

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**POSIBLES CAUSAS DE LOS LÍMITES EN LA DISTRIBUCIÓN
ALTITUDINAL DE *Ocotea tenera* (LAURACEAE), MONTEVERDE,
COSTA RICA**

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

SANDRA RAMIREZ MORA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

1999

DEDICATORIA

Esta tesis la dedico a mis grandiosos padres Isabel y Rolando,
y a mis inigualables hermanos Osvaldo, Irene, Arnoldo y Rolando jr.



Ocotea tenera. Foto C. Jiménez.

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis no hubiese sido posible sin el invaluable aporte de decenas de personas. A todos los siguientes, **mi más sincero agradecimiento** :

A mi Profesor tutor W. Marin por su excelente guía, habilidad admirable para evadir todo tipo de obstáculos, y positivismo contagioso.

A los Miembros de mi Comité de Tesis F. Joyce por la incomparable dedicación y el entusiasmo inagotable con que colaboró en todas las etapas de esta investigación; L.A. Fournier, y J.F. DiStéfano por la excelente calidad de sus revisiones, sugerencias y conversaciones a lo largo de esta investigación.

A mis profesores y colegas en la Universidad de Costa Rica J.Cortés y A. Morales por su valioso apoyo en los innumerables procesos académicos del Programa de Maestría en Biología; A. León por el diseño y la delicada confección de las figuras que enriquecen esta tesis, así como por la edición e impresión de este documento; C. Jimenez por los interminables días de campo compartidos, sus revisiones, sus sugerencias, y especialmente, por las exquisitas fotografías donadas a esta investigación.

A los científicos de Monteverde N. Wheelwright, M. Garcia, W. Haber, W. Zuchowski, C. Guindon, B. Lawton, D. Wenny, F. Chinchilla, L. Moreno, y M. Wainwright, por la disponibilidad a compartir su conocimiento conmigo y por la introducción al ecosistema de la zona y especie en estudio.

Al Centro Científico Tropical (CCT), y especialmente a B. Carlson y el resto del personal, por facilitar las zonas de estudio en la Reserva Bosque Nuboso de Monteverde. Y

a J. & J. Stuckey por facilitar el resto de las zonas de estudio en Monteverde.

A los miembros de la comunidad de Monteverde K. Vandusen, M. Hidalgo, M. Salazar, S. Newswanger, B. Law, S. & J. Trostle, E. Cruz, E. Méndez y R. Solando, por su amigable disponibilidad de apoyo, préstamo de equipo y facilitación de área de trabajo durante el período de investigación de campo.

A mis amigos y colegas J. Dávila, S. Dávila, J. Awad, C. Donnelly, S. Laubach, J.C. Chacón y E. Ruiz por su desinteresada entrega durante los usualmente húmedos y fríos días de campo; M. Saunders y Y. Brenes por el soporte técnico y por tan vital apoyo moral obsequiado.

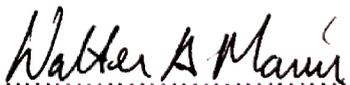
A mis tíos L. Qirós y L. Willmore por su contribución y asesoría en la adquisición de equipos indispensables para la realización de esta tesis.

A H. Guzmán, I. Holst y sus hijas Adriana y Carolina por haberme mostrado la ventana que da hacia los amaneceres de lo esencialmente humano.

A mi singular familia Isabel, Rolando, Osvaldo, Gina, Irene, Alejandro, Arnoldo, Jade, Gabriel, Rolando jr., Patricia, Sebastián, Camila, y Mayra, por su infinita paciencia, comprensión, y motivación para luchar hasta el final.

La presente investigación ha sido financiada por la estudiante y su familia. Además se recibieron contribuciones parciales de la Reserva Bosque Nuboso de Monteverde (CCT), J. & J. Stuckey, K. Vandusen & F. Joyce, y del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA), del Laboratorio de Fitopatología y del Sistema de Estudios de Posgrado (SEP) de la Universidad de Costa Rica.

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



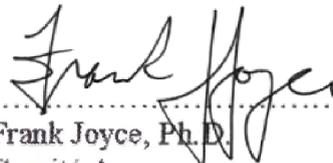
Walter Marin Méndez, Ph.D.
Profesor Consejero



Luis A. Fournier Origg, Ph.D.
Comité Asesor



José E. DiStéfano Gandolfi, Ph.D.
Comité Asesor



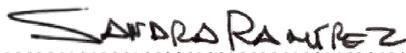
Frank Joyce, Ph.D.
Comité Asesor



Jorge Cortés Núñez, Ph.D.
Representante Directora Programa de
Posgrado en Biología



Julieta Carranza Velázquez, Ph.D.
Representante Decana del Sistema de
Estudios de Posgrado



Sandra Ramirez Mora
Candidata

INDICE

Introducción.....	1
Causas de los límites altitudinales de las plantas.....	3
Material y métodos	
Area de estudio.....	9
Especie en estudio.....	9
Recolecta de frutos.....	11
Diseño experimental.....	12
Distribución altitudinal de <i>Ocotea tenera</i>	13
Precipitación, temperatura y suelo en un gradiente altitudinal.....	15
Germinación y depredación post-dispersión de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal.....	16
Crecimiento y herbivoría de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal	19
Resultados	
Distribución altitudinal de <i>Ocotea tenera</i>	22
Precipitación, temperatura y suelos en un gradiente altitudinal	
Temperatura.....	23
Precipitación.....	25
Suelo.....	26
Germinación y depredación post-dispersión de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal	
Porcentaje de germinación.....	29
Período de germinación.....	30
Período de pre-germinación.....	32
Depredación post-dispersión.....	33
Porcentaje de supervivencia.....	35
Curvas de supervivencia.....	37
Causas de mortalidad.....	37
Crecimiento y herbivoría de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal	
Crecimiento.....	39
Herbivoría.....	44
Discusión	
Distribución altitudinal.....	46
Destino post-dispersión de las semillas	
Germinación.....	47
Depredación.....	52
Supervivencia.....	55
Causas de mortalidad.....	56
Establecimiento de plántulas.....	57
Causas de los límites altitudinales de <i>Ocotea tenera</i>	61
Conclusiones.....	65
Literatura Citada.....	66

