiere considerablemente del dosal superior con respecto a la composición de especies; de los árboles del sotobosque entre 10 y 30 cm de DAP, sólo 5 se encuentran entre las 25 especies de árboles ( $DAP > 30$  cm) con mayor área basal. Además, según Thomsen, de 140 especies del sotobosque, sólo 54 (39 %) se encuentran entre los árboles grandes. Obsérvese que Thomsen no tomó en cuenta las plantas con  $DAP < 10$  cm, de modo que sus resultados sobre el sotobosque, se refieren a un conjunto de plantas con DAP superior al considerado en el presente estudio.

En el sotobosque de Osa, la familia Rubiaceae posee el mayor

número de especies, como es típico en los bosques neotropicales lluviosos. En La Selva de Sarapiquí (Opler et al. 1980), tres familias constituyen el 76 % de las especies de arbustos y arbolitos; éstas son: Rubiaceae, Piperaceae y Melastomataceae. En cuanto a número de especies, en La Selva los géneros *Piper* y *Psychotria* son los más diversos (al igual que en Osa), mientras que *Miconia* está en cuarto lugar (Hammel 1990). Las familias Piperaceae y Melastomataceae son importantes también en la región del Golfo Dulce, aunque no se encuentran entre las cuatro familias más numerosas (Cuadro 1).

Entre las especies del sotobosque incluidas en el Apéndice 2, algunas sobresalen por su escasa representación en los herbarios nacionales (CR Y USJ) (e.g., *Ardisia dunlapiana*, *Cordia liebmingeri*, *Dussia macrophyllata*, *Garcinia magnifolia*, *Micropholis venulosa*, *Swartzia amplifolia*, *Tococa guianensis* y *Virola nobilis*), por ser especies descritas recientemente o en proceso de descripción (e.g., *Coussarea psychotrioides*, *Pleurothyrium pauciflorum* sp. nova y *Rudgea* sp. nova), por tratarse de especies no recolectadas antes en la zona del Golfo Dulce (e.g., *Beilschmiedia pendula*, *Beilschmiedia sulcata*, *Inga tonduzii*, *Panopsis suaveolens*, *Pithecellobium latifolium*, *Roupala montana*, *Stauranthus perforatus* y *Unonopsis panamensis*), o bien por ser especies endémicas en el Pacífico lluvioso de Costa Rica (e.g., *Batocarpus costaricensis*, *Copaifera camibar*, *Pleurothyrium golfdulcensis* y *Ternstroemia multiovulata*).

En La Selva, un 75 % de las especies de 6 familias

(Cecropiaceae, Clusiaceae, Cyathophyllaceae, Lauraceae, Marantaceae y Moraceae) estudiadas por Hammel (1986), estaban representadas por pocos individuos o pocas poblaciones pequeñas, de modo similar a lo observado en los bosques de Osa en este estudio. Además, Hammel (1986) presenta los porcentajes de especies de esas familias compartidas por diferentes bosques neotropicales, separados por distancias relativamente grandes si se comparan con las distancias en Osa (Fig. 2); así, La Selva de Sarapiquí y la Isla Barro Colorado en Panamá, comparten el 71 % de los géneros y el 30 % de las especies; La Selva y Río Palenque, Ecuador, comparten el 59 % de los géneros y el 23 % de las especies, en tanto que los 3 sitios juntos comparten el 51 % de los géneros y el 15 % de las especies. En términos generales, estos porcentajes son mayores que los obtenidos al comparar diversos sitios de la región del Golfo Dulce (Cuadro 8). De acuerdo con lo anterior, si se supone que el sotobosque representa las tendencias globales del bosque neotropical, entonces podemos argumentar que las diferencias florísticas entre sitios cercanos pueden ser mayores que las diferencias observadas entre áreas más lejanas. Allen (1956) había observado esta tendencia, en el bosque tropical lluvioso. Sin embargo, un requisito muy importante para probar esta hipótesis es un muestreo adecuado y eficaz.

En el sotobosque de Osa, las palmas (Arecáceas) son muy comunes, mientras que en el dosel *Carapa guianensis* es uno de los árboles más comunes; en estas dos características se asemejan los bosques de Osa y de La Selva (cf. Opler et al. 1980, Sawyer &

Lindsey 1971).

Entre las palmas del sotobosque, los géneros más comunes en Osa son *Asterogyne*, *Bactris* y *Geonoma*. La suita, *Asterogyne martiana*, sobresale por su abundancia en numerosos sitios de la península. Chazdon & Cortés (1980) encontraron hasta 13 plántulas por metro cuadrado, muy cerca de la planta madre. Para explicar el éxito de esta especie en el bosque tropical muy lluvioso, Raich (1983) propuso que la estructura de estas plantas es como una trampa de nutrientes del agua y la materia orgánica que caen en su copa; estos compuestos pueden bajar por el tallo hasta las raíces, donde serán absorbidos. Así, la especie crece en suelos pobres en nutrientes, con relativa facilidad.

Otra especie de palma frecuente en la zona es *Welfia georgii* Wendl. ex Burret; especialmente en los bosques de Mogos, al norte de la Península de Osa. Alcanza entre 8 y 20 m de altura, tiene semillas dispersadas por mamíferos y necesita claros pequeños para crecer. Esta especie, al igual que otras palmas del subdosal, contribuye en gran medida en la estructura general del bosque y, a la vez, sufre el efecto de esta estructura en su proceso de crecimiento (Vandermeer 1977).

La ausencia del género *Cecropia* en los sotobosques estudiados, se explica por el hecho de que es más frecuente en claros grandes y en áreas alteradas recientemente por el hombre (Haber 1972, Hammel 1986).

En los bosques de la región del Golfo Dulce, las epifitas, especialmente Orquídáceas, aparentemente son menos numerosas que

en La Selva (Hammel 1986, 1990) y Río Palenque (Gentry & Dodson 1987); no obstante, se requieren inventarios completos, en parcelas de 0.1 ha., para confirmar esta observación preliminar.

Desde el punto de vista florístico, el sitio 8 (Faldas del Cerro Chocuaco) parece ser el más representativo del sotobosque en la región del Golfo Dulce, porque el porcentaje de las 10 especies más frecuentes resultó mucho mayor en este sitio (Cuadro 4). Además, este porcentaje probablemente explica que el sitio 8 se separe de los otros en el dendrograma de la Fig.13.

La identificación de especies en el sotobosque no es fácil; en muchos casos, las plantas inmaduras de una especie se confunden con las de otras especies, como ocurre en Rubiáceas y en Lauráceas. Gómez-Pompa et al. (1976) mencionan el problema de la variabilidad que presentan algunos taxones en respuesta a diversos ambientes. Si no se reconocen las especies, no se podrá estudiar apropiadamente su biología ni su capacidad regenerativa (Herwitz 1981). No obstante, el estudio florístico detallado de grupos particulares, permite distinguir las especies en una zona dada, incluso vegetativamente (cf. Hammel 1986, Opler & Waltz 1983).

