Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Crecimiento y supervivencia de cinco especies arbóreas en el interior de bosques secundarios y pastizales en un bosque húmedo montano de la zona sur de Costa Rica.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, para optar por el grado académico de Licenciado en Biología con énfasis en Ecología de los Bosques Tropicales.

Juan Manuel Ley López

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2014

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Ph.D. Gerardo Ávalos Rodríguez _____
Director de Tesis

M.Sc. Eduardo Chacón Madrigal _____
Integrante del Comité Asesor

M.Sc. Elmer Guillermo García Díaz _____
Integrante del Comité Asesor

Ph.D. Jorge Lobo Segura _____
Miembro del Tribunal

Dr. Javier Trejos Zelaya _____
Presidente del Tribunal

Juan Manuel Ley López _____
Postulante

DEDICATORIA

A mi familia, especialmente abuelos y padres.

AGRADECIMIENTOS

Al comité asesor por todo su apoyo, sugerencias y paciencia durante el desarrollo de este proyecto. A todos los funcionarios y profesores de la Escuela de Biología por las lecciones aprendidas durante mi periodo como estudiante. A toda mi familia especialmente padres y abuelos por el apoyo y darme la oportunidad de cursar una carrera universitaria.

A Javier Cedeño, Rebecca Cole y Willy González por permitirme desarrollar mi proyecto en sus propiedades. Zak Zahawi y todo el personal de La Estación Biológica Las Cruces por las facilidades brindadas.

Un agradecimiento muy especial para Julio Cesar González, Laura Arroyo y Juliana González por todo su apoyo y ayuda. Sin conocerme me trataron como un miembro más de su familia, mi agradecimiento para con ustedes es infinito.

Este proyecto fue financiado con una beca de The Nature Conservacy (TNC), beca TCN 3093.

PREFACIO

28 febrero 1952

"*Así a las orillas del río Java se inició nuestra aventura. La primera abra de 300 hectáreas en la selva virgen la hice utilizando gente de la zona bananera, probablemente no toda de muy buena reputación*….".

"*Recuerdo que salí de Agua Buena. Último lugar habitado antes de llegar a la selva. Después de 4 horas de camino llegamos y encontré a mi encargado de confianza todo nervioso porque aquella gente no quería conformarse con los 135 colones por hectárea… sin embargo logré convencer al jefe de voltea con un pequeño premio… un tepezcuintle que había cazado en el camino; así resolví el problema y recibí el trabajo*".

"*Años después, a finales de 1962 regresó de visita a San Vito… mi esposa lo recibió en lo alto de aquel cerro donde pudo admirar el panorama de las casas, calle, aeropuerto, los cultivos que se extendían perdiéndose la vista. Olivia le comentó: se acuerda Padre el INFIERNO VERDE. ¡Que infierno verde!, esto es un paraíso ¡aquí quiero volver, aquí quiero morir*!

Vito Sansonetti. Quemé mis naves en estas montañas: la colonización de la altiplanicie de Coto Brus y la fundación de San Vito de Java, 1916.

ÍNDICE GENERAL

Contenido Págin

Resumen.....1
1. Estado del conocimiento.....2
2. Objetivos.....7
2.1. Objetivo general:.....7
2.2. Objetivos específicos:.....7
2.3. Hipótesis:.....8
3. Materiales y Métodos.....8
3.1. Sitio de estudio:.....8
3.2. Especies de estudio:.....9
3.3. Producción de plántulas:.....10
3.4. Selección de parcelas:.....11
3.5. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas:.....12
3.6. Determinación del AFE:.....13
3.7. Determinación de la estructura del dosel:.....13
3.8. Análisis estadístico:.....14
4. Resultados.....14
4.1. Diferencias en el AFE:.....14
4.2. Diferencias en el crecimiento y la sobrevivencia entre ambientes y entre especies:15
4.3. Número de hojas y herbivoría:.....16
4.4. Sobrevivencia:.....17
4.5. Apertura del dosel e IAF:.....18
5. Discusión.....21
5.1. Efecto del ambiente lumínico sobre el crecimiento y la sobrevivencia:.....22
5.2. Respuestas de las especies en los distintos ambientes:.....23
5.3. Efecto del hábitat sobre el crecimiento y la sobrevivencia:.....25
5.4. Efecto de la estructura del dosel:.....28
5.5. Efectos del ambiente y diferencias interespecíficas sobre el AFE:.....29

6. Conclusiones.....32
7. Referencias.....32
8. Anexos:.....44

ÍNDICE DE FIGURAS

Contenido Página

Figura 1. Arreglo de las parcelas y ubicación de las plántulas dentro de estas, en cada uno de los cuatro sitios con presencia de fragmentos de bosque secundario y pastizal adyacente, en los alrededores de Estación Biológica Las Cruces……..12

Figura 2. Variación en el AFE promedio para las 5 especies de estudio en el ambiente A) Bosque, y B) Pastizal……..15

Figura 3. Valores promedio mensuales de altura, diámetro, número de hojas y daños a lo largo del año para 5 especies arbóreas en los ambientes de bosque y pastizal…....20

Figura 4. Curvas de sobrevivencia para cinco especies arbóreas durante los trece meses de estudio en los ambientes de A) Bosque y B) Pastizal……..20

ÍNDICE DE CUADROS

Contenido Página

Cuadro 1: Resultados del ANOVA para los efectos del ambiente sobre las especies de estudio…..…….15

Cuadro 2: Resultados del MANOVA de medidas repetidas para el efecto de ambiente y tiempo en las variables de altura, diámetro, N de hojas y herbivoría ……..16

Cuadro 3: Estado de sucesión de las especies de estudio según la respuesta mostrada de acorde a su sobrevivencia y altura (h) en los ambientes de bosque y pastizal……17

Cuadro 4: Resultados de la ANOVA para las diferencias entre altura, diámetro, N de hojas y herbivoría de 5 especies arbóreas entre bosques y pastizales después de 13 meses de crecimiento……..18

Cuadro 5: Resultados de la MANOVA de medidas repetidas para la sobrevivencia de 5 especies arbóreas en los ambientes de bosque y pastizal después de 13 meses de crecimiento……..21

Cuadro 6: Valores de apertura del dosel e IAF para las tres parcelas en cada uno de los cuatro sitios de estudio……21

Resumen

En los trópicos mientras la deforestación avanza a ritmos acelerados también es común el abandono de pastizales y terrenos improductivos lo que permite la regeneración posterior. Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre el establecimiento y desarrollo de plántulas de la mayoría de las especies arbóreas nativas. En este proyecto evalué el desarrollo inicial de plántulas de cinco especies arbóreas (*Hasseltia floribunda*, *Inga densiflora*, *Persea americana*, *Tapirira mexicana* y *Trichilia pittieri*) sembradas en ambientes contrastantes de disponibilidad de luz, los cuales incluyen cuatro sitios de sotobosque en bosques secundarios, así como pastizales adyacentes. Durante un año cuantifiqué el crecimiento, herbivoría y la supervivencia de forma mensual. Al final del año recolecté muestras de las hojas de los individuos sobrevivientes con el fin de determinar su área específica foliar (AFE). Para todas las especies la mortalidad y daños por herbivoría fueron mucho mayores en el pastizal. Los individuos sobrevivientes en este ambiente mostraron un mayor incremento en su altura y diámetro. Los valores de AFE fueron mayores dentro del bosque para todas las especies. La disponibilidad de luz fue el principal factor que determinó las respuestas de las especies, las cuales pudieron diferenciarse en dos grupos generales, demandantes de luz y tolerantes a la sombra. Debido a su rápido crecimiento y sobrevivencia *I. densiflora* y *T. mexicana* mostraron ser especies promisorias para la restauración de pastizales y bosques secundarios.

1. Estado del conocimiento

La deforestación en los trópicos ha venido presentando tasas alarmantes. En la pasada década, la FAO (2010) calculó que a nivel mundial se perdieron 13 millones de hectáreas de bosque por año. En los trópicos se estimó que entre los años 2000 y 2005 desaparecieron alrededor de 27.2 millones de hectáreas de bosque tropical húmedo (Matthew *et al.* 2008). Las causas de la deforestación son múltiples, pero entre ellas se destaca la expansión urbana (De Fries *et al*. 2010), el desarrollo de la infraestructura vial (Laurance *et al*. 2002), la ganadería (Roper & Roberts, 1999), y la expansión agrícola (Benhin, 2006). De la misma manera, se han señalado otros factores asociados con la deforestación, tales como la sobrepoblación y la explotación maderera (Burgess, 1993; Geist & Lambin, 2002). Las causas de la deforestación son diversas, varían geográficamente, actúan de manera sinergística, (Geist & Lambin, 2002), y usualmente están influenciadas por fluctuaciones en la economía (Angelsen & Kaimowitz, 1999).

Las áreas de difícil acceso, con pendientes pronunciadas, expuestas a lluvias excesivas, y con suelos poco fértiles suelen ser poco explotadas a nivel maderero, agrícola y urbanístico, por lo que generalmente albergan remanentes de fragmentos boscosos (Kaimowitz, 1996). Al mismo tiempo, los terrenos previamente deforestados pueden ser abandonados debido a cambios en la economía y en la reducción de la productividad del suelo, lo que permite la regeneración boscosa (Thomlinson *et al.* 1996). De esta forma los fragmentos se convierten en una fuente importante de regeneración de áreas aledañas además de albergar un componente importante de la diversidad (Turner & Corlett, 1996).

Varios factores pueden impedir la sucesión boscosa. Entre estos destacan la limitación en la dispersión, la baja germinación y alta depredación de semillas, la competencia de plántulas con pastos, la baja cantidad de nutrientes del suelo y los mayores daños por herbivoría usualmente prevalentes en los medios alterados (Nepstad *et al*. 1996; Holl *et al.* 2000). De la misma forma, el crecimiento y sobrevivencia suele ser menores en pastizales que en sitios sombreados debido a condiciones microclimáticas adversas presentes en pastizales (Nepstad *et al*. 1996; Holl *et al.* 2000). Si bien se sabe que algunas especies pueden desarrollarse satisfactoriamente en pastizales una vez que logran colonizar estos

sitios (Butterfield, 1995; Leopold *et. al*. 2001), es poco lo que se conoce sobre el potencial de la mayoría de las especies para regenerarse en estas condiciones. Se ha encontrado que las especies relativamente tolerantes a la sombra y con semillas grandes tienen mayor probabilidad de sobrevivir en pastizales, pero a la vez tienen dificultad para dispersarse a estos sitios (Nepstad *et al*. 1990; Hooper *et al*. 2002).

Se espera que en áreas fragmentadas los bosques remanentes sirvan como fuente de recolonización (Turner & Corlett, 1996). Los bosques secundarios alterados pueden recuperarse en biomasa y riqueza de especies hasta ser comparables con bosques primarios (Letcher & Chazdon, 2009). El potencial de regeneración depende del contexto del paisaje y de la presencia de remanentes de bosque primario (Chazdon, 2014). No obstante, debe tomarse en cuenta que estos hábitats no reflejan la composición original de especies, y por lo general tienen una disminución significativa en diversidad (Leigh *et al.* 1993), la cual viene acompañada por un incremento de especies generalistas y pioneras a largo plazo (Harrison & Bruna, 1999; Turner *et al.* 1996). La presencia de individuos reproductivos tampoco garantiza la continuidad de las especies a largo plazo.

En árboles aislados por efectos de fragmentación, puede ocurrir una disminución en el reclutamiento (Cordeiro & Howe, 2001), en el vigor de la progenie (Cascante *et al.* 2002), y un aumento en la endogamia en las poblaciones remanentes (Jump & Peñuelas, 2006), factores que afectan la capacidad de recolonización posterior. Adicionalmente, en fragmentos boscosos la composición florística puede ser afectada por un aumento en la mortalidad y disminución en el reclutamiento de muchas plantas (Laurance *et al*. 2006). En fragmentos de menor tamaño así como en bordes de bosque existe una menor abundancia de plántulas debido a una menor dispersión y mayor mortalidad (Benitez-Malvido, 1998) así como un mayor efecto de herbivoría y ataque por patógenos (Benitez-Malvido *et al*. 1999).

Los bosques secundarios pueden alcanzar una alta diversidad en pocas décadas si existen remanentes boscosos cercanos que no se encuentren muy degradados (Aide *et al*. 2000; Kennard, 2002). Del mismo modo, pueden presentar niveles bajos de diversidad cuando han sido expuestos a muchos disturbios (Lamb & Gilmour, 2003), y aún cuando la

diversidad es alta, esta es menor que la de un bosque maduro (Finegan, 1996). Se requieren hasta tres décadas para que un bosque secundario alcance niveles comparables de riqueza de especies a los de un bosque primario, aunque la estructura, abundancia y distribución de especies puede ser muy diferente (Letcher & Chazdon, 2009). En los bosques tropicales la mayoría de las especies suelen ser escasas, o presentar baja densidad, razón por la cual su dispersión y establecimiento puede ser lenta o no ocurrir del todo en medios fragmentados (Maina & Howe, 2000). Si lo que se pretende es recuperar la composición del bosque, la siembra de árboles y otras técnicas de restauración pueden ser necesarias dada la baja colonización de muchas especies (Aide *et al*. 2000).

Una vez establecidas, el crecimiento y desarrollo de las plántulas está determinado por múltiples factores abióticos. Entre estos se han señalado la disponibilidad de agua (Poorter & Hayashida-Oliver, 2000; Engelbrecht & Kursar, 2003; McLaren & Mc Donald, 2003) y de nutrientes en el suelo (Tanner *et al*. 1998). La disponibilidad de luz es uno de los factores que más influye en el desarrollo de las plantas (Caldwell & Pearcy, 1994) representando un recurso limitante debido a la alta variación temporal y espacial de la luz (Chazdon & Fetcher, 1984). En condiciones de sombra puede ocurrir un aumento en la vulnerabilidad a enfermedades (Augspurger & Kelly, 1984), una mayor mortalidad (Van der Meer *et al*. 1998), y una disminución del crecimiento por períodos prolongados (Clark & Clark 1992; Montgomery & Chazdon, 2002).