Resumen

En este estudio se presenta un experimento que pone a prueba las posibles causas que limitan la distribución altitudinal del árbol *Ocotea tenera* en Monteverde. La metodología que se aplicó consistió en la comparación simultánea de la germinación y la depredación de semillas, y del crecimiento y herbivoría de plántulas en tres altitudes: una dentro del ámbito de distribución de *O. tenera*, otra por debajo del límite inferior, y la última por arriba del límite superior. La depredación de semillas fue de un 12 % en la altitud baja, de un 50 % en la altitud media y de un 90% en la altitud mayor. La germinación de semillas fue de un 8 % en la altitud baja, de un 78 % en la altitud media, y de un 69 % en la altitud mayor. La supervivencia de individuos fue de 0 % en la altitud baja, de 10 % en la altitud media y de 0 % en la altitud mayor, al finalizar el primer año de vida. Las principales causas de mortalidad fueron la desecación de semillas en la altitud baja y la depredación por vertebrados en las otras dos altitudes. Estos resultados sugieren que el límite superior de distribución de *O. tenera* es causado por la depredación de semillas por vertebrados (posiblemente roedores pequeños), y el límite inferior es causado por factores abióticos (posiblemente la temperatura y la humedad).

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Pag.
	Estudios que presentan datos sobre el aumento en los ámbitos de distribución latitudinal al aumentar la latitud, o un aumento en los ámbitos de distribución altitudinal al aumentar la altitud.	7
	Experimentos de germinación y depredación de semillas, y de crecimiento y herbivoría de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> . Monteverde. Costa Rica (repeats: repeticiones).	14
3	Promedio y desviación estandar (en paréntesis) de las temperaturas mensuales (junio a octubre de 1997), en un gradiente altitudinal. Monteverde (n = tamaño de muestra por mes).	
4	Resultados de la prueba estadística ANOVA de una vía, utilizada para la comparación de temperaturas en un gradiente altitudinal (junio – octubre, 1997), Monteverde (probabilidad en paréntesis).	26
	Promedios y desviación estandar (en paréntesis) de algunas características físicas y químicas del suelo del bosque, en un gradiente altitudinal Monteverde.	27
6	Porcentajes de germinación y supervivencia de dos cohortes de semillas de <i>Ocotea tenera</i> , Monteverde (n = número de semillas).	30
7	Promedio del número de días transcurridos hasta el inicio de la germinación de dos cohortes (cosechas de abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> , Monteverde (desviación estandar en paréntesis: n = tamaño de muestra).	
8	Porcentajes de supervivencia y de causas de mortalidad de dos cohortes (cosechas de abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> , Monteverde (n = número de muestras).	39
	Promedio de la altura (cm) y desviación estandar (en paréntesis) al final del primer año de vida de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> , creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes (n = 15, tamaño de muestra por tratamiento).	40
10	Promedio del número de hojas y desviación estandar (en paréntesis) por individuo al final del primer año de vida de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> , creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes (n = 15, tamaño de muestra por tratamiento).	40

- 11 Promedios de área foliar (cm^2) por individuo, al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes ($n = 15$, tamaño de muestra por tratamiento). 43
- 12 Resultados de la prueba estadística U-Mann-Whitney, utilizada para comparar la altura, el número de hojas y el área foliar de las plántulas de *Ocotea tenera*. sembradas a 1400 m y 1600 m. en Monteverde. El análisis se realizó para tres edades (E) expresadas en número de semanas desde la siembra de la semilla, para cada cohorte. Cohorte abril : E1 = 19, E2 = 27. y E3 = 46. Cohorte junio : E1 = 14. E2 = 24. y E3 = 37. 43
- 13 Promedios por individuo del área foliar dañada (cm^2), al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes ($n = 15$ plántulas, tamaño de muestra por tratamiento). 45

LISTA DE FIGURAS

Figura	Pag.
<p>Factores bióticos y abióticos que pueden causar el límite en el ámbito de distribución de una planta. Las flechas indican que hay un efecto de un factor sobre otro o de un factor sobre una planta.</p>	7
<p>2 Delimitación del sitio de estudio en Monteverde. Las zonas muestran las tres estaciones experimentales: la zona 1 se encuentra en la Estación San Luis (800-900 m.s.n.m.) de la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde (RMV), la zona 2 se encuentra en la propiedad privada de la familia Stuckey (1350-1450 m.s.n.m.), y la zona 3 se encuentra en el Area del Triángulo de la RMV (1600-1700 m.s.n.m.). Este mapa se trazó con base en el mapa elaborado por D. King (1996 citado en Haber <i>et al.</i> 1996).</p>	11
<p>Ubicación de los cuadrantes (2 x 28 m) para los experimentos de germinación y depredación de semillas; y de crecimiento y herbivoría de plántulas de <i>Ocotea tenera</i>, Monteverde, Costa Rica. Los números indican los sitios en cada altitud. La distancia entre los sitios de cada altitud es variable (como mínimo 100 m). Los cuadrantes de un mismo sitio están separados por 10 m.</p>	15
<p>4 Asignación de tratamientos dentro de un cuadrante del experimento de germinación y depredación de semillas en Monteverde. Tratamiento 1: exclusión-total (vertebrados, insectos y hongos). Tratamiento 2: exclusión-parcial (vertebrados). Tratamiento 3: sin-exclusión. Ver texto para detalles.</p>	18
<p>Asignación de tratamientos dentro de un cuadrante del experimento de crecimiento y herbivoría de plántulas en Monteverde. Tratamiento 1: exclusión-total (vertebrados, insectos y hongos). Tratamiento 2: exclusión-parcial-macro (vertebrados). Tratamiento 3: exclusión-parcial-micro (insectos y hongos). Tratamiento 4: sin-exclusión. Ver texto para detalles.</p>	22
<p>Densidad de individuos de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal en Monteverde (setiembre 1997).</p>	23
<p>Promedios de las temperaturas máximas y mínimas de junio a octubre de 1997, en Monteverde.</p>	25
<p>Precipitación mensual de junio a noviembre de 1997 en Monteverde.</p>	26
<p>Promedio y desviación estandar de la humedad del suelo y la hojarasca en un gradiente altitudinal de Monteverde.</p>	28