#### DENSIDAD: estimaciones generales

En un bosque primario de Rincón de Osa, Sawyer & Lindsey (1971) calcularon una densidad de 503 árboles por hectárea y cerca de 17 mil plantas/ha. en el sotobosque. Estas cifras son mucho más bajas que las obtenidas en el presente estudio (Cuadros

2 y 3), quizás porque el área de estudio de Sawyer & Lindsey tenía un dosel muy cerrado (75 % de cobertura), sin claros con regeneración abundante. Estos investigadores determinaron que la especie más común en su sitio de Osa, *Virola* sp., tenía una densidad de 35 árboles / ha., que se considera un valor bajo. Sin embargo, esto es normal en un bosque con un gran número de especies.

En términos generales, la densidad de plantas, como uno de los aspectos de la estructura horizontal de un bosque (*sensu* Longman & Jenik 1987), probablemente está relacionada con el grado de desarrollo del bosque y con la autoecología de las especies. Una densidad alta en el sotobosque es evidencia de una mayor dinámica ecológica; especialmente mayor frecuencia de fenómenos como el deslizamiento de terrenos, la caída de árboles y la formación de claros. De acuerdo con Brokaw (1982), el número de claros provocados por caída de árboles aumenta a medida que el bosque madura estructuralmente, lo que favorece la colonización de especies pioneras en los bosques viejos. Longman & Jenik (1987) afirman que el bosque impenetrable es, en la mayoría de los casos, una comunidad marginal inducida por el hombre; por ello, las densidades calculadas en bosques primarios son menores que las de ambientes alterados.

#### FISONOMIA DEL SOTOBOSQUE:

Las diferencias estadísticamente significativas en la fisonomía del sotobosque, entre los 9 sitios estudiados,

constituyen una evidencia de que los bosques en la Península de Osa no son homogéneos, en cuanto a su estructura vertical (*sensu* Longman & Jenik 1987). En algunos sitios estudiados, el sotobosque posee características singulares que, a largo plazo, podrían determinar divergencias apreciables en la estructura y en la composición del bosque. No obstante, desde el punto de vista estructural, sólo el sitio 7 (Bajo de San Juan) muestra diferencias considerables (Fig.12).

En términos de conservación, las diferencias entre sitios son relevantes para proteger ambientes con hábitats diversos. En términos de manejo racional del bosque, es conveniente conocer no sólo la composición florística del bosque del futuro, sino también el desarrollo estructural de un bosque particular, que permite a determinadas especies con importancia económica crecer exitosamente. Especies como el masicarán (*Qualea paraensis*) y el nazareno (*Peltogyne purpurea*), con maderas valiosas, se observaron en el sotobosque o en claros pequeños del bosque primario; no obstante, su desarrollo en plantaciones forestales o áreas abiertas es muy deficiente (E. Ortiz, com. pers., 1991).

Es probable que muchas otras especies arbóreas y arbustivas de los bosques lluviosos de bajura muestren un comportamiento similar al del nazareno, de modo que toleran suelos pobres en ambientes naturales pero tienen serios problemas de adaptación y crecimiento en ambientes antropógenos. Un mayor conocimiento biológico permitirá aprovechar de manera racional las especies del bosque lluvioso, sobre todo en plantaciones forestales.

establecidas y administradas con amplios criterios científicos, las cuales podrían garantizar la conservación de los bosques tropicales primarios que todavía subsisten.

#### DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA:

Denslow (1980, citado por Fetcher et al. 1987) considera que la diversidad de hábitats en claros de diferentes tamaños, posiblemente explica la diversidad de especies arbóreas tropicales. Hartshorn (1980, citado por Fetcher et al. 1987) comenta que los bosques tropicales se caracterizan por tener ambientes luminosos muy variados y una gran frecuencia de caída de árboles y ramas, con una rápida regeneración. Estas características influyen notablemente en la diversidad florística, tanto en el dosel como en el sotobosque. No obstante, debe recordarse que son múltiples los factores que determinan la diversidad de especies de plantas, como la orografía, el vulcanismo reciente, la diversidad de suelos, la precipitación pluvial, los vientos, la cercanía de centros geográficos de dispersión de especies, factores bióticos, etc. (Burges 1980, Leigh 1982, Wercklé 1997).

Los índices de diversidad calculados indican una distribución relativamente homogénea de la diversidad, tanto en el sotobosque como en el dosel. Varian las familias y las especies dominantes en algunos sitios, pero los índices de diversidad no varian significativamente. En cuanto a diversidad, el sitio 2 (Finca La Jilba) es el más particular, porque allí se

registró sólo ca. un 50 % del número de especies de árboles hallados en el sitio 4, que tenía el mismo número de puntos aleatorios (Cuadro 6). Sin embargo, no se encontró diferencia estadística entre los índices de diversidad.

Además, los valores homogéneamente altos del índice J', revelan que existen pocas especies (o ninguna) claramente dominantes, tanto en el sotobosque como en el dosel. Así, en los bosques de Osa existe una notable equitatividad de especies que ocupan los hábitats del sotobosque, porque en estas condiciones quizás la mayoría de especies posee una buena capacidad competitiva. Este patrón ecológico varía cuando se altera repentinamente el equilibrio en el bosque, a través de catástrofes naturales, cambios climáticos severos o acciones antropógenas (cf. Boerboom & Wiersum 1983, Foster & Brokaw 1982, Peet et al. 1983). En los claros grandes, formados por alteración del bosque, algunas especies toleran mejor que otras las nuevas condiciones y, durante un tiempo, serán especies dominantes (*sensu* Whittaker 1965). En estos casos, un índice J' sería bajo (cercano a 0), al contrario de lo que ocurre en los bosques primarios de la región del Golfo Dulce.

El índice de abundancia, expresado como número de especies por punto (Cuadro 7), valora en cierto grado el efecto del sitio sobre la diversidad; en metodologías con puntos aleatorios podría ser un parámetro de diversidad más apropiado que el índice de Shannon-Wiener, sobre todo cuando lo que más interesa es comparar la riqueza de especies entre varios sitios.

Los bajos porcentajes de similitud calculados constituyen una evidencia de la gran diversidad de los bosques de la Península de Osa, característica del bosque tropical lluvioso. No obstante, sería conveniente analizar el mismo número de puntos aleatorios en todos los sitios, para obtener cifras definitivas. Indirectamente, una baja similitud entre sitios podría indicar que muchas especies de plantas no se distribuyen aleatoriamente en estos bosques, sino que los individuos se agrupan en determinadas áreas, como han sugerido varios investigadores (cf. Thorington et al. 1982). Numerosas especies, tales como *Psychotria valeriana*, *Eschweilera calyculata*, *Prioria copaifera*, *Hymenaea courbaril*, *Connarus panamensis* y *Piper guanacastense*, se observaron agrupadas, pero la metodología de este estudio no es apropiada para determinar la distribución espacial de las especies.