Según sus necesidades lumínicas las plantas se han clasificado tradicionalmente en dos grandes grupos: pioneras, las cuales requieren luz abundante para germinar y crecer, y las tolerantes a la sombra, las cuales son capaces de sobrevivir, establecerse, crecer y reproducirse en condiciones de sombra o baja intensidad lumínica (Whitmore, 1989). Esta división representa dos extremos contrastantes, sin embargo, no contemplan las diferencias que pueden tener lugar a lo largo de todo el gradiente lumínico, por lo cual se han propuesto subdivisiones intermedias. Entre estas especies de regeneración en claros o de luminosidad intermedia las cuales se basan en patrones de sobrevivencia, crecimiento y reclutamiento (Welden *et al*. 1991). Además, es común que en muchas especies tengan lugar cambios en estrategias de regeneración dependiendo del estadio ontogénico

(Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Kitajima & Poorter, 2008). Aunque en términos generales la disponibilidad de luz favorece el crecimiento de las plantas (Augspurger, 1984; Veenendaal *et al.* 1996; Rüger *et al*. 2009), muchas de las especies no se pueden ajustar a alguna de estas clasificaciones por lo que los requerimientos y respuestas de crecimiento pueden variar según distintas variables fisiológicas y ecológicas (Baraloto *et al*. 2005), como la cantidad de luz disponible, (Agyeman *et al.* 2003; Bloor & Grubb, 2003) y la biomasa de la planta (Poorter, 1999).

El ambiente lumínico también tiene un efecto directo sobre la morfología y fisiología de las plantas, lo que provoca diferencias en el crecimiento (King, 1996). Estas respuestas pueden cuantificarse al examinar la tasa de crecimiento relativo (TCR) la cual se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa pre-existente a través del tiempo (Villar *et al*. 2008). En condiciones de sombra, la relación de área foliar entre peso seco de la hoja (denominada *área foliar especifica* o AFE) es el componente de mayor importancia al determinar la magnitud de las diferencias en la TCR (Reich *et al.* 1997). Un valor alto de AFE genera una alta TCR ya que permite a la planta capturar una mayor cantidad de luz con una menor inversión en biomasa foliar, por tanto, está asociada con una mayor fijación de carbono (Poorter & Remkes, 1990). Se ha encontrado que el AFE está correlacionado con la capacidad fotosintética, por lo que funciona como una variable predictora del desempeño funcional de la planta (Osnas *et al*. 2013).

Bajo condiciones de alta luminosidad hay una mayor inversión en raíces y un AFE alto, mientras que en la sombra se optimiza la intercepción de luz al aumentar la distribución de biomasa en las hojas, las cuales suelen ser más largas y delgadas, generando un AFE bajo (Markesteijn & Poorter, 2009) y una distribución de área foliar con bajo traslape (Álvarez-Clare & Avalos, 2007). De la misma forma, las especies pioneras y aquellas especializadas en crecer en ambientes de alta irradiación generalmente presentan altas tasas fotosintéticas, alta producción de biomasa y altos valores de TCR y AFE (Reich *et al*. 1998; Poorter & De Jong, 1999).

La dinámica de claros se ha propuesto como un mecanismo para explicar la alta diversidad y coexistencia de especies en los bosques tropicales (Denslow 1987, Schnitzer &

Carson, 2001). De acuerdo con la teoría de regeneración de nicho existen adaptaciones que permiten crecer mejor bajo un determinado conjunto de condiciones lumínicas. Ashton, (1995) encontró diferencias en el crecimiento y distribución de biomasa para cuatro especies del género *Shorea* bajo distintos niveles de exposición a la luz, las cuales sugirió podrían explicar la coexistencia de las cuatro especies en un bosque tropical.

En los bosques tropicales, la variación en la disponibilidad de luz está mediada por la dinámica de claros, la cual genera una alta heterogeneidad en el dosel incrementando la variación en la disponibilidad de luz a través del espacio y el tiempo (Denslow, 1987). Los claros constituyen desde un 3% hasta un 23% del área de un bosque tropical típico y el promedio de formación de estos varía entre un 0.5% y 2% por año (Yamamoto, 2000). En Barro Colorado, Panamá, sólo el 28% del dosel en una parcela de 50 ha no estuvo expuesto a claros durante un periodo de 13 años (Hubell *et al*. 1999). El desarrollo de las plantas en los claros está bien documentado. Se ha observado mayor crecimiento de las plantas tanto en los claros de mayor tamaño (Popma & Bongers, 1988) como en el centro de estos en comparación con los bordes (Brown, 1996). Debido a su importancia en la dinámica del bosque la mayoría de las especies dependen de los claros para tener una regeneración exitosa (Hartshorn, 1978).

A nivel de plántula existe un balance bien documentado, tanto en condiciones de campo, como de invernadero en el cual un crecimiento lento en condiciones de luz está compensado con una mayor sobrevivencia bajo la sombra (Kitajima, 1994; Walters & Reich, 1996; Kobe, 1999). Sin embargo, durante el desarrollo ontogenético pueden ocurrir múltiples trayectorias que permiten abarcar distintos nichos lumínicos (Kitajima & Poorter, 2008).

Otros estudios han concluido que los claros tienen un rol neutral para explicar la alta diversidad de especies (Hubbell *et al*. 1999; Gravel *et al*. 2010), proponiendo evidencia a favor de mecanismos alternativos que contradicen la exclusión competitiva (Wright, 2002). Entre estas hipótesis, las que han recibido mayor evidencia empírica apoyan los efectos negativos denso-dependientes, los cuales establecen que las especies con mayor abundancia de individuos estarán sometidas a mayor presión por parásitos y herbívoros

(Janzen, 1970). Según la teoría neutral unificada de biodiversidad y biogeografía la alta diversidad y baja densidad existente para la mayoría de especies, es poco frecuente que los mismos pares de especies coincidan para entrar en competencia directa, lo que impide que unas especies prevalezcan competitivamente sobre otras (Hubbell *et al*. 1999, Hubbell, 2001).

Los pastizales abandonados y los bosques secundarios brindan oportunidades idóneas para evaluar el crecimiento de plántulas en distintos ambientes lumínicos a medida que se aumenta la riqueza de especies. A su vez, estos hábitats permiten generar información básica con respecto al crecimiento, sobrevivencia y otros requerimientos ambientales de las especies que inician su regeneración bajo estas condiciones (Álvarez-Aquino *et al.* 2004). Esto puede orientar el manejo de la regeneración natural de estos ambientes así como la selección de especies idóneas en proyectos de reforestación.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general:

- Analizar la capacidad de sobrevivencia y crecimiento de cinco especies arbóreas durante su estadio de plántula en el interior de fragmentos de bosque secundario y en pastizales adyacentes a un bosque húmedo montano de la zona sur de Costa Rica.

2.2. Objetivos específicos:

- Evaluar la sobrevivencia durante el estadio de plántula de cohortes de cinco especies de árboles en ambientes sombreados en el sotobosque de fragmentos de bosque secundario así como en pastizales con exposición total a la luz.
- Comparar a partir de las diferencias en Área Foliar Específica, la variación intra e interespecífica en el componente morfológico del crecimiento para las plántulas de las cinco especies de árboles después de un año de crecimiento, bajo condiciones

de sombra dentro de fragmentos boscosos así como en pastizales con exposición total a la luz.

- Comparar las tasas de crecimiento para cinco especies de árboles, durante su estadio de plántula, tanto en ambientes sombreados en el interior de fragmentos de bosque secundario, como en pastizales con exposición total de luz.

2.3. Hipótesis:

- El crecimiento y la sobrevivencia de las especies en los distintos ambientes está determinado por su capacidad de adaptación a las condiciones de luz y condiciones microclimáticas presentes en el pastizal y en el interior del bosque. Las especies adaptadas a crecer en el bosque deberán presentar una mayor mortalidad en los pastizales, producto del exceso de radiación presente en este ambiente. Sin embargo, las plántulas sobrevivientes tendrán mayor biomasa en comparación con las plántulas que se desarrollen bajo la sombra.

3. Materiales y Métodos

3.1. Sitio de estudio:

El trabajo se llevó a cabo de diciembre del 2009 a agosto del 2011 en los alrededores de La Estación Biológica Las Cruces (8°47′07″ N,82°57′32″ O) y el pueblo de Agua Buena de Coto Brus (8°44′42″ N, 82°56′53″ O), en la zona Sureste de Costa Rica. El sitio corresponde a un bosque húmedo montano (Holdridge, 1978), con una precipitación anual de aproximadamente 3500mm y una temperatura promedio de 20°C. Los sitios en los que se desarrolló el proyecto se encuentran entre los 1000 y 1300 msnm. En décadas anteriores, la zona fue deforestada para dar paso a cultivos de café. Sin embargo, la caída en los precios internacionales de este producto dio paso a la conversión de los terrenos en pastizales lo que permitió que ocurriera la regeneración natural (Rickert, 2005).

3.2. Especies de estudio:

Se trabajó con cinco especies arbóreas nativas del sitio y con características ecológicas distintas: *Hasseltia floribunda* Kunth. (Flacourtiaceae), *Inga densiflora* Benth. (Fabaceae/Mimosoidae), *Persea americana* Mill. (Lauraceae), *Tapirira mexicana* Marchand. (Anacardiaceae) y *Trichilia pittieri* C. DC. (Meliaceae).

H. floribunda es un árbol de entre 5-18 m de altura. Se distribuye de Honduras hasta Sudamérica. En Costa Rica se encuentra en el Valle Central y en ambas vertientes hasta los 850 msnm (González, 2010). Se ha observado una gran cantidad de aves consumiendo sus frutos (Wheelwright *et al*. 1984), así como monos carablanca *Cebus capucinus* (Wehncke, 2005). La especie se utiliza para madera, cercas vivas y leña. Crece tanto en bosques primarios como secundarios y su regeneración en el sitio suele ser abundante (obs pers).

I. densiflora es un árbol de hasta 30 m de alto, con una morfología foliar muy variable. Se distribuye desde México hasta Sudamérica. En Costa Rica se encuentra asociado a bosques primarios y secundarios, áreas abiertas, y se utiliza para sombra en cafetales (Zamora & Pennington, 2001). Se ha reportado que la polinización es realizada principalmente por mariposas de la familia Hesperidae así como por colibríes (Koptur, 1983). Su fruto es una vaina indehiscente con un arilo de color blanco comestible. Davidson *et al*. (2002) determinaron bajo condiciones de invernadero que la especie requiere sombra parcial durante su estadio de plántula.

P. americana es un árbol de hasta 35 metros de alto. Es nativo de México a Colombia, y en Costa Rica se encuentra ampliamente distribuido hasta los 1650 msnm en ambas vertientes (Hammel *et al*. 2007). Se cultiva comúnmente por sus frutos comestibles, los que llegan a alcanzar hasta 20 cm de longitud. En estado silvestre, no obstante, los frutos son de menor tamaño y los árboles alcanzan mayor altura.

T. mexicana es un árbol de entre 20-30 m de altura, se distribuye de México a Sudamérica. En Costa Rica se encuentra en ambas vertientes en elevaciones bajas a medianas (Holdridge *et al.* 1997), siendo muy común en el bosque primario. Los frutos

son drupas comestibles (Holdridge *et al*. 1997); siendo fuente de alimento para aves (Harvey & Haber, 1999) y mamíferos (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2006a). Esta especie es tolerante a la sombra, y las plántulas llegan a ser abundantes en el sotobosque (Sugiyama & Peterson, 2013). Los árboles se encuentran comúnmente en fragmentos boscosos (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2006 b; López-Gómez *et al*. 2008).

T. pittieri es un árbol de hasta 25 m de altura. Hasta hace poco se consideraba una especie endémica a Costa Rica, pero registros recientes la ubican también en Ecuador y Perú. En Costa Rica se encuentra asociada a áreas montañosas entre los 400 y 1500 msnm (Hammel *et al*. 2007). Está catalogada como una especie vulnerable por la International Union for Conservation of Nature (IUCN). La información ecológica disponible para la especie es nula.

3.3. Producción de plántulas:

El material se obtuvo en diciembre del 2009 en un fragmento de bosque primario ubicado junto a la Estación Biológica Las Cruces. Las plántulas de *I. densiflora* se obtuvieron a partir de semillas de dos árboles que presentaron una alta fructificación. Para el resto de especies, el material se obtuvo a partir de plántulas recién germinadas. En el caso de *T. pittieri* las plántulas se colectaron bajo dos árboles madre, mientras que para el resto de las especies las plántulas se colectaron a lo largo de los senderos de la Estación Las Cruces. Dada la amplia regeneración de estas tres especies no fue posible determinar con certeza el origen y número de los árboles madre.

Tanto las semillas como las plántulas se colocaron posteriormente en bolsas plásticas de vivero de 6 x 8 cm, las cuales se llenaron con tierra proveniente de la zona y se mantuvieron en el vivero del lugar hasta el momento de la siembra. Antes de plantarlas en las parcelas se seleccionaron individuos de tamaños similares y se excluyeron aquellas plántulas que presentaban daños por herbivoría o algún tipo de enfermedades.

3.4. Selección de parcelas:

Se trabajó en cuatro fragmentos boscosos con zonas de pastizal adyacentes para diferenciar los efectos del ambiente lumínico entre pastizales con exposición total de luz y bosques secundarios con condiciones internas de sombra (Anexo I). Los sitios se enumeraron de 1-4 (Anexo 1). En agosto del 2010 se establecieron seis parcelas de 12 x 12 m^2, tres de las cuales se ubicaron en los pastizales de forma aleatoria, manteniendo al menos 10 m de distancia en relación con el bosque. Las tres parcelas restantes se establecieron en el interior del fragmento boscoso de forma aleatoria y estratificada, evitando la presencia de claros grandes y a una distancia no menor a 30 m del borde (Fig. 1). En cada parcela se colocaron cinco plántulas de cada una de las especies, distanciadas 2 m entre si y distribuidas al azar (Fig. 1). En total se sembraron 120 individuos por especie con 30 plántulas por sitio y 15 por ambiente en cada uno de los 4 sitios (15 x 2 x 4). Debido a la falta de material *T. mexicana* no fue replicada en el sitio 2. Todos los individuos se marcaron con cinta y se enumeraron. Durante el periodo de estudio se cortaron los pastizales cada 3 meses en todas las parcelas.