10	Promedio y desviación estandar del pH, acidez, K, P, Ca y Mg en un gradiente altitudinal de Monteverde.	29
11	<p>Porcentaje de semillas que germinaron entre abril 1997 y marzo 1998, de dos cohortes (abril y junio) de <i>Ocotea tenera</i> en Monteverde. Los patrones de relleno indican los tratamientos de exclusión: blanco = sin-exclusión; líneas = exclusión-parcial; y negro = exclusión total.</p> <p>Porcentaje acumulado de semillas germinadas de dos cohortes (abril y junio) de <i>Ocotea tenera</i> a lo largo de un gradiente altitudinal, en Monteverde. Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).</p>	
13	Número (promedio y desviación estandar) de días transcurridos hasta el inicio de la germinación de dos cohortes (abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en Monteverde. Las letras indican los tratamientos de exclusión: A = exclusión-parcial. B = exclusión-total.	34
14	Peso (promedio y desviación estandar) de dos cohortes (abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en Monteverde. El peso se determinó inmediatamente después de su recolección. Las letras indican los tratamiento a las que fueron luego sometidas las semillas: A = exclusión-parcial. B = exclusión-total.	34
15	Porcentaje de depredación entre abril 1997 y marzo 1998, de dos cohortes (abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal en Monteverde. Este porcentaje se calculó con base en las semillas sin-exclusión.	35
16	<p>Porcentaje de supervivencia en marzo de 1998, de dos cohortes (abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en Monteverde.</p> <p>Curvas de supervivencia de dos cohortes de semillas de <i>Ocotea tenera</i> a lo largo de un gradiente altitudinal en Monteverde. Los tratamientos se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalle en texto).</p>	36
18	<p>Porcentajes de sobrevivencia y de causas de mortalidad de dos cohortes (abril y junio) de semillas de <i>Ocotea tenera</i> en un gradiente altitudinal en Monteverde. Los patrones de relleno indican las causas de mortalidad: blanco = vivas, líneas verticales = vertebrados, puntos = insectos, ladrillos = desecación, líneas horizontales = otro, negro = post-dispersión (ver detalle en el texto).</p> <p>Promedios de la altura de dos cohortes (abril y junio) de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997- marzo 1998).</p>	38

	Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).	41
20	Promedio del número de hojas por plántula de dos cohortes (abril y junio) de <i>Ocotea tenera</i> , creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).	42
21	Promedio del área foliar por individuo de <i>Ocotea tenera</i> creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).	44
	Promedios del área foliar dañada por micro-organismos, de dos cohortes (abril y junio) de plántulas de <i>Ocotea tenera</i> , creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en texto).	46
23	Máximo porcentaje de área dañada en plántulas de <i>Ocotea tenera</i> creciendo a dos altitudes en Monteverde. Las plántulas de la cohorte de abril tenían 34 semanas de vida, y las de la cohorte de junio tenían 24 semanas. Las letras indican la cohorte: A = abril, J = junio.	47
24	Causas de los límites de la distribución altitudinal de <i>Ocotea tenera</i> (Lauraceae) en Monteverde. Este árbol crece naturalmente entre 900 m y 1500 m de altitud. Aunque sus semillas son probablemente dispersadas fuera de este ámbito de distribución, ellas no sobreviven. A 1600 m las semillas son intensamente depredadas por vertebrados (posiblemente roedores pequeños). Si las semillas se protegen contra sus enemigos entonces germinan y crecen bien, pero sus hojas pueden ser infectadas por bacterias. A 900 m la mayoría de las semillas pierden su viabilidad por desecación.	63

Introducción

El ámbito de distribución altitudinal de gran parte de los organismos es característico para cada especie (Stevens 1992); por esta razón los bosques en las montañas y cerros varían en su composición y estructura a lo largo del gradiente altitudinal. Igualmente un mismo tipo de bosque puede presentar límites altitudinales diferentes en las diversas regiones geográficas en que ocurre. Por ejemplo, el Bosque Lluvioso Montano Bajo se encuentra entre 1500 y 2500 m en Costa Rica (10°N); entre 1000 y 2000 m en Perú (10°S), y a menos de 1000 m en Chiapas, México (15°N)(Webster 1995). Además, Islebe y Velázquez (1994) encontraron que las comunidades vegetales de México están distribuidas 200 m más alto que las mismas comunidades en Guatemala.

Las variaciones de los límites altitudinales de especies o comunidades vegetales en diferentes regiones geográficas, son atribuidas por Grubb y Whithmore (1966) y por Grubb (1977) en parte al efecto "Massenerhebung": los límites altitudinales tienden a ocurrir a mayores alturas en montañas más altas y masivas, que en montañas pequeñas.

En los gradientes altitudinales de las montañas varían también la riqueza de especies, así como el tamaño de sus ámbitos de distribución. La riqueza de especies disminuye conforme aumenta la altitud (Holdridge *et al.* 1971, Grubb 1977, Gentry 1988, Heany & Proctor 1990, Stevens 1992, Hunter & Yonzon 1993, Kapelle & Zamora 1995, Grau & Brown 1995), o la latitud (Stevens 1989), mientras que el tamaño de los ámbitos de distribución de las especies tiende a aumentar conforme aumenta la altitud o la latitud. Como consecuencia, las especies típicas de un bosque diverso de latitud baja o altitud baja tienen un ámbito de distribución pequeño. Este fenómeno es conocido como la regla de Rapoport y fue descrito por Stevens (1989, 1992, Cuadro 1).