En un estudio comparativo, Bentry & Emmons (1987) encontraron que la riqueza de especies en el sotobosque de los bosques neotropicales está fuertemente correlacionada con parámetros ambientales. Así, por ejemplo, los sitios con la mayor diversidad de especies en el sotobosque (como Rio Palenque, Ecuador) tienen grandes precipitaciones a lo largo del año, estación seca corta o nula y suelos relativamente fértils. El sitio con la menor diversidad en el sotobosque (la zona de Manaos en Brasil), tiene suelos extremadamente pobres y una estación seca severa. Además, áreas con fuerte estación seca pero buenos suelos, tienen mayor número de especies en el sotobosque que los

sítios amazónicos con suelos extremadamente pobres. Las áreas con una estación seca más débil, pero todavía bien definida, y suelos buenos o moderadamente pobres (como la bajura de Corcovado, en Osá), son intermedias en diversidad. Por otro lado, Gentry & Emmons (1987) determinaron que la composición taxonómica del sotobosque varía de modo predecible con la precipitación y la fertilidad del suelo. Probablemente, estos dos elementos abióticos responden en gran medida de las diferencias florísticas observadas entre algunos bosques de la región del Golfo Dulce. Gómez (1986) señala que los suelos tienen una gran importancia para la vegetación e influyen fuertemente en la composición florística.

#### CONSIDERACIONES SOBRE METODOLOGIA:

La metodología de campo utilizada en el presente estudio (transectos con puntos laterales aleatorios; Fig.5), es más laboriosa que otras metodologías afines, lo que implica una desventaja. Incluso requiere mayor tiempo en el campo que el método estándar de la literatura, en el que no existen puntos laterales sino que el análisis de la vegetación se realiza en los puntos centrales del transecto, y en cada cuadrante se localiza y estudia una sola planta. Otra desventaja de los métodos sin parcelas, es que no se puede tener un cálculo del número de especies por área, dato muy importante para comparar sitios (cf. Gentry & Dodson 1987). El método utilizado en este estudio tiene las siguientes ventajas: a) Mayor área de bosque cubierta que en

el método estándar, debido a los puntos laterales, y b) Mayor número de plantas estudiadas en cada punto aleatorio (8 plantas; es decir, el doble que en el método común).

En términos prácticos, puede ser más conveniente una metodología como la de Gentry & Emmons (1987), que consiste de parcelas rectangulares mucho más largas que anchas. Una ventaja es que, dentro de las parcelas, se puede seleccionar un determinado tipo de vegetación para su estudio, cosa que no es posible con los métodos comunes de puntos aleatorios y plantas vecinas. En las parcelas se puede calcular: densidad, cobertura, índice de diversidad y muchos otros parámetros fitonómicos y ecológicos. El tamaño de las parcelas, al igual que el de los transectos, puede variar según los objetivos del estudio, los recursos disponibles y el tiempo.

## CONCLUSIONES

## RECOMENDACIONES

- 1) Un número considerable de especies terrestres, en el sotobosque de la Península de Osa, en orden descendente pertenece a las familias: Rubiaceae, Fabaceae, Sapotaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Arecaceae y Piperaceae. No obstante, más de 40 % de las familias de plantas observadas están representadas en este estudio por una sola especie; una característica propia de bosques con alta diversidad. Existe una abundante representación de especies arbóreas en bosques primarios de la zona del Golfo Dulce.
- 2) Un bajo porcentaje de similitud de especies entre los sitios estudiados refleja una gran diversidad florística en los bosques de la región del Golfo Dulce.
- 3) Al comparar diversas áreas con bosque primario, concluimos que varía la composición florística, pero el índice de diversidad  $H'$  no varía significativamente. El índice de equitatividad  $J'$  es alto (se acerca a 1) en todos los casos, lo cual implica que hay pocas especies numéricamente dominantes, tanto en el sotobosque como en el dosel.
- 4) Si excluimos la vegetación terrestre < 1 m de altura y las epífitas del sotobosque, la diversidad de árboles (DAP ≥ 10 cm) es de una magnitud semejante a la del sotobosque (DAP < 10 cm), en la región del Golfo Dulce.
- 5) La densidad de árboles (promedio: 2820 árboles/ha.) en la Península de Osa es más variable entre sitios que la densidad en el sotobosque (promedio: 32126 plantas/ha.).
- 6) El sotobosque en la Península de Osa tiene diferentes estructuras. Esto refleja un aspecto más de la diversidad del bosque tropical lluvioso: la diversidad fisonómica.

## LITERATURA CITADA

- Gentry, R. & H. Dodson. 1987. The Rain Forest Inventory Methodology. Flora de Puerto Rico y las Islas Adjuntas y el Mar Caribe. Barbuda, M. E., A. M. Gentry, R. Gentry, and J. L. Salazar. RECOMENDACIONES
- En estudios florísticos se recomienda:
- Antes de iniciar un análisis detallado de la flora en un bosque tropical, un inventario florístico básico, realizado previamente, facilita el reconocimiento de las especies.
  - Las parcelas de muestreo de 0.1 ha. ( $1000\text{ m}^2$ ), se han utilizado frecuentemente en bosques neotropicales y regiones muy diversas (Gentry & Dodson 1987), de modo que esta metodología es apropiada para establecer comparaciones.
  - En metodologías sin parcelas, es conveniente comparar sitios que tengan el mismo número de puntos aleatorios de muestreo, para facilitar el análisis.
  - El número de sitios para comparar debe ser bajo, en vista de la dificultad del trabajo.
  - Los métodos sin parcelas pueden ser más apropiados que los métodos con parcelas, cuando el tiempo y los recursos disponibles son factores limitantes; v.g., la evaluación ecológica de bosques inminente amenazados de destrucción por actividades humanas.
  - La utilización de fotografías aéreas o imágenes obtenidas a través de satélites, es recomendable para escoger apropiadamente los sitios de estudio y lograr un muestreo eficaz en una zona determinada.
  - En estudios florísticos del sotobosque, se debe analizar de modo especial la vegetación en los claros, para conocer el efecto de la caída de árboles y la formación de claros en la composición florística y la diversidad de los bosques tropicales.
- En estudios florísticos se recomienda:
- Efectos del régimen de fuego sobre la floración y crecimiento de plantulas en bosques tropicales de Costa Rica. Revista de Biología Tropical. Vol. 36(1).
- Foster, R. B. & M. V. da Breña. 1984. Structure and floristic composition of a cloud forest in the Andes of Ecuador. Biotropica 16(1): 1-12.
- Gentry, R. B. & H. Dodson. 1987. Flora de Puerto Rico y las Islas Adjuntas y el Mar Caribe. Barbuda, M. E., A. M. Gentry, R. Gentry, and J. L. Salazar. RECOMENDACIONES
- Florística Neotropical. 1983. Sistematica Ecológica y Composición de las Vegetaciones de Puerto Rico y las Islas Adjuntas. Telenovela. 1983.
- Gentry, R. B. & H. Dodson. 1987. Flora de Puerto Rico y las Islas Adjuntas y el Mar Caribe. Barbuda, M. E., A. M. Gentry, R. Gentry, and J. L. Salazar. RECOMENDACIONES
- Gentry, R. B. & H. Dodson. 1987. The Rain Forest Inventory Methodology. Flora de Puerto Rico y las Islas Adjuntas y el Mar Caribe. Barbuda, M. E., A. M. Gentry, R. Gentry, and J. L. Salazar. RECOMENDACIONES
- Gentry, R. B. & H. Dodson. 1987. Contribution of seedlings to species richness of a tropical rainforest in Costa Rica. *Biotropica* 19(1): 147-156.