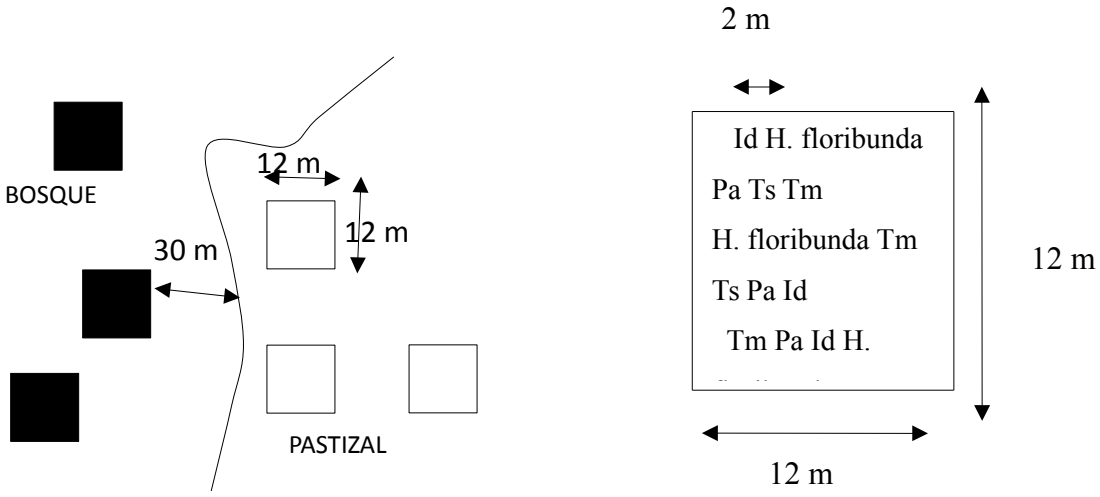


Fig. 1. Arreglo de las parcelas y ejemplo de la ubicación de las plántulas dentro de estas, en cada uno de los cuatro sitios con presencia de fragmentos de bosque secundario y pastizal adyacente, en los alrededores de Estación Biológica Las Cruces (H. floribunda: *H. floribunda*, Id: *I. densiflora*, Pa: *P. americana*, Tm: *T. mexicana*, T. pittieri: *T. pittieri*).

3.5. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas:

Se realizaron medidas mensuales de altura, diámetro, número de hojas, herbivoría y sobrevivencia desde agosto del 2010 a agosto del 2011. La altura de la plántula se midió desde la base del tallo hasta el ápice en el meristemo más alto. El diámetro del tallo se midió a nivel del suelo, en la base del tallo. Los daños por herbivoría se cuantificaron de acuerdo al porcentaje de área foliar afectada. Posteriormente esta medición se categorizó mediante una escala de 0 a 5, siendo 0 ausencia total de daño y con las categorías posteriores espaciadas por intervalos de 20% (siendo 1 entre 1 y 20% de daños y 5 entre 81-100%). Para el análisis de sobrevivencia se consideró como muertas aquellas plántulas cuyo tallo estaba seco y sin hojas en el momento de la medición. Las plántulas muertas fueron revisadas en visitas posteriores para verificar que no hubiera rebrotes, en cuyo caso se corrigió el dato.

3.6. Determinación del AFE:

Al finalizar el año (agosto 2011) se tomó de cada planta sobreviviente una hoja con el fin de determinar su AFE siguiendo la metodología propuesta por Garnier *et al*. (2001). En cada planta se seleccionaron hojas maduras, completamente expandidas y sin ningún tipo de daño, a las cuales se les determinó su área mediante el uso de un medidor de área foliar (Area meter Delta-T-Devices). Posteriormente las hojas se secaron en una estufa marca LAICON a 60 °C hasta obtener un valor de peso constante. El valor de AFE se expresa en m^2 (hoja) kg^{-1} (hoja) (Villar *et al*. 2008).

3.7. Determinación de la estructura del dosel:

En enero del 2011 se tomaron fotografías hemisféricas con el fin de comparar las diferencias en disponibilidad de luz entre el sotobosque de las distintas parcelas y los sitios ubicados en el bosque secundario. Las fotografías hemisféricas dan una medida de la apertura de dosel así como del índice de área foliar (IAF) los cuales se relacionan directamente con la disponibilidad de luz en el sotobosque (Rich, 1990). En cada parcela se tomaron fotografías en las esquinas y en el centro a una altura fija de 1.5 m sobre el suelo y colocando la cámara de forma que la parte superior de la foto estuviera alineada con el norte magnético. Las fotografías se tomaron antes de las 9 am o después de las 3 pm bajo condiciones nubladas, con el fin de evitar que destellos de luz directos afectaran el contraste entre la cobertura del dosel y el cielo abierto (Rich, 1990). En el pastizal dado que la cobertura es 0% no se tomaron fotografías. Para analizar las fotografías se usó el programa Gap Light Analyzer (Forest Ecology Lab, Simon Fraser University, Burnaby, BC, Canadá).

3.8. Análisis estadístico:

Las diferencias en el AFE se determinaron mediante un análisis de variancia y una prueba *a posterirori* de Tukey. Se utilizó una MANOVA para determinar el efecto de las especies, ambiente y tiempo sobre las variables morfológicas analizadas. Se utilizó el siguiente modelo: $Y_{ijl}=\mu+v_i+\gamma_j+t_l+\gamma t_{jl}+e_{m(ijkl)}$. Dónde: Y_{ijl} es el valor de la variable dependiente (diámetro, altura, etc), del individuo m, que pertenece a la especie i y que está en el tratamiento j y que crece en el tiempo l, μ es el promedio general, v_i es el efecto de pertenecer a la especie i, γ_j es el efecto del tratamiento del ambiente j, t_l

es el efecto del tiempo l, y γt_{jl} es el efecto de la interacción del tiempo con el tratamiento del ambiente (von Ende, 2001).

Para determinar el efecto del ambiente en la sobrevivencia de cada especie se realizó un análisis de supervivencia calculando estimados de funciones de supervivencia usando el método del producto límite (Kaplan-Meier) para censos de grupos (Fox, 2001). Para comparar la igualdad entre grupos se utilizó una prueba de Wilcoxon.

El efecto de la estructura del dosel sobre las variables del crecimiento se analizó mediante una regresión lineal después de consolidar las variables resultantes del análisis de estructura del dosel y ambiente lumínico usando componentes principales. Todos los resultados se analizaron utilizando el paquete estadístico JMP versión 7 (SAS Institute, Cary, Carolina del Norte, EEUU).

4. Resultados

4.1. Diferencias en el AFE:

Todas las especies dentro del tratamiento *bosque* presentaron valores de AFE mayores a los observados en el tratamiento pastizal (Fig. 2.) los cuales fueron significativos para todas las especies (Cuadro 1). En el *bosque H. floribunda* e *I. densiflora* mostraron los valores más altos diferenciándose del resto de especies (SS= 1509.5 F= 35.6, p< 0.0001, g.l. 4). En el *pastizal H. floribunda* también mostró un mayor AFE pero esta diferencia solo fue significativa con respecto a *T. pittieri* e *I. densiflora* (SS= 132.3 F= 3.95, p< 0.005, g.l. 4), (Fig. 2).

Cuadro 1. Resultados del ANOVA para los efectos del ambiente sobre el AFE de las especies de estudio. *p < 0.05.

[redacted]

A) Bosque B) Pastizal

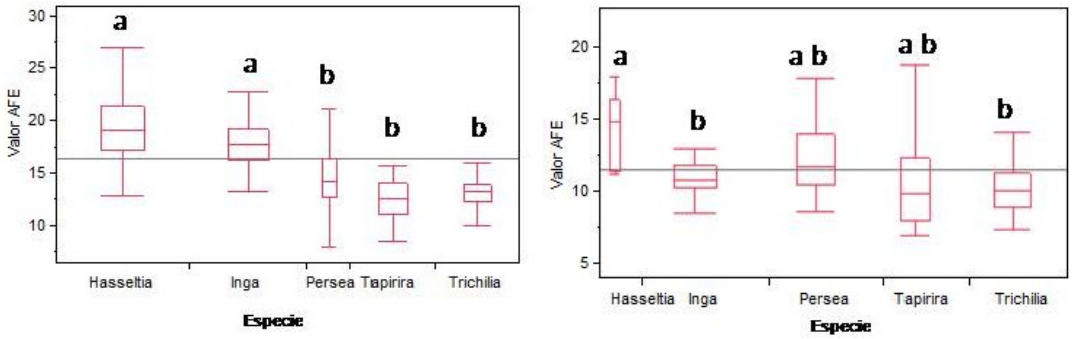


Fig. 2. Variación en el AFE promedio para las 5 especies de estudio en el ambiente A) Bosque, y B) Pastizal. Letras distintas representan especies con diferencias estadísticamente significativas.

4.2. Diferencias en el crecimiento y la sobrevivencia entre ambientes y entre especies:

La altura, diámetro, número de hojas y daño por herbivoría mostraron diferencias significativas a lo largo del tiempo y según la especie y ambiente (Cuadro 2). A nivel específico, hubo un aumento sostenido en los valores de altura y diámetro a lo largo del año, sin embargo, la respuesta fue muy variable según el ambiente (Fig.3). El incremento en altura y diámetro fue mayor en el pastizal y fue significativo para todas las especies exceptuando el diámetro de *T. pittieri* (Cuadro 4).

En el bosque, el aumento en altura fue bajo para todas las especies, con 4 de las 5 mostrando un incremento promedio anual menor a los 3.5 cm. *T. mexicana* fue la excepción pues mostró un aumento promedio de 6 cm. En el pastizal todas las especies

aumentaron considerablemente su altura, con valores promedio que fluctuaron entre 30-300% con respecto al tamaño inicial (Fig. 3A, Anexo II). El diámetro aumentó para todas las especies en ambos ambientes con *H. floribunda* y *T. pittieri* mostrando valores de crecimiento muy similares en el bosque y pastizal, e *I. densiflora*, *T. mexicana* y *P. americana* con un aumento mucho mayor del diámetro en el pastizal (Fig. 3B).

Las diferencias en las respuestas de crecimiento y sobrevivencia de las especies permitieron categorizarlas en distintos estadios sucesionales (Cuadro 3). *H. floribunda* y *T. pittieri* mostraron características típicas de especies de sombra con una alta sobrevivencia y poco crecimiento mientras *I. densiflora* y *P. americana* se desarrollaron mejor bajo condiciones de luz con un alto crecimiento pero a costa de una alta mortalidad. *T. mexicana* tuvo valores muy altos y similares de sobrevivencia en ambos ambientes, y presentó un mayor crecimiento en el pastizal, lo que sugiere que la especie requiere de claros para regenerarse exitosamente.

Cuadro 2: Resultados del MANOVA para el efecto de ambiente y tiempo en las variables de altura, diámetro, N de hojas y herbivoría.

Variable	Altura		Diámetro		N de hojas		Herbivoría		
	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	g.l
Especie	62.2	< 0.0001*	40.86	< 0.0001*	6.75	< 0.0001*	2.53	0.04*	4
Ambiente	67.24	< 0.0001*	102.3	< 0.0001*	19.65	< 0.0001*	4.68	0.03*	2
Tiempo	1.87	0.0004*	2	< 0.0001*	2.33	0.0004*	35.9	< 0.0001*	12

4.3. Número de hojas y herbivoría:

Las diferencias en el número de hojas fueron significativas para todas las especies con excepción de *Pa* (Cuadro 4). En el bosque, la mayoría de las especies redujeron el número inicial de hojas, con *H. floribunda* mostrando la mayor disminución e *I. densiflora* y *T. mexicana* con ligeros incrementos. En el pastizal, *H. floribunda* y *T. mexicana* mostraron una disminución considerable, al punto de que algunos individuos quedaron casi totalmente defoliados, en contraste con *I. densiflora*, la cual aumentó gradualmente el número hasta casi triplicarlo en este ambiente (Fig. 3 E-F).

El daño por herbivoría mostró grandes diferencias a lo largo del año, según la especie y el ambiente (Fig. 3G-H). Los patrones de herbivoría mostraron diferencias significativas para todas las especies excepto *T. pittieri* la cual presentó los valores más bajos en el bosque (Cuadro 4). En este mismo ambiente, *I. densiflora* y *P. americana* presentaron la mayor cantidad de daño, aunque fueron las que sufrieron menor impacto en el pastizal, sitio donde *H. floribunda* presentó la mayor cantidad de daño durante el periodo de estudio.

Cuadro 3: Estado de sucesión de las especies de estudio según la respuesta mostrada de acorde a su sobrevivencia y altura (h) en los ambientes de bosque y pastizal.

Especie	Estrategia de sucesión	% sobrevivencia bosque	% sobrevivencia pastizal	h max bosque (cm)	h max pastizal (cm)
H. floribunda	Tolerante a la sombra	2	30.9	25	26
I. densiflora	Demandante de luz	90.2	58.2	44	190
P. americana	Demandante de luz	31.7	67.2	42.5	101
T. mexicana	Claros	80	82.2	55.5	83.5
T. pittieri	Tolerante a la sombra	58.3	58.5	25	34.5

4.4. Sobrevivencia:

La sobrevivencia mostró una gran variabilidad, con diferencias significativas entre sitios (X^2 = 86, g.l. 3, $p < 0.001$), ambientes (X^2=6,06, g.l. = 1, p = 0.01) y entre especies (Cuadro 5), siendo siempre mayor en el ambiente bosque (Cuadro 5, Fig. 4). En este sitio, *Pa* y *T. pittieri* mostraron la mortalidad más alta (aproximadamente 50% de individuos murieron), mientras que *H. floribunda* e *Id* presentaron tan solo 5 muertes durante el año de estudio. En el pastizal, únicamente *T. mexicana* mostró valores bajos de mortalidad con un 82% de sobrevivencia. Para el resto de especies, la mortalidad se situó siempre por encima del 40%, siendo *H. floribunda* el caso más extremo ya que menos de un tercio de los individuos sobrevivieron (Fig. 4B).