CUADRO 1. Estudios que presentan datos sobre el aumento en los ámbitos de distribución latitudinal al aumentar la latitud, o un aumento en los ámbitos de distribución altitudinal al aumentar la altitud

Organismo	Región	Ambito de Distribución	Fuente
<i>Plantas</i>			
Arboles	Norte América	Latitudinal	Brockman 1968* ^o
Arboles	Tennessee, USA	Altitudinal	Whittaker 1956* [†]
Arboles	Alaska, USA	Altitudinal	Kessell 1979* [†]
Arboles	Costa Rica	Altitudinal	Holdridge <i>et al.</i> 1971* [†]
<i>Vertebrados</i>			
Pájaros	Venezuela	Altitudinal	Phelps and de Schayensee 1979* [^]
Peces	Norte América	Latitudinal	Lee <i>et al.</i> 1980* ^o
Reptiles	Norte América	Latitudinal	Conant 1958* ^o
Mamíferos	North América	Latitudinal	Burt 1964* ^z
Mamíferos	Colorado, USA	Altitudinal	Armstrong 1972* [^]
<i>Invertebrados</i>			
Orthoptera	Colorado, USA	Altitudinal	Alexander & Hilliard 1969* [^]
Moluscos	Norte América	Latitudinal	Rehder 1981* ^o

* como se cita en Stevens (1989)

o como se cita en Stevens (1992)

† datos provenientes de muestreos puntuales

^ datos provenientes de conteos regionales

z No se especifica la procedencia de los datos

La condición de las zonas montañosas contrasta entonces con la de la observada en zonas bajas. La composición de especies es menos diversa. los ámbitos de distribución tienden a ser más grandes. la productividad primaria es menor. los suelos están usualmente limitados en nitrógeno, y el bosque es estructuralmente más simple (Young 1995). Sin embargo, son zonas con un endemismo alto lo cual sugiere que en las zonas altas se manifiesta una especiación rápida y reciente (Webster 1995).

Esta especiación podría estar mediada por varios agentes, tales como patógenos que ocurrieran sólo a una altitud específica. De esta manera el límite de distribución del

organismo hospedero coincidiría con el sitio en que el patógeno habita. Los individuos que lograran resistencia al patógeno podrían iniciar el proceso de especiación. Si la resistencia se debiera a un gen recesivo, los individuos híbridos entre ambas poblaciones no sobrevivirían en el nuevo ambiente. Por lo tanto se esperaría una fuerte selección de las características que establezcan barreras al flujo de genes entre las dos poblaciones (Webster 1995).

Tanto la mediación de la especiación por medio de patógenos como por medio de algún otro factor, como temperatura, radiación solar, o depredación, requiere todavía de cuidadosos estudios.

Causas de los límites altitudinales de las plantas

Los ámbitos de distribución altitudinal de la mayoría de las especies de plantas son característicos para cada especie, según lo demuestran los datos derivados de las recolecciones regionales de organismos y unos pocos datos derivados de muestreos puntuales (Cuadro 1). Es necesario entonces aumentar el número de estudios del segundo tipo para fortalecer las evidencias de los patrones de distribución.

Los límites altitudinales de estos ámbitos de distribución pueden ser diferentes en regiones geográficas diferentes, pero en una misma montaña pueden incluso presentarse límites abruptos entre especies hermanas (Burger 1992). Los factores que determinan los límites de distribución, abruptos o secuenciales, no son aún bien conocidos. Sin embargo, se han propuesto como causas de tales límites diversos factores climáticos, topográficos, la infección por patógenos o la depredación de semillas.

Grubb (1977) y Stevens y Fox (1991) sugieren que algún aspecto del clima influencia los límites altitudinales de los bosques, debido a que históricamente los límites altitudinales de los mismos han migrado hasta 500 m como respuesta a cambios climáticos globales. Los cambios de temperatura y de precipitación en un gradiente altitudinal, han

sido considerados por Holdridge (1947 como lo cita Hartshorn 1983) y por Janzen (1967), como factores que influyen la distribución de los organismos. Holdridge considera estos dos parámetros como determinantes de la vegetación mundial, y Janzen los considera como una barrera efectiva de la dispersión de ciertos organismos tropicales. Esta barrera se formaría cuando el organismo encuentra una variación de temperatura o precipitación impredecible. En los trópicos las variaciones diarias y estacionales son menores a las de zonas templadas por lo que es probable que las poblaciones de organismos estén relacionadas evolutivamente con esa magnitud de variación y no con variaciones impredecibles.

Grubb & Whitmore (1966) y Grubb (1977) por otra parte consideran que la frecuencia de nubosidad es la causa más importante de los límites de distribución de las especies vegetales. El límite sería impuesto por los efectos negativos de la nubosidad en el crecimiento de la planta: por ejemplo las nubes disminuyen el brillo solar evitando que la temperatura de las hojas alcance su nivel óptimo, reducen la cantidad de radiación disponible para la fotosíntesis, disminuyen el déficit de presión de vapor de agua, y podrían limitar la absorción de nutrientes.

El incremento de la radiación UV-B en un gradiente altitudinal también podría limitar la distribución de algunas especies de plantas. Por ejemplo Zizka *et al.* (1992) mostraron que un aumento de la radiación UV-B disminuyó la productividad de las especies de zonas bajas de Hawaii, mientras que aumentó la productividad de las especies de zonas altas. Debido a que en Hawaii la radiación UV-B es un 43% mayor a 3034 m que al nivel del mar, es posible que allí la radiación sea una causa de los límites de distribución.

La topografía y el suelo son también elementos que afectan la composición, el crecimiento y la distribución de los bosques. Basnet (1992, 1993) encontró que en Puerto Rico los árboles de mayor tamaño están asociados a los acantilados y las pendientes, y éstos a su vez determinan la profundidad de la roca madre y la humedad del suelo. Además, un

aumento en el pH del suelo, o la ausencia de la especie correcta de micorrizas también pueden ser determinantes en el establecimiento de ciertas especies (Goldberg 1985). Por lo tanto cada uno de los factores mencionados o alguna combinación de ellos puede considerarse como causa de los límites de distribución de ciertas especies.

La exposición de un sitio a las condiciones climáticas también puede influenciar indirectamente las formaciones vegetales. Es común que los sitios expuestos estén más frecuentemente cubiertos por nubes, lo que explicaría por qué los bosques montanos alcanzan sus límites altitudinales inferiores en las filas de montaña (Grubb & Whitmore 1966).