## LITERATURA CITADA:

- Allen, P. H. 1956. The Rain Forests of Golfo Dulce. University of Florida Press. Florida, EE. UU. pp. 1, 7-8.
- Barbour, M. G., J. H. Burk & W. Pitts. 1980. Terrestrial plant ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Co. EE.UU. pp. 156-182, 202- 236.
- Boerboom, J. H. A. & K. F. Wiersum. 1983. Human impact on tropical moist forest. pp. 83-106. In: Holzner, W., M. J. A. Werger & I. Ikusima (Eds.). Man's impact on vegetation. Dr. Junk Publishers. La Haya, Holanda.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: Frequency, timing and consequences. pp.101-108. In: Leigh, E. G., A. S. Rand & D. M. Windsor (Eds.). The ecology of a tropical forest; seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- Burger, W. C. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica ? Brenesia 17: 371-388.
- Castillo, R. 1983. Geology. pp.47-62. In: Janzen, D. H. (Ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. EE.UU.
- Chazdon, R. & F. Cortés. 1980. Seedling aggregation of an understory palm, *Asteroogyne martiana*, in undisturbed mature rain forest. pp. 270-273. In: Organization for Tropical Studies (O.T.S.). Tropical Biology: An Ecological Approach. Costa Rica. Junio-agosto de 1980.
- Clark, Deborah A. & D. B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. Revista de Biología Tropical 35 (Supl.1): 41-54.
- Fletcher, N., S. F. Oberbauer, G. Rojas & B. R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento de plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Revista de Biología Tropical 35 (Supl.1): 97-110.
- Foster, R. B. & N. V. L. Brokaw. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. pp. 67-81. In: Leigh, E. G., A. S. Rand & D. M. Windsor. (Eds.). The ecology of a tropical forest; seasonal rhythms and long - term changes. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- Fundación Neotrópica. 1992. Evaluación Ecológica Rápida de la Península de Osa. Informe Final. Centro BOSCOZA / Fundación NEOTROPICA / World Wildlife Fund (W.W.F.). San José, Costa Rica. 136 p.
- Grieg-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. 3<sup>a</sup> edición. University of California Press. Studies in Ecology, vol.9. pp. 19-53.
- Gentry, A. H. & C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. Biotropica 19 (2): 149-156.

- Gentry, A. H. & L. H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19 (3): 216-227.
- Gómez, L. D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia (EUNED). San José, Costa Rica. pp. 44, 52, 53, 125, 128, 129.
- Gómez-Pompa, A., S. del Amo R., C. Vázquez-Yanes & A. Butanda Cervera. 1976. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Compañía Editorial Continental. México. pp. 8-9.
- Haber, W. A. 1972. Contribution of treefalls to diversity of tropical wet forest in lowlands of Costa Rica. pp. 58-63. In: Organization for Tropical Studies (O.T.S.). Tropical Biology: An Ecological Approach. Costa Rica. Febrero - marzo de 1972.
- Hammel, B. E. 1986. Characteristics and phytogeographical analysis of a subset of the flora of La Selva (Costa Rica). *Selbyana* 9: 149-155.
- Hammel, B. E. 1990. The distribution of diversity among families, genera, and habitat types in the La Selva Flora. pp. 75-84. In: Gentry, A. H. (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. Nueva York, EE. UU.
- Hartshorn, G. S. 1983. Plants. pp. 118-157. In: Janzen, D. H. (Ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. EE.UU.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia (EUNED). San José, Costa Rica. pp. 36.
- Herwitz, S. R. 1981. Regeneration of selected tropical tree species in Corcovado National Park, Costa Rica. University of California Press. Univ. of California Publications in Geography Vol.24. 109 p.
- Krebs, C. J. 1987. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers. EE.UU. pp. 125-169, 293-309.
- Leigh, E. G. 1982. Why are there so many kinds of tropical trees ?. pp.63-66. In: Leigh, E. G., A. S. Rand & D. M. Windsor. (Eds.). The ecology of a tropical forest; seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU. pp. 63-66.
- Longman, K. A. & J. Jenik. 1987. Tropical forest and its environment. 2a. edición. John Wiley & Sons. Nueva York, EE.UU. Impreso en Singapur. pp. 71-123.
- Opler, P. A., G. W. Frankie & H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68 (1): 167-184.
- Opler, P. A. & Sharla Waltz. 1983. Vegetative keys to the shrubby Melastomataceae and Piperaceae of Finca La Selva, Heredia Province, Costa Rica. *Brenesia* 21: 261-268.
- Peet, R. K., D. C. Glenn-Lewin & J. W. Wolf. 1983. Prediction of man's impact on plant species diversity; a challenge for vegetation science. pp. 41-54. In: Holzner, W., M. J. A. Werger & I. Ikusima. (Eds.). Man's impact on vegetation. Dr.

- and W. Junk Publishers. La Haya, Holanda.
- Poole, R. W. 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill Book Co. EE.UU. pp. 375-397.
- Raich, J. W. 1983. Understory palms as nutrient traps: A hypothesis. *Brenesia* 21: 119-129.
- Sawyer, J. O. & A. A. Lindsey. 1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. The Indiana Academy of Sciences. 214 p.
- Smith, A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros occasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.1): 111-118.
- Thorington, R. W. Jr., B. Tannenbaum, A. Tarak & R. Rudran. 1982. Distribution of trees on Barro Colorado Island: A five hectare sample. pp. 83-94. In: Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- Tosi, J. A. 1969. Mapa Ecológico de Costa Rica; según la clasificación de Zonas de Vida del Mundo de L. R. Holdridge. Escala 1 : 750 000. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.
- Wercklé, C. 1909. La subregión fitogeográfica costarricense. Sociedad Nacional de Agronomía. San José, Costa Rica. 55 p.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147 (3655): 260-260.
- Vandermeer, J. H. 1977. Notes on density dependence in *Welfia georgii* Wendl. ex Burret (Palmae), a lowland rainforest species in Costa Rica. *Brenesia* 10/11: 9-15.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. 2<sup>a</sup> edición. Prentice - Hall. EE.UU. pp. 176-179.