4.5. Apertura del dosel e IAF:

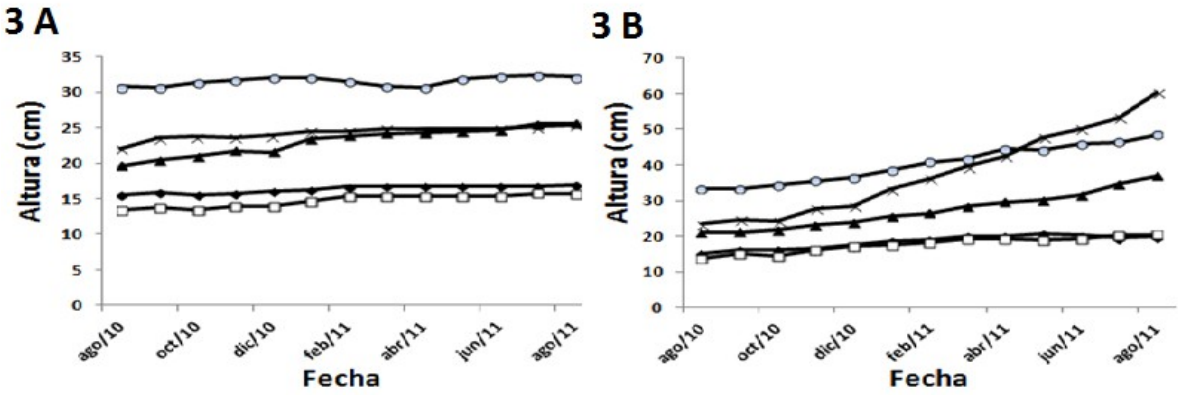
El valor promedio de apertura del dosel en los cuatro sitios fue de 18,6% con extremos que oscilaron entre 13,9 y 24,1% (Cuadro 6). El sitio 1 fue el que mostró la menor apertura con un valor promedio de 14,2%. En contraste, el sitio 2 con un 21,4% fue el que presentó

la menor cobertura. Los IAF se situaron entre 1,5 y 2,04 con un valor promedio de 1,77 (Cuadro 6). Las diferencias de cobertura e IAF entre los sitios no tuvieron ningún efecto sobre el crecimiento ni la sobrevivencia intra e interespecífica.

Cuadro 4: Resultados de la ANOVA para las diferencias entre ambientes en altura, diámetro, N de hojas y herbivoría de 5 especies arbóreas después de 13 meses de crecimiento. *Diferencias estadísticamente significativas.

Especie	Altura		Diámetro		N de hojas		Herbivoría		g.l
	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	
H. floribunda	2,51	0.012*	1,89	0.059*	1,98	0.047*	3.79	0.0004*	49
I. densiflora	7	< 0.0001*	10,94	< 0.0001*	8,85	< 0.0001*	1.95	0.04*	65
T. mexicana	2,02	0.04*	4,19	0.0001*	2,63	0.008*	1.59	<0.0001*	54
T. pittieri	2,19	0.03*	1,34	0,23	2,81	0.0064*	5.15	0.13	42
P. americana	4,09	0.002*	2,64	0.021*	1,44	0,21	3.01	0.01*	24

BOSQUE **PASTIZAL**



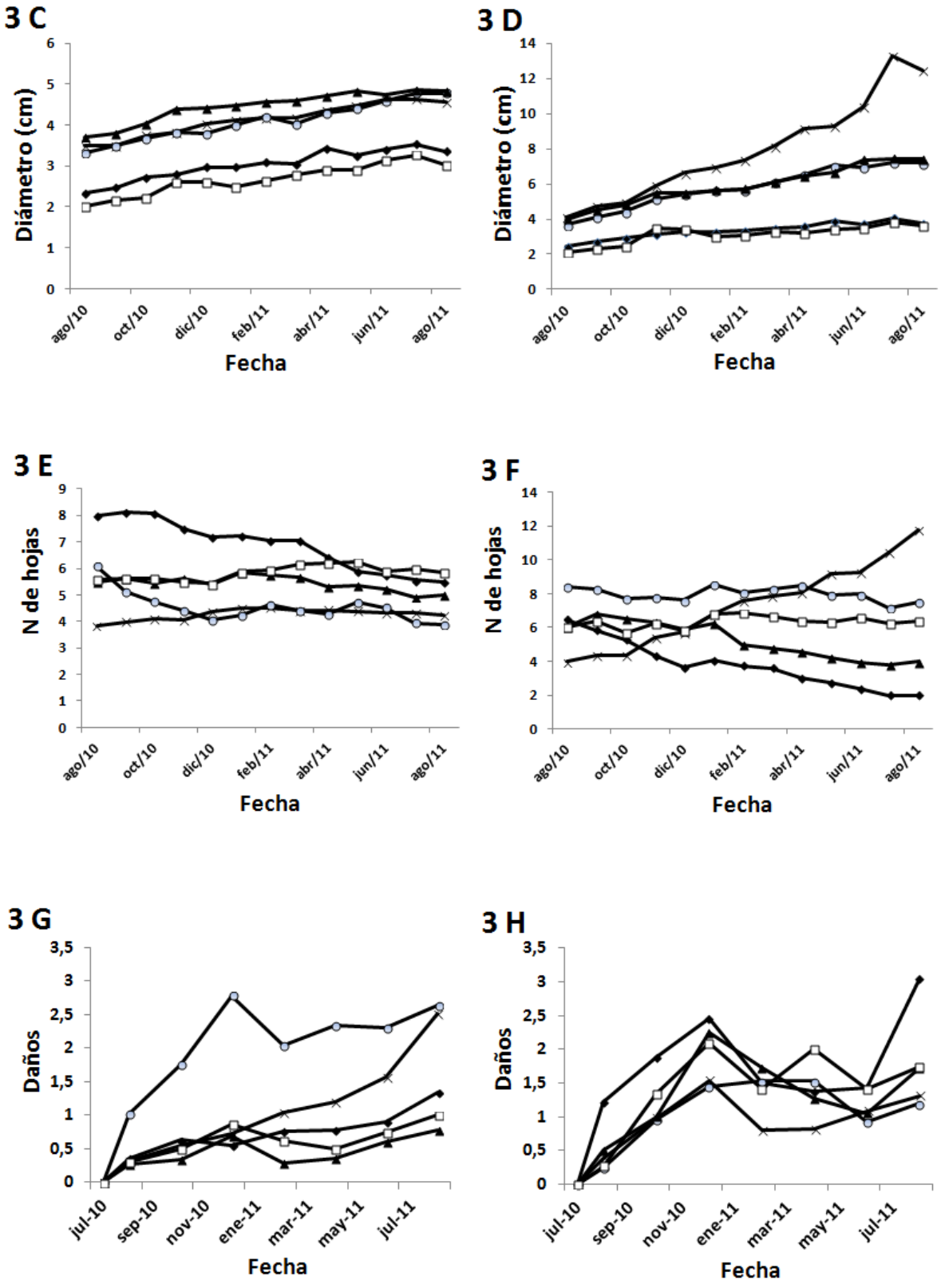

3 C
Diámetro (cm)
0
1
2
3
4
5
6
ago/10
oct/10
dic/10
feb/11
abr/11
jun/11
ago/11
Fecha
3 D
Diámetro (cm)
0
2
4
6
8
10
12
14
ago/10
oct/10
dic/10
feb/11
abr/11
jun/11
ago/11
Fecha
3 E
N de hojas
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
ago/10
oct/10
dic/10
feb/11
abr/11
jun/11
ago/11
Fecha
3 F
N de hojas
0
2
4
6
8
10
12
14
ago/10
oct/10
dic/10
feb/11
abr/11
jun/11
ago/11
Fecha
3 G
Daños
0
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
jul-10
sep-10
nov-10
ene-11
mar-11
may-11
jul-11
Fecha
3 H
Daños
0
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
jul-10
sep-10
nov-10
ene-11
mar-11
may-11
jul-11
Fecha
H. floribunda
I. densiflora
P. americana
T. mexicana
T. pittieri

Fig. 3: Valores promedio mensuales de altura, diámetro, número de hojas y daños a lo largo del año para 5 especies arbóreas en los ambientes de bosque y pastizal en la zona sur de Costa Rica.

Cuadro 5: Resultados de la MANOVA para la sobrevivencia de 5 especies arbóreas en los ambientes de bosque y pastizal después de 13 meses de crecimiento.*Diferencias estadísticamente significativas.

Especie	Wilcoxon	Valor p	g.l.
H. floribunda	118.57	<0.0001*	1
I. densiflora	64.1	<0.0001*	1
T. mexicana	5.43	0.02*	1
T. pittieri	5.34	0.021*	1
P. americana	22	<0.0001*	1

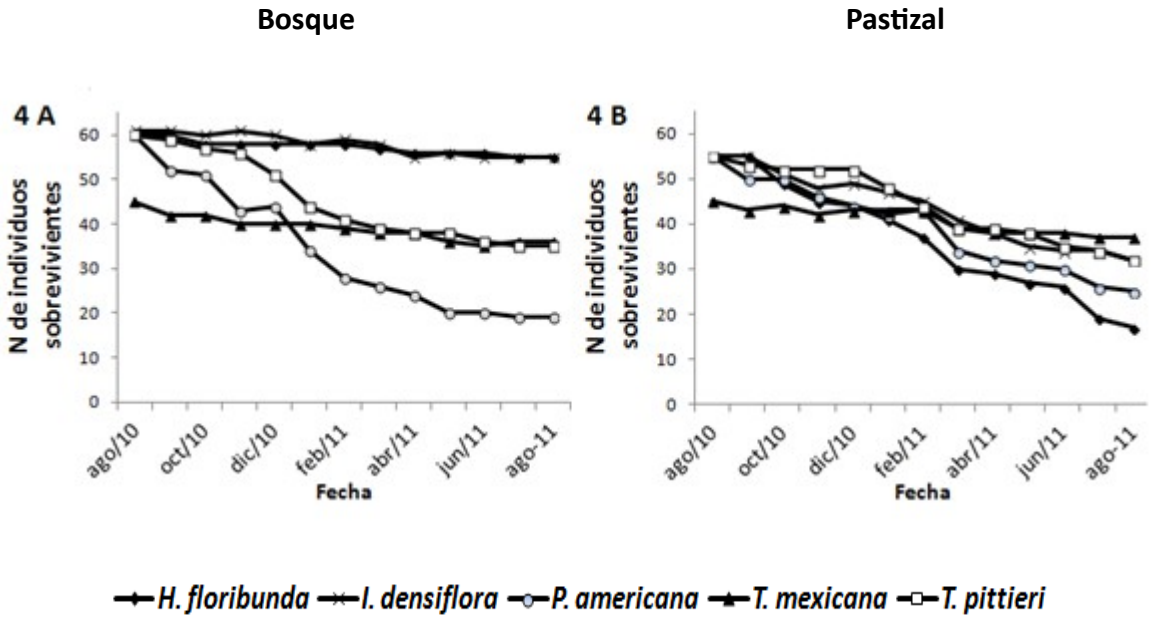


Fig. 4: Curvas de sobrevivencia para cinco especies arbóreas durante los trece meses de estudio en los ambientes de A) Bosque y B) Pastizal.

Cuadro 6: Valores de apertura del dosel e IAF para las tres parcelas ubicadas en cada uno de los cuatro sitios boscosos de estudio (para detalles de los sitios ver metodología y anexo I)

Sitio	Parcela	% apertura	IAF anillo 4
1	a	14,7	2,16
1	b	14,1	2,1
1	c	13,9	2,2
2	a	24,11	1,24
2	b	21,8	1,5
2	c	18,3	1,75
3	a	20,5	1,52
3	b	21,5	1,49
3	c	20,7	1,62
4	a	16,65	2,04
4	b	20,83	1,74
4	c	16,4	1,95
Promedio		18,62	1,77

5. Discusión

Distintos factores ambientales tales como la disponibilidad de luz, agua y nutrientes, así como el nivel de herbivoría inciden directamente en la tasa de crecimiento y sobrevivencia de las plantas. En este estudio se encontraron diferencias claras en cuanto a las respuestas de crecimiento de las 5 especies entre los ambientes de bosque y pastizal. Hay tres resultados generales que reflejan las diferentes estrategias de regeneración y de historia de vida de estas especies. En los pastizales hubo un mayor crecimiento, pero también una mayor mortalidad para todas las especies, siendo *I. densiflora* y *P. americana* las que se desarrollaron mejor en el pastizal y *H. floribunda*, *T. mexicana* y *T. pittieri* las que tuvieron una mejor respuesta en el bosque. Las diferencias se debieron principalmente a los factores de disponibilidad de luz y al impacto de la herbivoría.

En el pastizal tuvo lugar un mayor incremento en altura y diámetro para todas las especies debido a una mayor disponibilidad de luz. Sin embargo, las condiciones adversas de temperatura y radiación causaron una mayor mortalidad y facilitaron daños por herbivoría. Por último, el número total de hojas fue la única variable que no mostró ningún incremento en los dos ambientes. Estos resultados concuerdan con estudios que han comparado el desarrollo y sobrevivencia de plántulas de distintas especies tropicales en bosques y pastizales (Nepstad *et al*. 1996; Cole *et al*. 2010).

5.1. Efecto del ambiente lumínico sobre el crecimiento y la sobrevivencia:

La disponibilidad de luz posiblemente representó el principal factor en determinar el crecimiento y sobrevivencia de las plantas, por lo que permitió diferenciar entre dos grupos, las tolerantes a la sombra y las demandantes de luz (cuadro 3). Valores lumínicos extremos, ya sea por debajo del punto de compensación en sitios muy sombreados, o cercanos a la exposición total a la luz en medios abiertos, son perjudiciales para la mayoría de las especies, con excepción de un grupo reducido de especies adaptadas a estas condiciones extremas (Swaine & Whitmore, 1988; Montgomery & Chazdon, 2002; Bloor & Grubb, 2003).

La exposición a alta irradiación es sólo provechosa para las especies catalogadas como heliófitas o pioneras, las cuales logran aprovechar el exceso de luz gracias a su mayor tasa fotosintética, una mayor transpiración, y una mayor plasticidad morfológica expresada en el corto plazo (Bazzaz, 1984; Ashton & Berlyn, 1992). Ninguna de las especies utilizadas en este estudio crece naturalmente como pionera, y más bien, se encuentran habitualmente en el interior de bosques maduros, donde rara vez están expuestas a condiciones de alta radiación por periodos prolongados (Brokaw, 1985; Clark *et al*. 1993). Esto concuerda con la alta mortalidad observada en el pastizal, ya que para estas especies una alta intensidad lumínica provoca daños al aparato fotosintético debido al sobrecalentamiento, pérdida de agua, y fotoinhibición (Pearcy, 1990).