La interacción compleja entre el ambiente, los patógenos, y el hospedero puede limitar la distribución del hospedero. Según Burger (1992, 1995) el hospedero, una planta por ejemplo, encontraría su límite de distribución debido a un aumento en la virulencia del patógeno, a que la zona corresponda al ámbito de distribución del vector del patógeno, o a la disminución de la resistencia del hospedero al patógeno como consecuencia de la temperatura y la humedad del sitio.

La población de depredadores de semillas de una región disminuye la supervivencia de semillas y el establecimiento de plántulas en diversas comunidades vegetales (Janzen 1971, Hubbell 1980, Boucher 1981, De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Schupp & Frost 1989, 1990, Forget 1992, 1994, Forget *et al.* 1994). Consecuentemente, la intensidad de la depredación de semillas de un sitio puede representar la causa del límite del ámbito de distribución de algunas especies (Bartholomev 1970, Goldberg 1985).

Los factores bióticos y abióticos mencionados anteriormente podrían estar actuando directa o indirectamente como causas determinantes de los patrones de distribución de las plantas. La probable interacción entre estos factores sumado a la posible interacción de cada factor con las plantas en un sitio específico, podría resultar en un límite de distribución para ciertas especies (Fig. 1). La altitud y la exposición a las condiciones ambientales de un sitio

influyen el clima de ese sitio. Los diversos componentes de ese clima (temperatura, humedad relativa, vientos, cobertura de nubes, radiación) podrían afectar, y en algunos casos determinar, la supervivencia de una planta o de alguno de los organismos relacionados con ella (un dispersor, un herbívoro, un depredador, un patógeno).

Aunque en un sitio las condiciones climáticas sean propicias para la supervivencia de una especie de planta, su éxito en ese sitio dependerá de la intensidad de las acciones de otros organismos sobre ella. Si en ese sitio se favorece, por ejemplo, un depredador o un patógeno, la planta tendrá menor probabilidad de ser exitosa.

La pendiente de un sitio puede afectar directamente la flora, imponiendo un obstáculo físico. Sólo los árboles con un sistema de raíces apropiados podrían establecerse en pendientes pronunciadas. Igualmente la pendiente puede determinar características del suelo (como drenaje de agua, y disponibilidad de nutrientes) que afectan la supervivencia de las plantas.

Además, cualquier planta en un determinado sitio está expuesta al impacto de disturbios naturales, y al impacto humano, factores que pueden también causar límites en la distribución de muchas especies.

Si bien es cierto que los patrones de distribución de algunas de las plantas están debidamente documentados, las causas de esos patrones sólo se conocen vagamente. Por lo tanto es importante la realización de estudios que determinen las causas de los límites de distribución, para así poder entender como se establecen tales patrones.

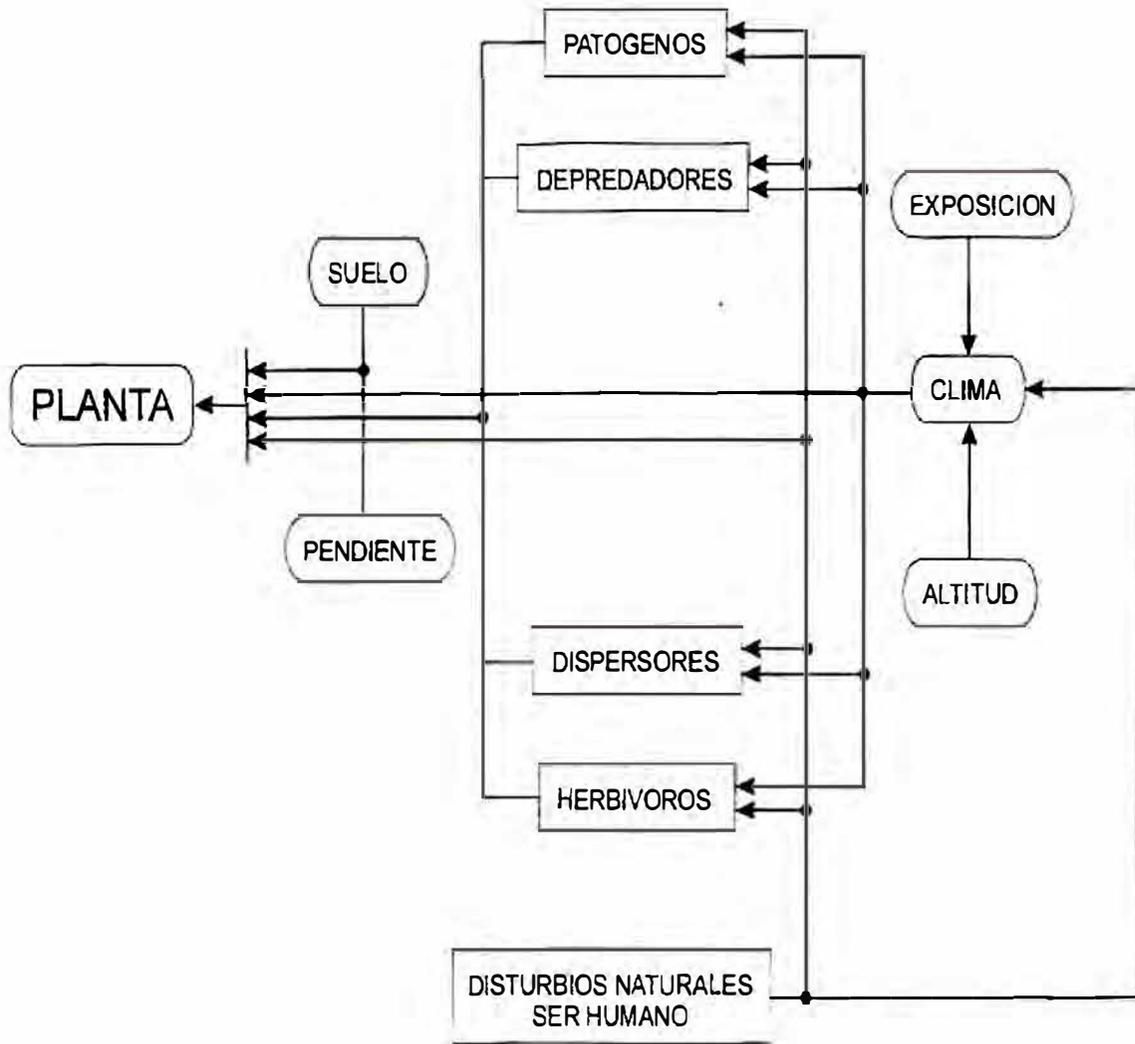


Fig. 1. Factores bióticos y abióticos que pueden causar el límite en el ámbito de distribución de una planta. Las flechas indican que hay un efecto de un factor sobre otro o de un factor sobre una planta.