**APÉNDICE 1:** Fórmulas utilizadas para obtener las medidas fisionómicas del sotobosque. Ver las Figs. 6, 7 y 8.

Localización: Lluvia seca, Páramo Tilo.

Sean:  $a$  = brachio superior;  $b$  = rama,  $c$  = centro de copa,

$a$  = ángulo a la altura,  $b$  = ángulo a la base,  $c$  = ángulo al centro de copa,  $r$  = ángulo a la primera rama y  $R$  = distancia entre la planta y el observador.

Altura de la primera rama,  $P$ :

$$\begin{array}{ll} \text{Si } b \leq 0 \text{ y } r \geq 0, \text{ entonces} & P = R * (\tan b + \tan r) \\ \text{Si } b < 0 \text{ y } r < 0, \text{ entonces} & P = R * [\tan(b - r)] \\ \text{Si } b > 0, \text{ entonces} & P = R * (\tan r - \tan b) \end{array}$$

Altura del centro de copa,  $C$ :

$$\begin{array}{ll} \text{Si } b < 0 \text{ y } c \geq 0, \text{ entonces} & C = R * (\tan b + \tan c) \\ \text{Si } b < 0 \text{ y } c < 0, \text{ entonces} & C = R * [\tan(b - c)] \\ \text{Si } b > 0, \text{ entonces} & C = R * (\tan c - \tan b) \end{array}$$

Altura total de la planta,  $A$ :

$$\begin{array}{ll} \text{Si } a \geq 0 \text{ y } b \leq 0, \text{ entonces} & A = R * (\tan a + \tan b) \\ \text{Si } a < 0 \text{ y } b < 0, \text{ entonces} & A = R * [\tan(b - a)] \\ \text{Si } b > 0, \text{ entonces} & A = R * (\tan a - \tan b) \end{array}$$

Diámetro de copa,  $D$ :

Sean  $A$  y  $B$  los valores en grados.

$$\begin{array}{ll} \text{Si } B > A, \text{ entonces} & D = 2 * R * \sin [(B - A) / 2] \\ \text{Si } 180 \leq A \leq 360 \text{ y } 0 \leq B \leq 179, \text{ entonces} & \\ & D = 2 * R * \sin [(360 - A + B) / 2] \end{array}$$

*Symplocarpus foetidus* (L.) Schott

*Bauhinia mangle* (Jacq.) Merr.

*Bauhinia acuminata* (Lam.) Merr.

*Bauhinia acuminata* (Lam.) Merr.

*Bauhinia trichostegia* J. D. Smith

*Hamelia elliptica* (Vahl) Merr.

*Bixa orellana* L.

*Bixa orellana* L.

*Brosimum utile* (Lam.) Merr.

**APÉNDICE 2:** Lista de géneros y especies identificados, con sus respectivas localidades, y números de los especímenes depositados en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ).

**Localidades:** 1.Aqua Buena, Rincón; 2.La Jilba, Jiménez; 4.Piro, Jiménez; 5.Rancho Quemado; 6.Mogos, Sierpe; 7.Bajo de San Juan, Sierpe; 8.Faldas Cerro Chocuaco; 9.Faldas Cerro Brujo; 10.Esquinas, Golfito. COM = Carlos O. Morales. El nombre completo de cada familia se encuentra en el Cuadro 1.

GENERO O ESPECIE	FAMILIA	LOCALIDADES	COM EN USJ
<i>Acacia</i>	Fabac.	5	
<i>Acidoton nicaraguensis</i> (Hemsl.) Webster	Euphorb.	1,7,8	208
<i>Alseis blackiana</i> Hemsley	Rubiad.	4	180
<i>Ampelocera macrocarpa</i> Forero & A.Gentry	Ulmac.	4,6	164,371
<i>Amphirrhox longifolia</i> (St.Hil.) Sprengel	Violac.	6,10	227
<i>Amphitecna kennedyi</i> (Gentry) Gentry	Bignon.	5	488
<i>Anaxagorea crassipetala</i> Hemsley	Annonac.	10	469
<i>Ardisia compressa</i> Kunth	Myrsin.	2,5	522
<i>Ardisia dodgei</i> Standley	Myrsin.	4,8	258,463
<i>Ardisia dunlapiana</i> P. Allen	Myrsin.	10	532
<i>Ardisia pittieri</i> Mez	Myrsin.	5,9,10	240
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Muell. Arg.	Apocyn.	1,2,5,6	182
<i>Asterogyne martiana</i> (H.A.Wendl.) H.A.Wendl. ex Hemsley		1,6,8	
<i>Aulomyrcia A</i>	Myrtac.	2	560
<i>Aulomyrcia B</i>	Myrtac.	1	238
<i>Bactris hondurensis</i> Standley	Arecac.	10	242
<i>Bactris</i> spp.	Arecac.	1,2,5, 6,10	
<i>Batocarpus costaricensis</i> Standl. & L.O.Wms.	Morac.	1	225
<i>Bauhinia manca</i> Standley	Fabac.	2	202
<i>Beilschmiedia pendula</i> (Sw.) Hemsley	Laurac.	1,8	399,481
<i>Beilschmiedia sulcata</i> (Ruiz López & Pavón) Kosterm.	Laurac.	8	444
<i>Besleria trichostegia</i> J.D.Smith	Gesner.	9	396
<i>Bonafousia undulata</i> (Vahl) DC.	Apocyn.	6,7,10	508
<i>Borojoa atlantica</i> Dwyer	Rubiad.	1,4	171,172
<i>Borojoa panamensis</i> Dwyer	Rubiad.	1,2,6, 7,8	199, 223,436
<i>Brosimum costaricanum</i> Liebm.	Morac.	1,2,4	162
<i>Brosimum guianense</i> (Aublet) Huber	Morac.	1,2,4,6, 8,10	448
<i>Brosimum lactescens</i> (Moore) Berg	Morac.	2,4,5, 8,10	
<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Pittieri	Morac.	1,4,6,7	