I. densiflora y *P. americana* mostraron características de especies demandantes de luz con una alta mortalidad compensada por un alto crecimiento (Coley, 1988). Ambas se encuentran reportadas creciendo en áreas abiertas, lo cual favorece su capacidad de crecer en el pastizal (González & Poveda, 2007; Zamora & Pennington, 2001). Su alta mortalidad y daño de herbivoría en el bosque puede deberse a que la inversión en adaptación a la luz implica una desventaja en condiciones de sombra. Mantener un área foliar alta y tasas fotosintéticas elevadas conllevan a una menor inversión en defensa y un mayor gasto energético de mantenimiento, lo cual es difícil de lograr bajo condiciones de

luz limitadas (Kitajima, 1994). Otros estudios para grupos de especies arbóreas con altos requerimientos de luz han mostrado que la sobrevivencia de plántulas en bosques secundarios llega a ser menor al 10% en periodos de un año (Guariguata, 2000).

El crecimiento rápido bajo condiciones de alta irradiación también ha sido observado en otras especies tropicales, particularmente las que se regeneran en claros (Denslow, 1987). Los resultados encontrados con estas especies sugieren que son capaces de persistir inicialmente bajo condiciones de sombra, pero necesitan en algún momento exponerse a condiciones de luz para poder desarrollarse satisfactoriamente lo que explicaría su presencia como plántulas en el bosque.

H. floribunda, *T. mexicana* y *T. pittieri* mostraron características de tolerancia a la sombra lo cual se evidenció en los menores daños, bajo crecimiento y baja mortalidad en el bosque, y un pobre crecimiento en el pastizal. El bajo crecimiento mostrado en condiciones de sombra se debe a que la principal presión adaptativa en este ambiente está relacionada con asegurar la sobrevivencia, lo cual implica tasas de crecimiento lento y en ocasiones incapacidad de responder a incrementos súbitos de luz (Kitajima, 1994; Poorter, 1999). Este compromiso adaptativo ocurre debido a que en condiciones bajas de recursos es más importante mantener un balance de carbono positivo lo cual se logra disminuyendo el crecimiento e invirtiendo en estructuras de almacenamiento y defensa, las cuales son costosas de elaborar bajo condiciones de sombra (Coley *et al*. 1985; Gilbert *et al*. 2006). Esto permite una mayor capacidad de recuperarse en caso de sufrir daños o afrontar periodos prolongados de sequía u oscuridad (Myers & Kitajima, 2007). La mayoría de trabajos realizados con plántulas en sotobosque han mostrado tasas de crecimiento muy bajas lo cual concuerda con este estudio (Clark & Clark, 1992).

5.2. Respuestas de las especies en los distintos ambientes:

Aunque todas las especies mostraron características tanto de tolerantes a la sombra o de demandantes de luz, los patrones de respuesta individuales fueron distintos. En especies tropicales de sombra se ha encontrado una gran variabilidad en la respuesta del

crecimiento ante distintos niveles de luz, así como cambios en los requerimientos de luz a lo largo de la ontogenia (Clark & Clark, 1992; Rüger *et al*. 2009).

I. densiflora presentó el mejor crecimiento en el pastizal por lo que su potencial como especie para restauración en sitios degradados es alto. Davidson *et al*. (1999) mostraron niveles de sobrevivencia superiores al 90% para esta especie en pastizales degradados, muy por encima a los encontrados en este trabajo. La principal razón para esta diferencia fue la altura promedio inicial, ya que en el estudio de Davidson *et al*. (1999) ésta fue más del doble que la utilizada en este trabajo. El tamaño inicial de siembre constituye un factor crítico en la sobrevivencia de plántulas en pastizales (Gerhardt, 1994; Martínez-Garza *et al*. 2013). Si bien este es un factor relevante en proyectos de reforestación, el presente estudio se acerca más a la realidad que experimentan las plántulas dispersadas de forma natural en el campo ya que el establecimiento en un hábitat tiene lugar después de la germinación, y en este caso, las plántulas inician su regeneración teniendo un tamaño pequeño.

Entre las especies de sombra, *T. mexicana* fue la que mostró mayor crecimiento, con una sobrevivencia semejante en ambos ambientes y un crecimiento intermedio en el pastizal, lo que demuestra una respuesta más flexible ante la disponibilidad de luz. A pesar de ser una especie típica de bosques maduros, *T. mexicana* también llega a ser común en fragmentos boscosos, sitios donde hay mayor efecto de borde e intensidad lumínica (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2007; Sugiyama & Peterson, 2013). Sugiyama & Peterson (2013) encontraron que en condiciones de borde, las plántulas de *Tm* pueden tener una alta mortalidad durante el primer año de germinadas. Este mismo estudio sugiere que después de este periodo las plántulas son capaces de adaptarse a ambientes de alta luminosidad. Esto podría explicar la variabilidad en la respuesta de esta especie, con algunos individuos muriendo y otros creciendo satisfactoriamente, ya que al momento de la siembra las plantas tenían unos 8 meses en vivero.

En contraste, *H. floribunda*, *T. pittieri* y *P. americana* tuvieron un crecimiento y sobrevivencia muy bajos en ambos ambientes, por lo que no son idóneas para la regeneración de pastizales al menos en las primeras etapas de sucesión. *H. floribunda*

pudo sobrevivir efectivamente bajo la sombra típicas del sotobosque pero su capacidad para crecer en estas condiciones es limitada. Otras especies típicas de sombra que han mostrado este tipo de desarrollo suelen ser de crecimiento lento, poseer gran tolerancia a la sombra y responden muy lentamente a incrementos de luz (Sylvester & Avalos, 2013).

5.3. Efecto del hábitat sobre el crecimiento y la sobrevivencia:

Las condiciones abióticas adversas presentes en el pastizal generaron una alta mortalidad de plántulas. La mayor exposición a la luz no solo daña el aparato fotosintético, sino que aumenta el déficit hídrico producto de una mayor evapotranspiración. Si bien la mortalidad no fue particularmente alta durante la época seca, algunas especies (*T. pittieri*, *H. floribunda*) mostraron un incremento en la mortalidad durante este periodo, especialmente en el pastizal. El aumento en mortalidad de plántulas por sequías prolongadas está bien documentado, tanto en condiciones naturales como en proyectos de restauración (Gerhardt, 1994; Martínez *et al*. 2013). Asimismo, la alta precipitación producto del fenómeno de La Niña, posiblemente evitó una mortalidad aún mayor.

Las especies de crecimiento lento son particularmente vulnerables a épocas secas, ya que sus raíces no son capaces de alcanzar sitios del suelo con suficiente humedad, lo que se evidenció en la mayor mortalidad de las tolerantes a la sombra. A su vez, existen especies asociadas a sitios de mayor humedad las cuales se ven muy afectadas si enfrentan condiciones de sequía. Tal fue el caso de *H. floribunda,* la cual se ha sido asociada a áreas pantanosas y riparias (Harms *et al*. 2001).

En los pastizales son frecuentes los suelos compactados, erosionados y con menor cantidad de nutrientes. Esto fue particularmente evidente en el sitio 3 donde se practica la ganadería desde hace 5 décadas, y en donde únicamente 14 de las 75 plantas sembradas sobrevivieron durante el periodo de estudio (Anexo III). Otro trabajo realizado en el sitio de estudio atribuyó la menor sobrevivencia de plántulas en pastizales a la baja disponibilidad de nutrientes (Cole *et al*. 2010).

En los pastizales también son comunes mayores daños por herbivoría y exceso de luz así como la mortalidad por sequía (Holl & Quiros-Nietzen, 1999; Massad *et al*. 2011). En este caso, las tres especies típicas de bosque mostraron daños por herbivoría considerables en el pastizal en contraste con la poca afectación que tuvieron dentro del bosque. En suelos de baja fertilidad pueden existir mayores daños de herbivoría y menor capacidad de compensarlos debido a que las plantas poseen menos recursos para desarrollar defensas (Coley *et al*. 1985).

Algunas especies arbóreas tropicales requieren tipos de suelos, nutrientes y topografía muy específicas, de la misma forma se ha encontrado que la cantidad de nutrientes en el suelo puede ser igual de importante que la disponibilidad de luz para el crecimiento en plántulas de especies tropicales (Ceccon *et al*. 2003; Holste *et al*. 2011). Estas variables no fueron analizadas en este trabajo pero posiblemente afectaron los resultados. Otros estudios en plántulas de especies de crecimiento lento han encontrado un pobre desarrollo y capacidad de responder a variables abióticas como luz o nutrientes a lo largo de todo su gradiente (Montgomery, 2004).

La forma de crecimiento y distribución de biomasa también está relacionada con las condiciones en que crecen las plantas y pueden ser muy variables entre especies (Saldaña-Acosta *et al*. 2009). En general, hay un incremento en la distribución de biomasa hacia los tejidos encargados de obtener el recurso limitante, ya sean raíces u hojas (Brouwer, 1983; Poorter & Nagel, 2000). En condiciones de bosque bajo dosel cerrado, la disponibilidad de luz es por lo general el principal recurso limitante, mientras que en el pastizal son el agua y los nutrientes. Si bien en este estudio no se determinó la distribución de biomasa, los patrones de crecimiento permiten inferir características generales de las estrategias de distribución de recursos. La altura y diámetro mostraron consistentemente un crecimiento positivo, siendo siempre mayor en el pastizal que en el bosque para todas las especies. Sin embargo, esto no ocurrió con el número de hojas, las cuales, con excepción de *I. densiflora*, se mantuvieron constantes, o inclusive disminuyeron.

La baja producción y reducción de hojas en el pastizal podría deberse a que bajo condiciones de luz excesivas es de mayor importancia distribuir biomasa en raíces debido

al estrés hídrico y la baja disponibilidad de nutrientes (Gardiner & Hodges, 1998; Palow & Oberbauer, 2009). Es conocido que el aparato fotosintético de hojas desarrolladas bajo la sombra posee dificultades para aclimatarse a la luz en el corto plazo, por lo que se pudieron tornar menos eficientes una vez trasladadas de ambiente (Oguchi *et al*. 2003). A su vez, la demanda de agua y nutrientes pudo haber sido intensa, lo que provocó la caída de estas hojas para evitar un balance de carbono negativo. Los daños por herbivoría provocan una disminución en el área foliar, lo cual se vio agravado en el pastizal por la presencia de hormigas zompopas. En el caso del bosque solo *I. densiflora* mostró un aumento leve en el número de hojas, lo cual concuerda con el bajo crecimiento y acumulación de biomasa que tiene lugar en la sombra (Sack & Grubb, 2002). Otros estudios con plantas en condiciones similares también han mostrado una reducción en el número de hojas (Palow & Oberbauer,2009).

Según la hipótesis de crecimiento-sobrevivencia una mayor sobrevivencia se da a costa de un crecimiento lento, además plantas en sitios con disponibilidades bajas de luz invierten mayor cantidad de biomasa en tejido fotosintético y menos en raíces y tallos (Walters *&* Reich, 1996; Montgomery, 2004). Sin embargo, los patrones mostrados por varias de las especies en este estudio no siguieron estas tendencias. Existen otros factores que podrían haber influido en este resultado. El periodo corto de estudio no permite proyectar los resultados en el largo plazo y especialmente a otros estadios ontogenéticos. Por ejemplo *I. densiflora* mostró la menor mortalidad en el bosque pero también el mayor nivel de daños en este ambiente. En el extremo opuesto, *T. pittieri* tuvo valores de sobrevivencia similares en ambos ambientes, pero los daños sufridos en el bosque fueron mucho menores que los observados en el pastizal. A su vez los individuos sobrevivientes de las tres especies catalogadas como tolerantes a la sombra sufrieron daños mucho menores en el bosque. En todos los casos, es posible que esto influya en la sobrevivencia a corto y mediano plazo, pues las plantas con mayores daños por herbivoría presentan mayor mortalidad, además de que el nivel de daños puede afectar la sobrevivencia a largo plazo (Eichhorn *et al*. 2010).

5.4. Efecto de la estructura del dosel:

Los valores de apertura del dosel acá reportados son semejantes a los de otros estudios realizados en bosques tropicales (Clark & Clark, 1993; Sylvester & Avalos, 2013). La apertura puede influir en la distribución, crecimiento y sobrevivencia de plántulas (Gray & Spies, 1996; Enoki & Abe, 2004), sin embargo en este trabajo la estructura del dosel no influyó en las diferencias en el crecimiento entre sitios.

La cobertura puede variar considerablemente en términos variables y temporales (Frazer *et al*. 2000). Sin embargo en este estudio los sitios y parcelas fueron seleccionados de forma aleatoria estratificada buscando sitios con valores de cobertura semejantes lo que impidió que existieran grandes diferencias en la estructura del bosque. Adicionalmente en bosques secundarios la estructura suele ser mas homogénea en comparación con bosques maduros (Chazdon, 1984).

La apertura no tuvo efecto en las diferencias en la sobrevivencia entre sitios. Sin embargo los valores de cobertura encontrados en este trabajo son cercanos al 20% que es donde se ha reportado un mejor desarrollo, sobrevivencia y capacidad fotosintética para plantas (Poorter, 1999; Montgomery, 2004; Yang *et al*. 2011). Esto explica la mayor sobrevivencia de las especies en el bosque.

5.5. Efectos del ambiente y diferencias interespecíficas sobre el AFE:

Los valores de AFE fueron mayores para todas las especies en los sitios con menor disponibilidad de luz, donde a su vez se presentó menor crecimiento. Estos resultados concuerdan con otros estudios realizados tanto en condiciones de invernadero (Huante & Rincón, 1998; Saldaña-Acosta *et al*. 2009) como en el campo (Chen, 1997; Vincent, 2006; Poorter & Rozendaal, 2008), los cuales han atribuido los cambios a las distintas estrategias

de regeneración las especies y a las adaptaciones existentes para maximizar el recurso lumínico en los diferentes ambientes.

En condiciones bajas de luz, el recurso lumínico es el principal factor físico que limita el crecimiento de las plantas, por lo que estas invierten una mayor cantidad de biomasa en hojas con valores de AFE altos (Coley *et al*. 1985; Reich *et al*. 1998). Esto permite tener áreas y tasas fotosintéticas mayores por unidad de masa, lo que aumenta la eficiencia en la captura de la luz al permitir una mejor capacidad de absorción de fotones (Evans & Poorter, 2001; Poorter, 2005).