Objetivo general

Indagar algunas de las causas de los límites en la distribución altitudinal de *Ocotea tenera* (Lauraceae), en la vertiente del Pacífico de Monteverde.

Objetivos específicos

1. Determinar el ámbito de distribución altitudinal de *Ocotea tenera*.
2. Determinar el porcentaje de germinación y depredación post-dispersión de las semillas en un gradiente altitudinal.
3. Determinar el crecimiento y el porcentaje de herbivoría en los primeros dos meses de vida de las plántulas en un gradiente altitudinal.
4. Comparar las variaciones de temperatura, precipitación, y humedad del suelo, a lo largo de un gradiente altitudinal.

Hipótesis

Se propuso comprobar las siguientes hipótesis

(1) *Ocotea tenera* no crece en altitudes mayores a 1500 m debido a que las fluctuaciones de temperatura (o algún otro factor climático) impedirían o retardarían la germinación de las semillas, o retardarían el crecimiento de las plántulas. Estas condiciones aumentarían el riesgo de depredación de las semillas, de herbivoría de las plántulas, o de infección por patógenos de las semillas o de las plántulas.

(2) *Ocotea tenera* no crece en altitudes menores a 1200 m debido a que el déficit de agua, provocado por la estación seca prolongada, impediría o retardaría la germinación de las semillas. Esta condición aumentaría el riesgo de depredación e infección por patógenos.

Material y Métodos

Arca de estudio

Este estudio se llevó a cabo en Monteverde, Puntarenas, Costa Rica ($10^{\circ}18' N$, $84^{\circ}48' O$; Fig. 2), entre marzo de 1997 y marzo de 1998. El lado oeste de Monteverde descende en una pendiente pronunciada hasta las tierras bajas de la costa del Pacífico, con un gradiente altitudinal de vegetación que ha sido clasificado al menos en cinco zonas de vida según Holdridge (ver Wheelwright 1985 y Haber *et al.* 1996 para una descripción más detallada del sitio).

El presente estudio se situó en dos zonas de vida de la vertiente del Pacífico: (1) Bosque Húmedo Montano Bajo (1400-1800 m.s.n.m.), con una precipitación anual promedio de 3000 mm, y cubierto con nubes y lloviznas acarreadas por los vientos alisios la mayor parte del año; y (2) Bosque Húmedo Premontano (800-1400 m.s.n.m.), con una precipitación anual promedio de 2000-2500 mm, y con una fuerte estación seca entre noviembre y mayo (Haber *et al.* 1996).

Especie en estudio

Se escogió la especie *Ocotea tenera* Mez. & J.D. Smith. ex Mez (Lauraceae), por tratarse de un árbol que crece comúnmente en la región de Monteverde, y en un ámbito de distribución altitudinal aparentemente estrecho. *O. tenera* es un árbol ginodioico (Gibson & Wheelwright 1996) que alcanza un máximo de 12 m de alto y un diámetro a la