<i>Bunchosia cornifolia</i> Kunth	Malpigh.	1,7,8	206
<i>Bunchosia macrophylla</i> Rose ex J.D.Smith	Malpigh.	1,4	
<i>Calatola costaricensis</i> Standley	Icacina.	9	397
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiac.	1,2,8	
<i>Calophyllum longifolium</i> Willd. -cf.	Clusiac.	2	376
<i>Calycolpus warszewiczianus</i> Berg -cf.	Myrtac.	7	213
<i>Calyptranthes chytraculia</i> (L.) Sw. var. <i>americana</i> McVaugh	Myrtac.	2,7	458,470
<i>Capparis cynophallophora</i> L. <i>ssp. isthmensis</i> (Eichl.) Iltis	Capparid.	4	185
<i>Carapa guianensis</i> Aublet	Meliac.	1,2,5,6, 7,8,10	
<i>Carpotroche platyptera</i> Pittier	Flacour.	6	
<i>Caryodaphnopsis burgeri</i> Zamora & Poveda	Laurac.	1	211
<i>Casearia A</i>	Flacour.	2	442
<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	Flacour.	8	
<i>Casearia tacanensis</i> Lundell -cf.	Flacour.	6	
<i>Cassipourea guianensis</i> Aublet	Rhizoph.	5,6	
<i>Cestrum megalophyllum</i> Dunal	Solanac.	9	
<i>Chamaedorea</i>	Arecac.	9	530
<i>Chimarrhis latifolia</i> Standley	Rubiac.	4,5	
<i>Chionanthus domingensis</i> Lam.	Oleac.	9	468
<i>Chione sylvicola</i> (Standl.) Burger	Rubiac.	1,2	439
<i>Chomelia panamensis</i> (Standl.) Dwyer	Rubiac.	2	374
<i>Chrysophyllum</i>	Sapotac.	6	510
<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) <i>Penningtonii</i> Pennington	Sapotac.	8	516
<i>Clavija costaricana</i> Pittier	Theophr.	4	
<i>Clidemia densiflora</i> (Standl.) Gleason	Melast.	7,9,10	
<i>Coccoloba</i>	Polygon.	1	454
<i>Coccoloba belizensis</i> Standley	Polygon.	8	246
<i>Compsoneura sprucei</i> (A.DC.) Warb.	Myrist.	1,4,5,7, 8,9	
<i>Connarus panamensis</i> Griseb.	Connara.	2	373
<i>Copaifera camibar</i> Poveda, Zamora & <i>P. Sánchez</i>	Fabac.	6	486
<i>Cordia A</i>	Boragin.	5	170
<i>Cordia B</i>	Boragin.	1,8	483,484
<i>Cordia liesneri</i> J. S. Miller	Boragin.	6	485
<i>Costus</i>	Costac.	9	
<i>Costus lima</i> Schumann -cf.	Costac.	10	
<i>Coussarea caroliana</i> Standley	Rubiac.	8	437
<i>Coussarea hondensis</i> (Standl.) C.Taylor & <i>Horstia ciliata</i> W.Burger	Rubiac.	5,9	
<i>Coussarea nigrescens</i> C.Taylor -aff.	Rubiac.	9	495
<i>Coussarea psychotrioides</i> C. Taylor & <i>Melcosma psychotricha</i> Hammel	Rubiac.	7,8	187,435
<i>Coussarea talamanicana</i> Standley	Rubiac.	6	
<i>Croton schiedeanus</i> Schidl.	Euphorb.	5,6,7,8	197
<i>Cryosophila albida</i> Bartlett	Arecac.	5	
<i>Cuervea kappleriana</i> (Miq.) A.C.Smith	Hippocr.	2	467

<i>Cyathea multiflora</i> J.E.Smith		<i>Cyathea.</i>	9	462
<i>Dendrobaenia boliviensis</i> Rusby		<i>Icacinac.</i>	1	456
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Araliac.	1,5,6,10		231
<i>Desmopsis</i>		<i>Annonac.</i>	9	
<i>Desmopsis schippii</i> Standley		<i>Annonac.</i>	5	487
<i>Dichapetalum axillare</i> Woodson		<i>Dichapet.</i>	1,8,9	
<i>Duguetia panamensis</i> Standley		<i>Annonac.</i>	2,4	175,183
<i>Duroia costaricensis</i> Standley		<i>Rubiac.</i>	5,6,	
			8,10	230,379
<i>Dussia cuscatlanica</i> (Standl.) Standl. &				
	Steyermark	<i>Fabac.</i>	4	
<i>Dussia macrophyllata</i> (J.D.Smith)				
	Harms	<i>Fabac.</i>	1	190
<i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav.		<i>Erythro.</i>	5,6	239
<i>Eschweilera calyculata</i> Pittier		<i>Lecythid.</i>	2,6	173
<i>Eschweilera neei</i> Mori		<i>Lecythid.</i>	1,8	461,492
<i>Eugenia</i>		<i>Myrtac.</i>	4	
<i>Eugenia glanduloso-punctata</i> Sánchez &				
	Poveda	<i>Myrtac.</i>	4	177
<i>Eugenia oerstediana</i> Berg		<i>Myrtac.</i>	4	179
<i>Euphorbia elata</i> Brandegee		<i>Euphorb.</i>	1	203
<i>Faramea</i>		<i>Rubiac.</i>	5	536
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) Rich.		<i>Rubiac.</i>	1,5,6	
<i>Faramea sessifolia</i> P.H.Allen		<i>Rubiac.</i>	1,6,8,10	402
<i>Faramea suerrensis</i> J. D. Smith		<i>Rubiac.</i>	9,10	193
<i>Garcinia macrophylla</i> C. Martius -cf.		<i>Clusiac.</i>	9	525
<i>Garcinia madruno</i> (Kunth) Hammel		<i>Clusiac.</i>	2,4	198
<i>Garcinia magnifolia</i> (Pittier) Hammel		<i>Clusiac.</i>	1	529
<i>Geonoma</i>		<i>Arecac.</i>	9	534
<i>Geonoma congesta</i> H.A. Wendl. ex Spruce		<i>Arecac.</i>	6,7,9,10	
<i>Geonoma scoparia</i> Grayum & de Nevers cf.		<i>Arecac.</i>	6	538
<i>Gloeospermum diversipetalum</i> L.O.Wms.		<i>Violac.</i>	4,5	
<i>Goethalsia meiantha</i> (J.D.Smith) Burret		<i>Tiliac.</i>	1	
<i>Gonzalagunia rufa</i> (Standl.) Standl.		<i>Rubiac.</i>	7	222
<i>Guapira costaricana</i> (Standl.) Woodson		<i>Nyctag.</i>	7,9	207
<i>Guarea</i>		<i>Meliac.</i>	1,7	440,441
<i>Guarea glabra</i> Vahl		<i>Meliac.</i>	4,8	178
<i>Guarea kunthiana</i> Adr.Juss.		<i>Meliac.</i>	1,4,8	160
<i>Guatteria</i>		<i>Annonac.</i>	1,7	479
<i>Guatteria amplifolia</i> Triana & Planchon		<i>Annonac.</i>	4,6,9,10	163
<i>Guettarda foliacea</i> Standley		<i>Rubiac.</i>	5	403
<i>Heisteria</i>		<i>Olacac.</i>	8	
<i>Heisteria acuminata</i> (H. & B.) Engler		<i>Olacac.</i>	1	
<i>Heisteria concinna</i> Standley -cf.		<i>Olacac.</i>	2,4,6	
<i>Heisteria costaricensis</i> J. D. Smith		<i>Olacac.</i>	5	533
<i>Heisteria cyanocarpa</i> Poeppig		<i>Olacac.</i>	1,2	
<i>Heisteria macrophylla</i> Oersted		<i>Olacac.</i>	2,4	181
<i>Heliconia pogonantha</i> Cufodontis -aff.		<i>Helicon.</i>	1	
<i>Henriettea cuneata</i> (Standl.) L.O.Wms.		<i>Melasto.</i>	1,9	254,255
<i>Henriettea tuberculosa</i> (J.D.Smith)		<i>Melasto.</i>	1,5,6	
<i>Houterzia myrsinoides</i> L.O.Wms.		<i>Melasto.</i>	8,10	226
<i>Heteropsis oblongifolia</i> Kunth		<i>Araceae</i>	8	247