Plantas expuestas a altas intensidades lumínicas poseen AFE bajos ya que elaboran hojas más compactas, pequeñas, y de mayor grosor, con mayor número de cloroplastos y enzimas fotosintéticas (Kamaluddin & Grace, 1992; Evans & Poorter, 2001). A su vez, invierten una menor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno, lo que permite mejorar los niveles de fotosíntesis (Björkman 1981; Evans & Poorter, 2001). Abrams & Kubiske (1990) mostraron para una misma especie el valor del AFE en condiciones de sombra es alrededor del doble en comparación de plantas expuestas a alta irradiación.

Si bien los valores de crecimiento y AFE suelen estar directamente relacionados, en este estudio las plantas que se desarrollaron en el pastizal tuvieron mayor crecimiento, pero valores de AFE bajos. Esto puede atribuirse a las múltiples condiciones adversas presentes en los pastizales, (ver Nepstad *et al*. 1996; Holl *et al*. 2000) lo cual provoca que las plantas inviertan menor cantidad de recursos en crecimiento, disminuyendo el contenido de nitrógeno (AFE alto) (Cornelissen *et al.* 1996) y aumentando la distribución de recursos hacia la defensa (AFE bajo) (Harms & Mattson, 1992; Bergelson & Purrington, 1996).

Condiciones lumínicas altas pueden ocasionar daños al aparato fotosintético y una disminución en la eficiencia en la conductividad de los estomas, especialmente en especies adaptadas a la sombra (Valladares & Pearcy, 1997; Favaretto *et al*. 2011). Bajo estas condiciones, las plantas elaboran estructuras como tricomas, capas de parénquima de empalizada adicionales y hojas más anchas, duras y gruesas (Björkman 1981; Kitajima &

Poorter, 2010). Estas adaptaciones anatómicas disminuyen los valores de AFE ya que implican distribuir mayor biomasa sobre un área similar.

Dos de los efectos más comunes y estresantes en pastizales degradados son el déficit hídrico y la baja disponibilidad de nutrientes. Ambos factores están asociados con valores de AFE bajos, principalmente al provocar un incremento en el grosor de las hojas (Fichtner & Schulze, 1992; Poorter & De Jong, 1999). Esto permite una reducción en la transpiración y disminuye el riesgo de marchitez (Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Markesteijn & Poorter, 2009), incrementando la longevidad foliar, lo cual aumenta el tiempo para recuperar la inversión de carbono en ambientes pobres en recursos. Cunningham *et al*. (1999) y Wright & Westoby (2001) encontraron menor AFE en ambientes con baja precipitación y pobres en nutrientes lo cual provocó un aumento en el grosor de la lámina y una disminución del potencial de hidratación.

Otro factor que se ha asociado a valores bajos de AFE son los daños provocados por herbivoría (Cooke *et al*. 1984; Kitajima, 1994). En este estudio, este fue mucho mayor en el pastizal. En estas condiciones suelen ocurrir adaptaciones fisiológicas que implican la elaboración de compuestos pesados y ricos en carbono, y que por ende, disminuyen los valores de AFE (Bryant *et al*. 1983). Entre estos metabolitos secundarios están terpenos, fenoles y taninos los cuales resultan tóxicos o poco digeribles para posibles depredadores (Coley, 1988; Coley & Barone, 1996; Cunningham *et al*. 1999).

Las diferencias de AFE interespecíficas pueden deberse a variantes adaptativas asociadas al sitio de regeneración en el que comúnmente crecen estas especies. *T. mexicana* y *T. pittieri* se regeneran principalmente en bosques maduros o sotobosques sombreados por lo que presentaron los menores valores de AFE en ambos ambientes, lo cual es una característica asociada a las especies tolerantes a la sombra (Saldaña-Acosta *et al*. 2009).

H. floribunda presentó mayores valores de AFE en ambos ambientes, aunque mostró respuestas contrarias a lo esperado, con muy poco crecimiento en la luz y baja mortalidad en la sombra. Valores de AFE altos suelen originar mayor mortalidad en la sombra y se han asociado a especies de rápido crecimiento en áreas abiertas (Walter & Reich, 1999).

Sin embargo, ninguna de estas dos características fue observada para esta especie. Es posible que este estudio por su periodo relativamente corto no haya podido captar los patrones para *H. floribunda* en el pastizal donde los daños iniciales pudieron mermar su crecimiento. Asimismo *H. floribunda* es catalogada como tolerante a la sombra (Croat, 1978), las cuales pueden mantenerse en el sotobosque por periodos prolongados de tiempo esperando las condiciones adecuadas para crecer.

I. densiflora mostró una plasticidad considerable, con valores altos en el bosque y bajos en el pastizal. *I. densiflora* es común tanto en áreas abiertas como bosques primarios y posee un gradiente altitudinal amplio (Zamora, 2010) por lo que es posible que posea adaptaciones para sobrevivir en ambos ambientes. Davidson *et al*. (2002) encontraron para esta especie en condiciones de invernadero valores menores de AFE con daños al aparato fotosintético en exposición total de luz, y valores iguales en sombra alta y parcial pero con mayor crecimiento en este último, por lo que sugirieron que el mejor desarrollo se da bajo condiciones intermedias.

En resumen los valores de AFE encontrados en este estudio concuerdan con los patrones encontrados en otros trabajos. Los mayores valores para plantas bajo la sombra se relacionan con capacidad de maximizar la captura de luz, mientras que los bajos valores en pastizales tienen lugar en respuesta a los factores estresantes a que están expuestas en este ambiente.

6. Conclusiones

Las diferencias en las respuestas mostradas intra e interespecíficas se deben a las distintas estrategias utilizadas por las plantas para sobrevivir y adaptarse en los dos ambientes. Esto es consistente con las estrategias de historias de vida descritas para algunas de estas especies, así como las que fueron observadas en este estudio. Los

factores más relevantes en este comportamiento fueron las diferencias contrastantes de luz entre ambientes así como las condiciones adversas presentes en el pastizal.

A nivel de especie *I. densiflora* y *P. americana* mostraron características de demandantes de luz, mientras *H. floribunda*, *T. mexicana* y *T. pittieri* mostraron respuestas típicas de especies tolerantes a la sombra. *I. densiflora* y *T. mexicana*, debido a su buen crecimiento en los respectivos ambientes, mostraron potencial para restauración de pastizales o bosques degradados.

Los resultados de este estudio describen patrones generales sobre la historia de vida y ecología de las especies en las primeras etapas de regeneración, las cuales son críticas para entender la capacidad de una especie de establecerse en un hábitat determinado y a su vez sirven como herramienta base en la posible utilización de estas en proyectos de reforestación y restauración en ambientes degradados.

7. Referencias

Abrams, M.D., & M.E. Kubiske. 1990. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade tolerance rank. Forest Ecology and Management 31: 245–253.

Aide, T.M., J. K. Zimmerman., J.B. Pascarella., L. Rivera & H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. Restoration Ecology 8: 328-338.

Agyeman, V.K., M.D. Swaine & J. Thompson. 2003. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. Journal of Ecology 87: 815-827.

Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera G. & A.C. Newton. 2004. Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. Restoration Ecology 12:412-418.

Alvarez-Clare, S., & Avalos, G. 2007. Light interception efficiency of the understory palm *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* under deep shade conditions. Ecotropica 13: 1-8.

Angelsen, A. & D. Kaimowitz. 1999. Rethinking the causes of deforestation: Lessons from economic models. The World Bank Research Observer 14: 73-98.

Arroyo-Rodríguez, V. & S. Mandujano. 2006a. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata.* International Journal of Primatology 27:1079-1096.

Arroyo-Rodríguez, V. & S. Mandujano. 2006b. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. Biodiversity and Conservation 15: 4159-4179.

Arroyo-Rodríguez, V., & S. Mandujano. 2007. Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano, p. 179-196. *En* Harvey, A. & J.S. Méndez (eds.). Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio, Heredia, CR.

Ashton, P.M.S., & G.P. Berlyn. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. New Phytologist 121: 587-596.

Ashton, M.S. 1995. Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in the simulated light environments of a rain forest. Forest Ecology and Management. 72: 1-12.

Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of Neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. Journal of Ecology 72: 777-795.

Augspurger, C.K. & C.K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. Oecologia 61: 211-217.

Baraloto, C., D.E. Goldberg & D. Bonal. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. Ecology 86: 2461-2472.

Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet-tropical forest and their species strategies, p. 233-243. *En* Medina, E., H.A. Mooney. & C.A. Yanes (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. W. Junk, The Hague.

Behnin, J.K.A. 2006. Agriculture and Deforestation in the Tropics: A critical theoretical and empirical review. Ambio 35: 9-16.

Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of Forest Fragmentation on Seedling Abundance in a Tropical Rain Forest. Conservation Biology 12: 380-389.

Benitez-Malvido, J., G. García-Guzmán & I.D. Kossmann-Ferraz. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. Biological Conservation 91: 143-150.

Bergelson, J., & Purrington, C. B. 1996. Surveying patterns in the cost of resistance in plants. American Naturalist 536-558.

Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities, p. 57–107 *En* O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12 A, Springer-Verlag, Berlin.

Bloor, J.M.G. & P.J. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: Trends among 15 shade-tolerant rain forest tree species. Journal of Ecology 91: 77-85.

Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66: 682-687.

Brouwer, R. 1983. Functional equilibrium: sense or nonsense? Netherlands Journal of Agriculture and Science 31: 335–348.

Brown, N. 1996. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap. Forest Ecology and Management 82: 239-244.

Bryant, J. P., F S. Chapin. & D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. Oikos 40: 357-368.

Burgess, J.C. 1993. Timber production, timber trade and tropical deforestation. Ambio 22: 136-143.

Butterfield, R.P. 1995. Promoting biodiversity: advances in evaluating native species for reforestation. Forest Ecology and Management 75: 111-121.

Caldwell, M.M. & Pearcy R.W. 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground. Academic Press, San Diego, California EEUU.

Cascante, A., M. Quesada., J. Lobo & E. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman.* Conservation Biology 16:137-147.

Ceccon, E., P. Huante & J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. Forest Ecology and Management 182: 387-402.

Chazdon, R.L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 72: 553-564.

Chazdon, R.L. 2014. Second Growth. The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. University of Chicago Press, Chicago, 449 pp.

Chen, H.Y.H. 1997. Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. Canadian Journal of Forest Restoration 27:1383-1393.

Clark, D.A. & D.B. Clark. 1992. Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a Neotropical Rain Forest. Ecological Monographs 62: 315-344.

Clark, D.B. & D.A. Clark. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. Biotropica 25: 397-407.

Clark, D.B., D.A. Clark., & P. M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. Biotropica 25: 397-407.

Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology 12: 735-739.

Cole, R.J., K.D. Holl & R.A. Zahawi. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. Ecological Applications 20: 1255-1269.

Cole, R.J., K.D. Holl., C.L. Keene & R.A. Zahawi. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. Forest Ecology and Management 261: 1590-1597.

Coley, P.D., J.P. Bryant. & F.S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. Science 230: 895-899.

Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. Oecologia 74: 531-536.

Coley, P.D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. Annual Review of Ecology and Systematics 27: 305-335.

Cordeiro, N.J. & H.F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. Conservation Biology 15: 1733-1741.

Cooke, F.P., J.P. Brown., & S. Mole. 1984. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. Biotropica 16: 257-263.

Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, CA, 943 pp.

Cunningham, S.A., B. Summerhayes. & M. Westoby. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. Ecological Monographs 69: 569-588.

Davidson, R., D. Gagnon., Y. Mauffette. & H. Hernandez. 1999. Early survival, growth and foliar nutrients in native Ecuadorian trees planted on degraded volcanic soil. Forest Ecology and Management 105: 1-19.

Davidson, R., Y. Mauffette. & D. Gagnon. 2002. Light requirements of seedlings: a method for selecting tropical trees for plantation forestry. Basic and applied ecology 3: 209-220.

DeFries, R.S., T. Rudel., M Uriarte & M. Hansen. 2010. Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. Nature Geoscience 3: 178-181.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 431-451.

Eichhorn., M.P., R. Nilus., S.G. Compton., S.E. Hartley & D.R.P. Burslem. 2010. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. Ecology 91: 1092-1101.

Engelbrecht, B.M.J. & T. A. Kursar. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. Oecologia 136: 383-393.

Enoki, T. & A. Abe. 2004. Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. Plant Ecology 173: 283-291.

Evans, J.R. & H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell and Environment 24: 755-767.

FAO, 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales. ONU. Roma, Italia, 12 pp.

Favaretto, V.F., C.A. Martínez., H. H. Soriani., & R.P.M. Furriel. 2011. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. Environmental and Experimental Botany 70: 20-28.

Fichtner, K. & E. D. Schulze. 1992. The effect of nitrogen nutrition on growth and biomass partitioning of annual plants originating from habitats of different nitrogen availability. Oecologia 92: 236-241.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. Tree 11:119-124.

Fox, G.A. 2001. Failure-time Analysis. *En* Schneiner, S.M. & J. Gurevitch (eds). Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press, USA.

Frazer, G.W., J.A. Trofymow. & K.P. Lertzman. 2000. Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. Canadian Journal of Forest Research 30: 239-256.

Gardiner, E.S. & J.D. Hodges. 1998. Growth and biomass distribution of cherry bark oak *Quercus pagoda* Raf. seedlings as influenced by light availability. Forest Ecology and Management 108: 127-134.

Garnier, E., B. Shipley., C. Roumet & G. Laurent. 2001. A Standardized Protocol for the Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content. Functional Ecology 15: 688-695.

Gerhardt, K. 1994. Seedling development of four tree species in secondary tropical dry forest in Guanacaste, Costa Rica. Doctoral dissertation, Uppsala University, Uppsala, Sweden.

Geist, H.J. & E.F. Lambin. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. BioScience 52:143-150.

Gilbert, B., S. J. Wright., H.C. Muller-Landau., K. Kitajima & A. Hernandez. 2006. Life History Trade-Offs in Tropical Trees and Lianas. Ecology 87:1281-1288.

González, J. 2010. Flacourtiaceae, 782–816 p. *En* B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds.). Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. V. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden, USA.

González, J. & L.J. Poveda. 2007. Lauraceae, 90-172 p. *En* B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds.). Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. VI. Monogr.Syst. Bot. Missouri Bot. Garden, USA.

Gravel, D., C.D. Canham., M. Beaudet & C. Messier. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. Oikos 119:475-484.

Gray, A.N. & T.A. Spies. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. Journal of Ecology 84: 635-645.

Guariguata, M.R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in Neotropical secondary forest: Management implications. Ecological Applications 10: 145-154.