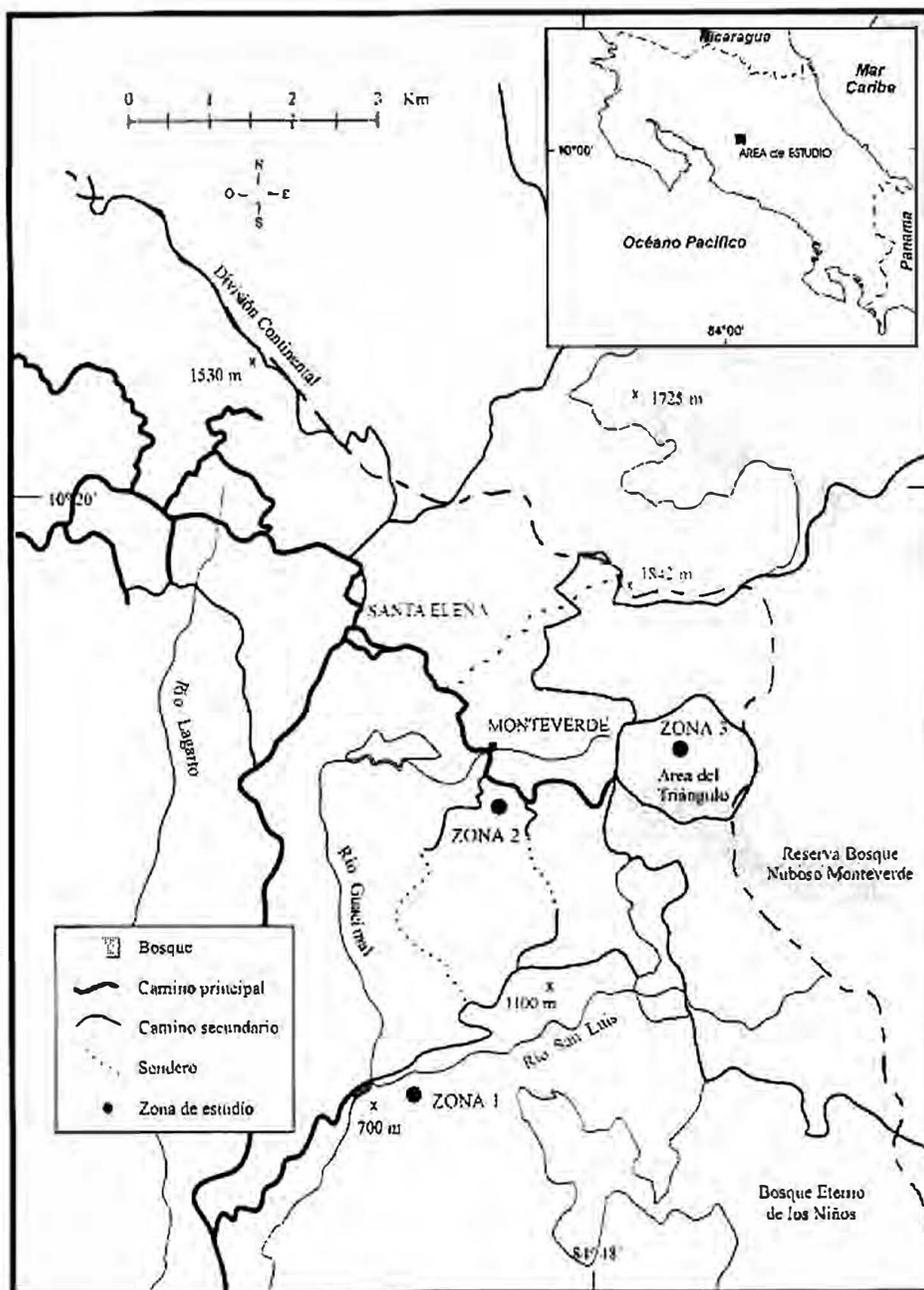


Fig. 2. Delimitación del sitio de estudio en Monteverde. Las zonas muestran las tres estaciones experimentales: la zona 1 se encuentra en la Estación San Luis (800-900 m.s.n.m.) de la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde (RMV), la zona 2 se encuentra en la propiedad privada de la familia Stuckey (1350-1450 m.s.n.m.), y la zona 3 se encuentra en el Área del Triángulo de la RMV (1600-1700 m.s.n.m.). Este mapa se trazó con base en el mapa elaborado por D. King (1996 citado en Haber *et al.* 1996).

altura del pecho de 20 cm (Wheelwright 1993). Es una especie endémica de Costa Rica que crece tanto en la vertiente del Caribe como en la vertiente del Pacífico de la Cordillera de Tilarán (Burger & van der Werff 1990). La literatura es confusa en cuanto a los límites de distribución altitudinal de esta especie: sin embargo, W. Haber (comunicación personal 1997) afirma haberla encontrado en ambas vertientes, excepto en los picos más altos, de las montañas de Monteverde.

El período de floración se presenta entre agosto y octubre. Sus flores miden entre 1-2 mm de diámetro y son visitadas por polinizadores "generalistas" pequeños como moscas, abejas y avispas (Wheelwright 1992, 1993). Los frutos son drupas que alcanzan su tamaño máximo (entre 3 y 4 cm. Mazer & Wheelwright 1993) seis meses después de la polinización, maduran entre finales de enero y marzo, y pesan entre 4 y 8 g (Wheelwright 1992). Los principales dispersores son el quetzal (*Pharomachrus mocinno*), el pájaro campana (*Procnias tricarunculata*), dos especies de tucanes (*Ramphastos sulfuratus* y *Aulacorhynchus prasinus*) y la pava negra (*Chamaepetes unicolor*). Los pájaros ingieren el fruto y regurgitan las semillas unos 50 minutos después (Wheelwright 1986, 1993).

Recolecta de frutos

Se recolectaron en total 600 frutos, el primer cohorte de 300 frutos provienen de la cosecha de abril (4-14 de abril de 1997), y el segundo cohorte, también de 300 frutos, provienen de la cosecha de junio (15-20 de junio de 1997). Durante la cosecha de abril se recolectaron frutos de 21 árboles, mientras que para la cosecha de junio se recolectaron frutos sólo de seis de esos 21 árboles. Cada cohorte se utilizó para establecer un experimento independiente pero con el mismo diseño (ver diseño experimental). Además

los frutos provenientes de un mismo árbol fueron repartidos aleatoriamente entre altitudes, sitios y tratamientos, para disminuir el efecto materno.

Las semillas se separaron de la pulpa y el pericarpo que las rodea, aplicando presión manual directamente sobre el fruto y hasta que las semillas fueran expulsadas. Luego cada semilla fue pesada e identificada según el árbol madre. Cada semilla fue colocada individualmente en un sobre de papel, en el cual fue transportada al campo para su respectiva siembra. Únicamente se utilizaron semillas sanas (sin manchas, perforaciones, o algún otro daño superficial).

Diseño experimental

Este estudio consta de cuatro partes independientes : (1) censo altitudinal de *Ocotea tenera*; (2) experimento de germinación y depredación de semillas realizado simultáneamente en tres altitudes diferentes (Cuadro 2); (3) experimento de crecimiento y herbivoría de plántulas realizado simultáneamente en tres altitudes diferentes; y (4) determinación simultánea de temperatura, precipitación, y humedad del suelo en las tres altitudes donde se realizaron los experimentos. Las tres estaciones experimentales se ubicaron en un gradiente altitudinal entre 800 m y 1700 m de altitud (Fig. 3): la primera se ubicó entre 1600 m y 1700 m, es decir, por encima del límite superior de distribución de *O. tenera*; la segunda entre 1350 m y 1450 m, área que está dentro del ámbito natural de distribución de esta especie; y la última se ubicó entre 800 m y 900 m, es decir, por debajo del límite inferior de distribución. En cada altitud se escogieron tres sitios separados al menos por 100 m. Todos los sitios experimentales se ubicaron en áreas con bosque maduro característico de cada altitud y evitando los claros causados por caída de árboles. En cada

sitio se establecieron dos cuadrantes de 2 x 27 m (Fig. 3), que corresponden a las dos cohortes de frutos.