<i>Hirtella lemsii</i> L.O.Wms. & Prance	Chrysob.	7	216
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	Chrysob.	2,7	209
<i>Hyperbaena leptobotryosa</i> (J.D.Smith)			
Standley	Menispe.	4	165, 367
<i>Inga A</i> <i>nicaraguensis</i> Standley	Fabac.	2	
<i>Inga B</i> sp. nova Standley	Fabac.	1,5	451
<i>Inga acuminata</i> Benth.	Fabac.	1,5	380
<i>Inga densiflora</i> Benth. -aff	Fabac.	1	452
<i>Inga fagifolia</i> (L.) Willd.	Fabac.	1	251
<i>Inga pezizifera</i> Benth.	Fabac.	5	260
<i>Inga portobellensis</i> Willd.	Fabac.	6	249
<i>Inga tonduzii</i> J.D.Smith	Fabac.	5	261
<i>Inga umbellifera</i> (Vahl) Steudel	Fabac.	1	250
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz López & Pavón	Arecac.	1,5,8,10	
<i>Ixora nicaraguensis</i> Standley	Rubiac.	4	426
<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg) Rusby	Lacist.	6,8	
<i>Lacistema panamensis</i> (Woods.) Markg.	Apocyn.	1	
<i>Leandra mexicana</i> (Naudin) Cogn.	Melasto.	8	253
<i>Lecythis ampla</i> Miers	Lecythi.	5,6,7	218,
			368, 377
<i>Lecythis mesophylla</i> S.Mori	Lecythi.	10	524
<i>Licania operculipetala</i> Standl. & L.O.Wms.	Chrysob.	7	217
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	Chrysob.	2	457
<i>Licaria cufodontisii</i> Kostermans	Laurac.	1,4,5,	194,
		7,8	447, 505
<i>Licaria excelsa</i> Kostermans	Laurac.	1,4	404
<i>Lozania pittieri</i> (Blake) L.B.Smith	Flacour.	2,8	
<i>Mabea occidentalis</i> Bentham	Euphorb.	1,6,7,10	395
<i>Malmea costaricensis</i> R.E.Fries	Annonac.	7	214
<i>Malpighia romeroana</i> Cuatrecasas -cf.	Malpigh.	8	406
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malvac.	1,5,6	
<i>Manilkara zapota</i> (L.) van Royen	Sapotac.	7	
<i>Marilia laxiflora</i> Rusby	Clusiac.	1	478
<i>Maytenus</i>	Celastr.	2	
<i>Meliosma</i>	Sabiac.	1	491
<i>Meliosma glabrata</i> (Liebm.) Urban	Sabiac.	8,9	
<i>Meliosma idiopoda</i> Blake -aff.	Sabiac.	8	
<i>Miconia</i> (5 spp.)	Melasto.	1,5,9	407
<i>Miconia appendiculata</i> Triana -aff.	Melasto.	6	
<i>Miconia lateriflora</i> Cogn. -aff.	Melasto.	1	409
<i>Miconia shattuckii</i> Standley	Melasto.	5	394
<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D.Don	Melasto.	6	
<i>Micropholis melinoniana</i> Pierre	Sapotac.	1	474
<i>Micropholis venulosa</i> (Martius & Eichler)			
Pouzolzia conspicua Pierre	Sapotac.	1	472, 473
<i>Mollinedia costaricensis</i> J.D.Smith	Monimia.	1,7	215
<i>Mortoniodendron anisophyllum</i> (Standl.)			
Standl. & Steyermark	Tiliac.	1	244
<i>Mouriri cyphocarpa</i> Standley	Melasto.	1,2,5,	506
		6,9	
<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	Melastom.	10	228
<i>Naucleopsis naga</i> Pittier	Moraceae	6,7,10	196

<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Laurac.	7	425
<i>Neea</i> (Lam.) Baill.	Nyctagi.	5	
<i>Neea amplifolia</i> J.D.Smith	Nyctagi.	7,8	195
<i>Ocotea insularis</i> (Meissner) Mez	Laurac.	8,9,10	398
<i>Ocotea nicaraguensis</i> Mez	Laurac.	1,6,8	
<i>Ossaea macrophylla</i> (Benth.) Cogn.	Melast.	10	252
<i>Otoba novogranatensis</i> Moldenke	Myrist.	1,2,4, 6,9	176
<i>Panopsis suaveolens</i> (Klotz. & Karsten)	Pittier	Proteac.	1
		Myrsin.	523
<i>Parathesis</i> (Lam.) Baill.	Parathesis	5,6,8	378
<i>Parathesis calophylla</i> J.D.Smith	Sapind.	1	466
<i>Paullinia bracteosa</i> Radlkofler	Sapind.	10	241
<i>Paullinia rugosa</i> Benth. ex Radlk.	Sapind.	9	521
<i>Paullinia trisulca</i> Radlkofler	Euphorb.	1,5,6,7	
<i>Pausandra trianae</i> (Muell.Arg.) Baillon	Fabac.	6	
<i>Peltogyne purpurea</i> Pittier	Rubiac.	1,9	
<i>Pentagonia gymnopoda</i> Standley	Simaro.	9	443
<i>Picramnia teapensis</i> Tulasne	Pipera.	1	464,
<i>Piper aequale</i> Vahl			503,504
<i>Piper arboreum</i> Aublet	Pipera.	4	
<i>Piper arieianum</i> C. DC.	Pipera.	10	465
<i>Piper biauritum</i> C. DC. -cf.	Pipera.	4	
<i>Piper curtispicum</i> C. DC.	Pipera.	1	501
<i>Piper guanacastense</i> C. DC.	Pipera.	4	500
<i>Piper imperiale</i> (Miq.) C. DC.	Pipera.	1	
<i>Piper reticulatum</i> L.	Pipera.	4	499
<i>Piper terrabanum</i> C. DC.	Pipera.	4	563
<i>Piper urophyllum</i> C. DC.	Pipera.	4	502
<i>Pithecellobium latifolium</i> (L.) Benth.	Fabac.	6,10	248,453
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Flacour.	4,8	174
<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i> W.Burger & Zamora	Laurac.	9	424
<i>Pleurothyrium pauciflorum</i> van der Werff & Hammel	Laurac.	9	430
<i>Posoqueria coriacea</i> M.Martens & Galeotti	Rubiac.	7,10	233,243
<i>Pououma aspera</i> Trécul	Cecrop.	7	
<i>Pouteria A</i>	Sapotac.	4	511
<i>Pouteria B</i>	Sapotac.	4	558
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotac.	1	519
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	Sapotac.	4	517
<i>Pouteria filiformis</i> Pennington	Sapotac.	9	515
<i>Pouteria foveolata</i> Pennington	Sapotac.	5	518
<i>Pouteria juruana</i> Krause	Sapotac.	1	512,513
<i>Pouteria leptopedicellata</i> Pilz -cf.	Sapotac.	1	514
<i>Prestoea decurrens</i> (H.A.Wendl. ex Burret)	H. Moore	Arecac.	6