Hammel B.E., M.H. Grayum., C. Herrera & N.Zamora (eds). 2007. Manual de Plantas de Costa Rica Vol. VI (Halogaraceae-Phytolaccaceae). Missouri Botanical Garden, EEUU.

Harms, D.A. & W.J. Mattson. 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. The Quarterly Review of Biology 67: 287-335.

Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. Journal of Ecology 89: 974–959.

Harrison, S. & E. Bruna. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? Ecography 22: 225-232.

Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics, p. 617-638 *En:* P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman (eds.). Tropical trees al living systems. Cambridge University Press, Cambridge, England.

Harvey, C.A. & W.A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. Agroforestry Systems 44: 37-68.

Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José, Costa Rica. 216 p.

Holdridge, L.R. ,L.J. Poveda & Q. Jiménez. 1997. Árboles de Costa Rica Vol.1. CCT, San José, Costa Rica. 522 p.

Holste, E.K. R.K. Kobe & C.F. Vriesendorp. 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. Ecology 92:1828–1838.

Holl, K.D. & E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. Biological Conservation 87: 391-395.

Holl, K.D., M.E. Loik., E.H.V. Lin & I.A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. Restoration Ecology 8:339-349.

Hooper, E., R. Condit & P. Legendre. 2002. Response of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. Ecological Applications 12: 1626-1641.

Huante, P. & E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. Oecologia 113: 53-66.

Hubbell, S.P., R.B. Foster; S.T. O´Brien; K.E. Harms; R. Condit; B. Wechsler; S.J. Wright & S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical forest. Science 283: 554-557.

HubbellHubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography MPB-32 Vol. 32. Princeton University Press.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. The American Naturalist 104: 501-508.

Jump, A.S. & J. Peñuelas. 2006. Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 8096-8100.

Kaimowitz, D. 1996. Livestock and Deforestation Central America in the 1980s and 1990s: A Policy Perspective. Center for International Forestry Research, Jakarta.

Kamaluddin, M., & J. Grace. 1992. Photoinhibition and Light Acclimation in Seedlings of *Bischofia javanica*, a Tropical Forest Tree from Asia. Annals of Botany 69: 47-52.

Kennard, D.H. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. Journal of Tropical Ecology 18: 53-66.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98: 419-428.

Kitajima, K. & L. Poorter. 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees, 172-188 *En* W.P. Carston & S.A. Schnitzer (eds.). Tropical forest community ecology. Blackwell, Oxford. UK.

Kitajima, K., & L. Poorter. 2010. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. New Phytologist 186: 708-721.

King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. Journal of tropical ecology, 12: 25-44.

Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. Ecology 80: 187-201.

Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). Systematic Biology 8: 354-368.

Lamb, D. & D. Gilmour. 2003. Rehabilitation and Restoration of Degraded Forest. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and WWF, Gland, Switzerland.

Laurance, W.F., A.K.M. Albernaz., G. Schroth., P.M. Fearside., S. Bergen., E.M. Venticinque & C. D. Costa. 2002. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. Journal of Biogeography 29: 737-748.

Laurance, W.F., H.E.M. Nascimento., S. G. Laurance., A. Andrade., J.E.L.S. Ribeiro., J.P. Giraldo., T.E. Lovejoy., R. Condit., J. Chave., K.E. Harms & S. D´Angelo. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 19010-19014.

Leigh, E.G., S.J. Wright. E.A. Herre & F. E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: A test of a null hypothesis and some implications. Evolutionary Ecology 7: 76-102.

Leopold, A.C., R. Andrus., A. Finkeldey & D. Knowles. 2001. Attempting restoration of wet tropical forest in Costa Rica. Forest Ecology and Management. 142: 243-249.

Letcher, S., & R. Chazdon. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. Biotropica 41: 608-671

López-Gómez, A.M., G. Williams-Linera & R.H. Manson. 2008. Tree species diversity and vegetation structure in shade coffee farms in Veracruz, Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment 124: 160-172.

Maina, G.G & H.F. Howe. 2000. Inherent Rarity in Community Restoration. Conservation Biology 14:1335-1340.

Markesteijn, L. & L. Poorter. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. Journal of Ecology 97: 311-325.

Martínez-Garza, C., W. Tobon., J. Campo., & H.F. Howe. 2013. Drought mortality of tree seedling in an eroded tropical pasture. Land Degradation & Development 24: 287-295.

Massad, T.J., J.Q. Chmabers., S.G. Rolim., R.M. Jesus & L.A. Dyer. 2011. Restoration of Pasture to Forest in Brazil's Mata Atlantica: The Roles of Herbivory, Seedling Defenses, and Plot Design in Reforestation. Restoration Ecology 19: 257-267.

Matthew, C.H., S.V. Stehman., P.V. Potapov., T.R. Loveland. J.R.G. Townshend., R.S. De Fries., K.W. Pittman., B. Arunarwati., F. Stolle., M. K. Steininger., M. Carroll & C. Di Miceli. 2008. Humid Tropical Forest Clearing from 2000 to 2005 Quantified by Using Multitemporal and Multiresolution Remotely Sensed Data. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 9439-9444.

McLaren, K.P. & M.A. Mc Donald. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. Forest Ecology and Management 183: 61-75.

Montgomery, R.A. & R.L. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. Oecologia 131: 165-174.

Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. Tree physiology 24: 155-167.

Myers, J.A. & K. Kitajima. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology 95: 383-395.

Nepstad, D.C.,Uhl & E.A. Serrão. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Para, Brazil, p. 215-229. *En* Anderson A.B. (Ed.). Alternatives to Deforestation. Columbia University Press, New York, USA.

Nepstad, D.C., C. Uhl., C.A. Pereira & J.M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of Eastern Amazonia. Oikos 76: 25-39.

Oguchi, R., K. Hikosaka & T. Hirose. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? Plant, Cell & Environment 26: 505-512.

Osnas, J.L., Lichstein, J.W., Reich, P.B., & S.W. Pacala. 2013. Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. Science 340:741-744.

Palow, D.T., & S.F. Oberbauer. 2009. Soil type affects seedling shade response at low light for two *Inga* species from Costa Rica. Plant and Soil 319: 25-35.

Pearcy, R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology 41: 421–543.

Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia 12: 553–559.

Poorter, L., & D.M.A. Rozendaal. 1998. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. Oecologia 158: 35-46.

Poorter, H. & R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing improductivity. New Phytologist 143: 163-176.

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology. 13: 396-410.

Poorter, L. & Y. Hayashida-Oliver. 2000. Effects of Seasonal Drought on Gap and Understory Seedlings in a Bolivian Moist Forest. Journal of Tropical Ecology 16: 481-498.

Poorter, H., & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response to plants to different levels of light, CO2, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology 5: 723–738.

Poorter, L. 2005. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition. *En*: Burslem, D., M. Pinard & S. Hartley (eds.). Biotic Interactions in the tropics: Their Role in the maintenance of species diversity Cambridge University Press, New York, USA.

Poorter, L. & D. M. A. Rozendaal. 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. Oecologia 158: 35-46.

Popma, J. & F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75: 625-632.

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences, 94: 13730-13734.

Reich, P.B., M.G. Tjoelker, M.B. Walters, D.W. Vanderklein, & C. Buschena. 1998. Close association of TCR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. Functional Ecology 12: 327–338.

Rich, P.M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. Remote Sensing Reviews 5: 13–29.

Rickert, E. 2005. Environmental effects of the coffee crisis: A case study of land use and avian communities in Agua Buena, Costa Rica, M.Sc. Dissertation, Evergreen State College, Olympia, Washington.

Roper, J. & R.W. Roberts. 1999. Deforestation: tropical forests in decline, Canadian International Development Agency (CIDA), Forestry Advisers Network, Canada.

Rüger, N., A. Huth., S.P. Hubbell & R. Condit. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rainforest community. Journal of Ecology 97: 1360-1368.

Sack, L., & P.J. Grubb. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. Oecologia 131: 175-185.

Saldaña-Acosta, A., J.A. Meave., & L.R. Sánchez-Velásquez. 2009. Seedling biomass allocation and vital rates of cloud forest tree species: Responses to light in shade house conditions. Forest Ecology and Management 258: 1650-1659.

Schnitzer, S.A. & W.P. Carson. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. Ecology 82: 913-919.

Strauss-Debenedetti, S., & G.P. Berlyn. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. American Journal of Botany 81: 1582-1591.

Strauss-Debenetti, S. A, & F.A. Bazzaz. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients, p. 162-186. *En* S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith (eds.). Tropical Forest Plant Ecophysiology, Chapman and Hall, New York, USA.

Sugiyama, A. & C.J. Peterson. 2013. Edge effects act differentially on multiple early regeneration stages of a shade-tolerant tree *Tapirira mexicana*. Biotropica 45: 37-44.

Swaine, M.D. & T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. Vegetatio 75: 81-86.

Sylvester, O. & G. Avalos. 2013. Influence of light conditions on the allometry and growth of the understory palm *Geonoma undata* subsp. *edulis* (Arecaceae) of neotropical cloud forests. American Journal of Botany 100: 1-7.

Tanner, E.V.J., P.M. Vitousek & E. Cuevas.1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. Ecology 79: 10-22.

Thomlinson, J.R., M.I. Serrano., T.M. López., T.M. Aide & J.K.Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988). Biotropica 28:525-536.

Turner, I.M., K.S. Chua., J.S.Y. Ong., B.C. Soong & H.T.W. Tan. 1996. Acentury of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. Conservation Biology 10: 1229-1244.

Turner, I.M. & R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. Tree 11: 330-333.

Valladares, F., & R.W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. Plant, Cell and Enviroment 20: 25-36.

Van der Meer, P.J., F.J. Sterck & F. Bongers. 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. Journal of Tropical Ecology 14: 119-137.

Veenendaal, E.M., M.D. Swaine., R.T. Lecha., M.F. Walsh., I.K. Abebrese., & K. Owusu-Afriyie. 1996. Responses of west African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. Functional Ecology 10: 501–511.

Villar, R., J. Ruiz-Robleto., J.L. Quero., H. Poorter., F. Valladares & T. Marañon. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *En* Valladares, F. (ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. EGRAF, Madrid, España.

Vincent, G. 2006. Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. Annals of Botany 97: 245-255.

von Ende, C.N. 2001. Repeated-measures Analysis *En* Schneiner, S.M. & J. Gurevitch (eds). Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press, USA.

Walters, M.B. & P.B. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. Ecology 77: 841-853.

Walters, M.B., Reich, P.B., 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evegreen species differ? New Phytologist 143: 143–154.

Wehncke, E.V. 2005. Post-dispersal seed removal and germination selected tree species dispersed by *Cebus capucinus* on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica 37:73-80.

Welden, C.W., S. W. Hewett., S.P. Hubbell & R.B. Foster. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: Relationships to canopy height in a neotropical forest. Ecology 72: 35-50.

Wheelwright, N.T., W.A. Haber., K.G. Murray & C. Guindon.1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica 16:173-192.

Whitmore, T.M. 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. Ecology 70: 536–538.

Wright, I. J. & M. Westoby. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalizations across growth forms and growth irradiance. Oecologia 127: 21-29.

Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests; A review of mechanisms of species coexistence. Oecologia 130: 1-14.

Yamamoto, S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. Journal of Forest Restoration 5: 223-229.

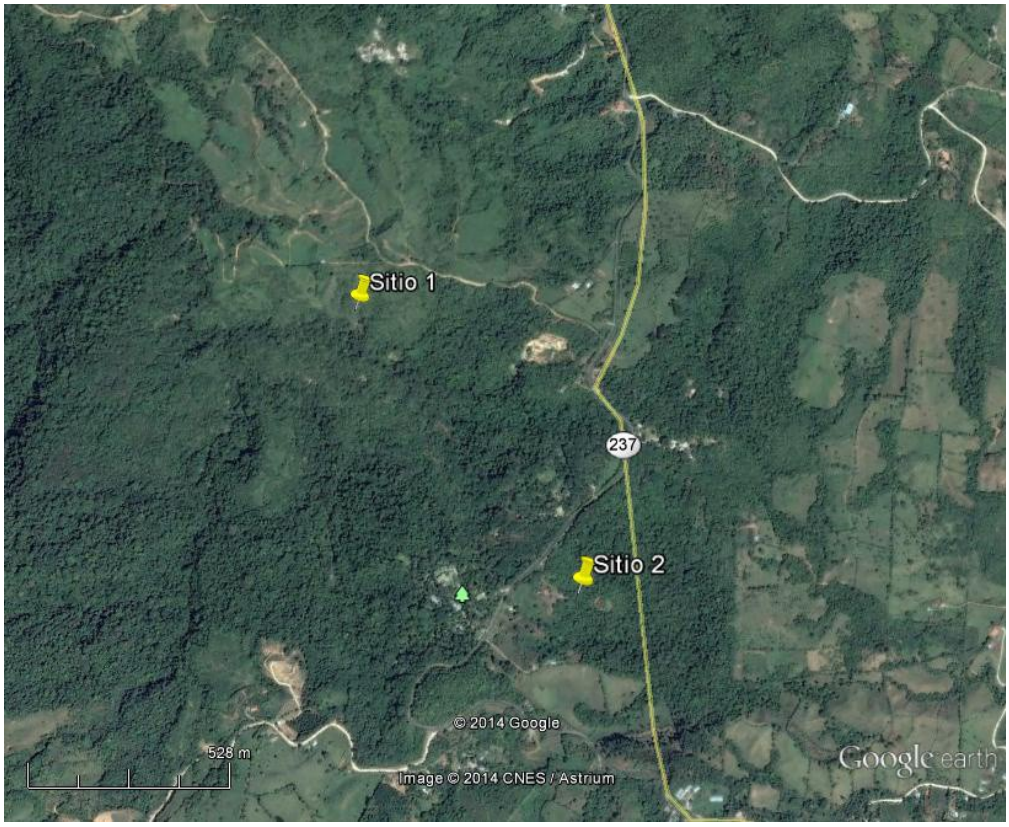
Yang, W., F. Liu., L. Zhou., S. Zhang & S. An. 2011. Trade-offs between growth and survival of non-pioneer light-demanding tree seedlings in tropical forest of Hainan Island, China. Journal of Tropical Ecology 27: 611-620.