<i>Protium costaricense</i> (Rose)Engler	Burser.	8	262
<i>Protium panamense</i> (Rose)I.M.Johnston	Burser.	1,4,5,6,7	475
<i>Protium ravenii</i> D. Porter	Burser.	1	
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> J.D.Smith	Morac.	9	366
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	Morac.	1,4	204
<i>Psychotria brachybotrys</i> Muell. Arg.	Rubiac.	7	220
<i>Psychotria elata</i> (Sw.) Hammel	Rubiac.	6,9,10	
<i>Psychotria erecta</i> (Aublet) Standley & Steyermark	Rubiac.	7	369
<i>Psychotria eurycarpa</i> Standley	Rubiac.	1,5	434
<i>Psychotria grandis</i> Sw.	Rubiac.	5	489
<i>Psychotria officinalis</i> (Aublet)Raëusch. ex Sandw.	Rubiac.	1,6,7	191,
<i>Psychotria panamensis</i> Standley	Rubiac.	8,10	219,438
<i>Psychotria poeppigiana</i> Muell.Arg.	Rubiac.	8	400,401
<i>Psychotria solitudinum</i> Standley	Rubiac.	6	
<i>Psychotria valeriana</i> Standley	Rubiac.	1,7,9,10	221,
<i>Qualea paraensis</i> Ducke	Vochys.	1,6,7,8	234
<i>Quararibea asterolepis</i> Pittier	Bombac.	4	
<i>Quiina amazonica</i> A.C.Smith	Quiina.	4,5,6	161
<i>Quiina schippiae</i> Standley vel sp.aff.	Quinac.	7,10	527,528
<i>Randia armata</i> (Sw.)DC.	Rubiac.	7	189
<i>Raritebe panamensis</i> (Dwyer) Dwyer	Rubiac.	9	561
<i>Rinorea crenata</i> Blake	Violac.	1	559
<i>Rinorea squamata</i> Blake	Violac.	1,6,7	188
<i>Rinorea sylvatica</i> (Seem.)Kuntze	Violac.	9	
<i>Rollinia</i>	Annonac.	5	
<i>Roupala montana</i> Aublet	Proteac.	5	169
<i>Rudgea</i> sp.nova	Rubiac.	1,9	428,429
<i>Ruptiliocarpus caracolito</i> Hammel & Zamora	Meliac.?	9	470,471
<i>Sapium</i>	Euphorb.	1	
<i>Scutellaria costaricana</i> Wendland	Lamiac.	1,8	
<i>Simaba cedron</i> L.	Simaro.	6	236
<i>Siparuna griseoflavescens</i> Perk.	Monimi.	5	
<i>Siparuna pauciflora</i> (Beurl.)A.DC.	Monimi.	8	
<i>Sloanea</i>	Elaeoc.	1	562
<i>Sloanea geniculata</i> D.A.Smith	Elaeoc.	1	455
<i>Socratea exorrhiza</i> (Martius)H.A.Wendl.	Arecac.	4,6,8,9,10	
<i>Solanum brenesii</i> Morton & Standley	Solanac.	5,8	
<i>Sorocea cufodontisii</i> W.Burger	Morac.	1,4,5,7	159
<i>Stauranthus perforatus</i> Liebm.	Rutac.	1	257
<i>Stemmadenia alfarei</i> (J.D.Smith)Woodson	Apocyn.	1,9	
<i>Sterculia costaricana</i> Pittier	Stercul.	1	410
<i>Strychnos darienensis</i> Seemann	Logania.	1,4,9	167
<i>Swartzia amplifolia</i> Harms	Fabac.	6,7,9	476,477
<i>Swartzia myrtifolia</i> J. E. Smith	Fabac.	5,6,7	200
<i>Swartzia simplex</i> (Sw.)Sprengel	Fabac.	5	
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Clusia.	1,2,4,5, 7,8,10	

<i>Tachigalia versicolor</i> Standl. & L.O.Wms.	<i>Fabac.</i>	4	
<i>Talauma gloriensis</i> Pittier	<i>Magnol.</i>	7,10	460
<i>Talisia nervosa</i> Radlkofer	<i>Sapind.</i>	1,2	201
<i>Tapirira myriantha</i> Triana & Planchon	<i>Anacar.</i>	1,4,7,8,9	372
<i>Terminalia amazonia</i> (J.Gmelin)Exell	<i>Combret.</i>	6	
<i>Ternstroemia multiovulata</i> Gómez-L., G. Jiménez & Zamora	<i>Theac.</i>	2	184
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engler)Kuntze	<i>Burser.</i>	1,2,4,5	
<i>Tetrapteris schiedeana</i> Schlecht.& Cham.	<i>Malpigh.</i>	2	480
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> Poeppig	<i>Flacour.</i>	1,4,5	
<i>Tococa guianensis</i> Aublet	<i>Melast.</i>	10	256
<i>Tovomita longifolia</i> (L. Rich.) Hochr.	<i>Clusiac.</i>	2,10	566
<i>Tovomita stylosa</i> Hemsley	<i>Clusiac.</i>	1	526
<i>Tovomitopsis</i>	<i>Clusiac.</i>	1	
<i>Tovomitopsis myrcioides</i> (Planch. & Triana) D'Arcy	<i>Clusiac.</i>	5,8	498
<i>Trichilia septentrionalis</i> C.DC.	<i>Meliac.</i>	5	259
<i>Trichilia skutchii</i> Morton & Allen	<i>Meliac.</i>	1	520
<i>Trophis racemosa</i> (L.)Urban	<i>Morac.</i>	1	
<i>Unonopsis panamensis</i> R. E. Fries	<i>Annonac.</i>	1,2	494,495
<i>Urera elata</i> (Sw.)Grisebach	<i>Urticac.</i>	1	
<i>Vantanea barbouri</i> Standley	<i>Humiria.</i>	8	459
<i>Virola nobilis</i> A. C. Smith	<i>Myrist.</i>	5	168
<i>Virola sebifera</i> Aublet	<i>Myrist.</i>	4	
<i>Vochysia ferruginea</i> Martius	<i>Vochys.</i>	1,2,10	229
<i>Vochysia megalophylla</i> Stafleu	<i>Vochys.</i>	5,7,9	210,507
<i>Xylopia frutescens</i> Aublet	<i>Annonac.</i>	2	186