Zamora, N & T. Pennington. 2001. Guabas y cuajiniquiles de Costa Rica (*Inga* spp.). INBio, Heredia, Costa Rica.

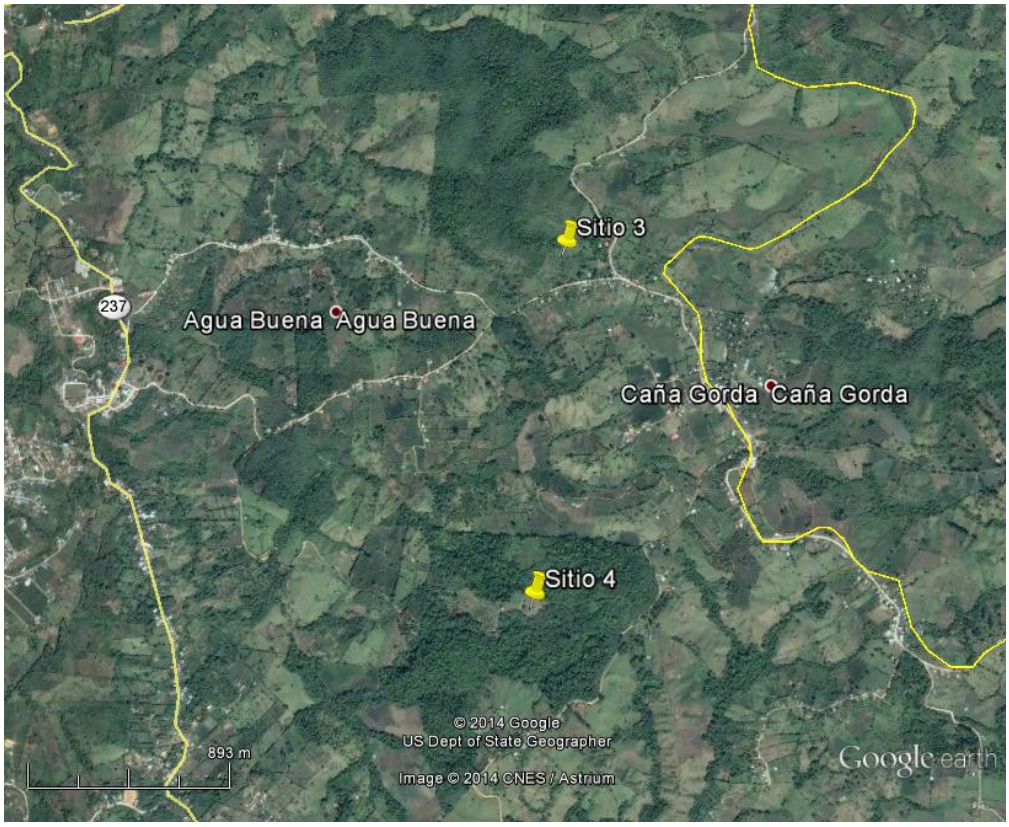
8. Anexos:

Anexo I: Sitios de la ubicación de las parcelas de estudio en la zona sur de Costa Rica, a) Alrededores de la Estación Biológica Las Cruces b) Agua Buena de Coto Brus.

a)


Sitio 1
237
Sitio 2
© 2014 Google
528 m
Image © 2014 CNES / Astrium
Google earth

b)


Sitio 3
237
Agua Buena
Agua Buena
Caña Gorda
Caña Gorda
Sitio 4
© 2014 Google
US Dept of State Geographer
Image © 2014 CNES / Astrium
893 m
Google earth

Anexo II: Número de individuos sobrevivientes, valores promedio y desviación estándar para las variables altura, diámetro y número de hojas de cinco especies arbóreas durante el periodo agosto 2010- agosto 2011 en los ambientes de: A) Bosque B) Pastizal.

A)

Especie	Variable/Fecha	Aug-10	Sep-10	Oct-10	Nov-10	Dec-10	Jan-11	Feb-11	Mar-11	Apr-11	May-11	Jun-11	Jul-11	Aug-11
H. floribunda	N	60	61	58	56	58	59	58	57	56	56	57	54	55
	Altura (cm)	15.58	15.87	15.63	15.79	16.05	16.30	16.71	16.80	16.82	16.82	16.76	16.74	16.91
	D.E.	3.85	2.99	3.64	3.73	3.15	3.16	3.23	3.15	3.39	3.13	3.61	3.60	3.35
	Diámetro (cm)	2.33	2.47	2.72	2.79	2.97	2.97	3.09	3.04	3.44	3.26	3.40	3.53	3.35
	D.E.	0.59	0.51	0.66	0.87	0.67	0.68	0.87	0.70	3.03	0.76	0.79	0.80	0.80
	N. hojas	7.98	8.13	8.18	7.59	7.28	7.00	7.07	6.89	6.36	6.00	5.89	5.72	5.57
	D.E.	2.14	1.85	1.79	2.11	2.19	2.53	2.70	2.21	2.02	2.16	2.12	2.10	1.98
I. densiflora	N	61	61	60	61	60	58	59	58	55	56	55	55	55
	Altura (cm)	22.05	23.59	23.73	23.71	23.95	24.50	24.56	24.86	24.81	24.79	24.89	25.18	25.40
	D.E.	5.99	4.69	4.88	5.07	4.87	4.90	5.18	5.00	4.66	4.96	5.28	5.35	5.45
	Diámetro (cm)	3.49	3.48	3.75	3.83	4.02	4.11	4.17	4.18	4.36	4.46	4.62	4.64	4.57
	D.E.	0.85	0.73	1.00	0.88	0.92	0.98	1.00	1.07	1.04	1.06	1.17	1.02	1.22
	N. hojas	3.83	3.98	4.10	4.05	4.36	4.49	4.53	4.40	4.44	4.39	4.33	4.33	4.24
	D.E.	0.67	1.11	0.84	0.96	0.94	1.02	1.06	1.08	1.10	1.29	1.29	1.40	1.47
P. americana	N	60	52	51	43	44	34	28	26	24	20	20	19	19
	Altura (cm)	30.78	30.72	31.35	31.70	32.05	32.11	31.56	30.93	30.65	31.98	32.26	32.37	32.18
	D.E.	7.81	8.61	8.01	10.03	8.15	6.59	6.57	6.91	7.71	7.52	7.15	7.30	7.18
	Diámetro (cm)	3.32	3.49	3.68	3.83	3.79	4.00	4.21	4.02	4.29	4.39	4.58	4.78	4.78
	D.E.	0.81	0.93	0.97	1.21	1.25	1.29	1.62	1.68	1.64	1.74	1.81	2.15	2.40
	N. hojas	6.08	5.11	4.75	4.42	4.05	4.24	4.64	4.42	4.29	4.74	4.53	3.94	3.89
	D.E.	2.22	2.38	2.26	2.14	2.23	2.42	2.33	2.39	2.14	2.21	1.98	2.24	2.25
T. mexicana	N	45	42	42	40	40	40	39	38	38	36	35	36	36
	Altura (cm)	19.66	20.43	20.95	21.74	21.61	23.41	23.86	24.22	24.26	24.53	24.69	25.57	25.60
	D.E.	5.92	5.55	5.02	4.95	5.24	5.52	5.47	5.96	6.21	6.53	6.09	7.58	7.98
	Diámetro (cm)	3.71	3.79	4.03	4.39	4.41	4.46	4.56	4.61	4.70	4.83	4.73	4.85	4.84
	D.E.	1.06	1.10	1.08	1.26	1.24	1.18	1.21	1.17	1.40	1.27	1.30	1.25	1.33
	N. hojas	5.49	5.60	5.47	5.63	5.40	5.83	5.74	5.66	5.30	5.34	5.23	4.92	5.00
	D.E.	1.62	1.64	1.72	1.64	1.65	1.65	1.53	1.70	1.68	1.86	1.83	1.96	2.04
T. pittieri	N	60	59	57	56	51	44	41	39	38	38	36	34	35
	Altura (cm)	13.50	13.81	13.42	14.03	13.89	14.63	15.40	15.39	15.29	15.29	15.38	15.80	15.70
	D.E.	3.73	3.93	4.44	3.45	3.40	3.50	4.12	3.34	3.34	3.34	4.02	4.26	3.77
	Diámetro (cm)	2.00	2.17	2.22	2.60	2.60	2.50	2.64	2.77	2.91	2.91	3.14	3.27	3.03
	D.E.	0.56	0.76	0.60	1.67	1.54	0.88	1.03	1.05	1.12	1.23	1.46	1.40	1.24
	N. hojas	5.59	5.61	5.63	5.47	5.42	5.87	5.95	6.15	6.20	6.23	5.88	6.00	5.83
	D.E.	1.62	1.73	1.60	1.88	1.88	1.88	1.91	1.86	2.07	2.15	2.24	1.97	2.31

B)

Especie	Variable/Fecha	Aug-10	Sep-10	Oct-10	Nov-10	Dec-10	Jan-11	Feb-11	Mar-11	Apr-11	May-11	Jun-11	Jul-11	Aug-11
H. floribunda		55	55	49	45	44	41	37	30	29	27	26	19	17
	Altura (cm)	15.13	16.30	16.21	16.34	17.44	18.76	19.04	20.17	20.19	20.67	20.24	19.53	19.91
	D.E.	4.55	4.01	3.84	4.51	3.95	4.66	4.80	4.90	4.79	5.94	5.10	3.65	3.99
	Diámetro (cm)	2.42	2.74	2.92	3.14	3.30	3.24	3.36	3.45	3.59	3.92	3.72	4.06	3.74
	D.E.	0.60	0.67	0.72	0.84	0.94	0.80	0.91	1.01	1.05	1.50	1.20	1.00	0.83
	N. hojas	6.70	6.02	6.28	4.87	4.25	4.66	4.33	4.40	3.90	3.69	3.30	2.94	2.65
	D.E.	3.14	3.65	3.53	3.23	3.17	3.10	2.48	2.44	2.51	2.45	2.08	1.84	1.77
I. densiflora	N	55	55	51	48	49	47	45	41	38	35	34	34	32
	Altura (cm)	23.39	24.62	24.24	27.69	28.43	33.21	36.25	39.59	42.52	47.71	50.34	53.41	60.34
	D.E.	5.27	5.81	5.85	7.38	9.53	13.51	17.02	19.68	21.73	24.88	29.15	32.17	37.71
	Diámetro (cm)	4.09	4.72	4.93	5.90	6.63	6.95	7.34	8.15	9.14	9.28	10.39	13.28	12.47
	D.E.	0.67	0.99	1.15	1.28	1.89	2.04	2.31	2.77	3.50	3.33	3.99	13.91	6.90
	N. hojas	3.97	4.35	4.34	5.43	5.72	6.80	7.59	7.88	8.08	9.21	9.29	10.45	11.77
	D.E.	1.05	1.46	1.92	2.55	3.01	3.01	3.46	3.67	3.51	4.85	5.76	9.64	11.83
P. americana	N	45	43	44	42	43	43	43	39	38	38	38	37	37
	Altura (cm)	33.39	33.40	34.23	35.60	36.44	38.54	40.87	41.68	44.55	44.13	45.96	46.38	48.48
	D.E.	6.31	7.34	6.65	7.09	7.35	8.89	10.28	11.60	12.75	12.40	15.13	15.20	18.56
	Diámetro (cm)	3.66	4.12	4.43	5.17	5.44	5.65	5.68	6.12	6.55	7.06	6.97	7.21	7.19
	D.E.	0.78	0.79	1.01	1.07	1.33	1.43	1.37	2.06	2.08	2.30	2.12	2.27	2.44
	N. hojas	8.42	8.28	7.71	7.80	7.61	8.53	8.07	8.26	8.50	7.92	7.97	7.19	7.50
	D.E.	2.03	2.32	2.53	2.72	2.90	3.13	3.86	4.22	4.44	3.78	4.81	4.71	6.35
T. mexicana	N	45	43	44	42	43	43	43	39	38	38	38	37	37
	Altura (cm)	20.96	21.15	21.76	23.20	23.73	25.58	26.43	28.36	29.63	30.15	31.44	34.69	36.91
	D.E.	6.93	6.83	5.79	6.55	6.74	7.86	8.21	8.93	10.10	10.20	11.91	15.90	17.45
	Diámetro (cm)	3.98	4.52	4.83	5.49	5.48	5.65	5.71	6.09	6.42	6.63	7.38	7.43	7.39
	D.E.	1.24	1.43	1.42	1.86	1.81	2.06	1.96	2.04	2.17	2.47	2.95	3.15	3.41
	N. hojas	6.02	6.79	6.51	6.33	5.86	6.26	5.00	4.79	4.55	4.24	3.95	3.78	3.97
	D.E.	1.36	1.85	1.93	2.31	2.49	2.63	2.73	2.77	2.30	2.06	2.13	1.95	2.18
T. pittieri	N	55	53	52	52	52	48	44	39	39	38	35	34	32
	Altura (cm)	13.77	14.95	14.31	16.23	17.04	17.59	18.34	19.23	19.20	18.86	19.16	20.23	20.45
	D.E.	3.88	4.14	4.51	4.22	4.38	4.48	4.37	5.16	4.99	5.60	5.52	6.18	6.14
	Diámetro (cm)	2.11	2.33	2.44	3.51	3.44	2.99	3.08	3.28	3.18	3.43	3.50	3.80	3.65
	D.E.	0.51	0.48	0.77	3.47	3.96	0.78	0.79	1.03	0.92	1.01	1.09	1.20	1.39
	N. hojas	6.00	6.40	5.71	6.27	5.80	6.81	6.84	6.69	6.39	6.30	6.59	6.27	6.35
	D.E.	1.35	2.39	2.86	3.27	3.69	3.65	3.20	3.17	3.36	3.48	3.33	3.42	3.55

Anexo III: Número de individuos sobrevivientes en los cuatro sitios de estudio para las cinco especies arbóreas en los ambientes de bosque y pastizal durante el periodo agosto 2010- agosto 2011.

Especie	Bosque				Pastizal				
Sitio	1	2	3	4	1	2	3	4	Total
H. floribunda	13	14	14	14	8	6	0	3	72
I. densiflora	12	14	15	14	13	7	0	12	87
P. americana	1	4	6	8	6	9	0	10	44
T. mexicana	11	ND	12	13	14	ND	12	11	73
T. pittieri	6	12	9	8	13	8	2	9	67
Total	43	44	56	57	54	30	14	45	343