CUADRO 2. Experimentos de germinación y depredación de semillas, y de crecimiento y herbivoría de plántulas de *Ocotea tenera*, Monteverde, Costa Rica (repets; repeticiones)

Experimento	Factor manipulado	Diseño experimento	Tratamiento por altitud	No. semillas o plántulas	Altitudes (repets.)	Muestra Total
<i>Semillas</i>						
Germinación y Depredación	1. Vertebrados 2. Insectos 3. Hongos	Bloques	-	30	3 (2)	540
<i>Plántulas</i>						
Crecimiento y Herbivoría	1. Vertebrados 2. Insectos 3. Hongos	Bloques	-	15	2 (2)	240

Distribución altitudinal de *Ocotea tenera*

El censo de *O. tenera* se realizó, del 22 al 26 de setiembre de 1997, a lo largo de un gradiente altitudinal entre 700 m y 1700 m. Se escogieron cinco puntos altitudinales (700 m, 1050 m, 1400 m, 1500 m, y 1600 m) y en cada uno se establecieron al menos tres parcelas de 4 m x 100 m, perpendiculares a la pendiente y separadas entre sí por 50 m. En cada parcela se marcó la línea central con una cinta métrica. Dos observadores recorrieron la parcela, una a cada lado de la cinta, anotando los individuos de *O. tenera* encontrados. Estos individuos se clasificaron en tres categorías de tamaño: adultos (mayor a 1.3 m de altura), juveniles (entre 0.3 y 1.3 m), y plántulas (menor a 0.3 m). La densidad a diferentes altitudes se expresa en número de individuos por 1000 m².

Además se realizó un censo de semillas de *O. tenera* dentro de las mismas parcelas. La línea central de la parcela se dividió en cien puntos (uno a cada metro), y luego se escogieron 30 puntos al azar (15 a cada lado de la línea central). En cada punto se colocó una cuadrícula de 1 m², dentro de la cual se buscaron semillas.

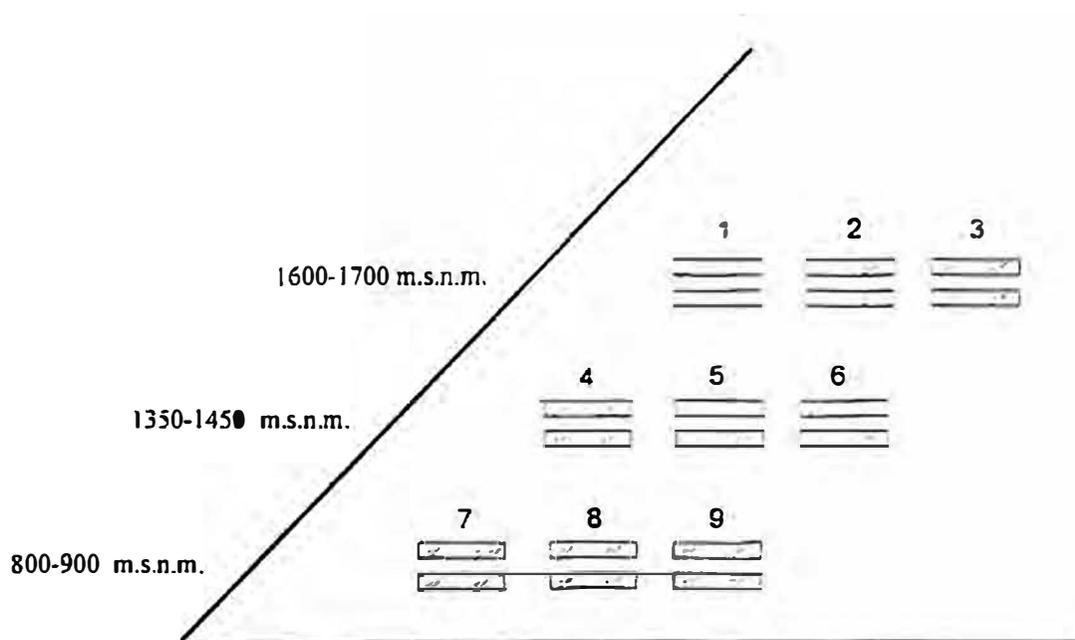


Fig. 3. Ubicación de los cuadrantes (2 x 28 m) para los experimentos de germinación y depredación de semillas; y de crecimiento y herbivoría de plántulas de *Ocotea tenera*, Monteverde, Costa Rica. Los números indican los sitios en cada altitud. La distancia entre los sitios de cada altitud es variable (como mínimo 100 m). Los cuadrantes de un mismo sitio están separados por 10 m.

Análisis estadístico. Las densidades, expresadas en proporciones, se compararon entre altitudes mediante la prueba estadística de Kruskal-Wallis, del programa "Systat 6.1 para Windows".

Precipitación, temperatura y suelo en un gradiente altitudinal

Temperatura

Para determinar la temperatura se colocaron sensores automáticos de temperatura (Hobo Temp®) en una cuadrícula por altitud, entre junio y octubre de 1997. Los sensores se colocaron a 20 cm del suelo atados a la raíz de un árbol, y la temperatura se registró cada 30 min.

Precipitación

Los datos de precipitación se tomaron de dos fuentes de información. Una corresponde a la estación meteorológica de Monteverde, ubicada a 1460 m de altitud, y la otra corresponde a la Estación San Luis de la Reserva de Monteverde (710 m de altitud). Ambos juegos de datos fueron tomados diariamente con pluviómetros manuales, desde junio hasta noviembre de 1997.

Suelo

Las muestras de suelo se recolectaron entre el 24 y el 26 de julio de 1997, dentro de los mismos cuadrantes en donde se sembraron las semillas. Se trazó una línea a lo largo de la parte central del cuadrante, y luego se recolectó una muestra en cada extremo de la línea y otra en el centro. En total se tomaron 18 muestras de suelo por cada altitud. Cada muestra se tomó con un tubo pvc de 15 cm de diámetro y 10 cm de alto. También se recolectó el volumen de hojarasca que se encontraba en la superficie del suelo, sobre el tubo de pvc. Las muestras de suelo fueron analizadas para Ca, Mg, K, P, pH, y la humedad, en los laboratorios del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la

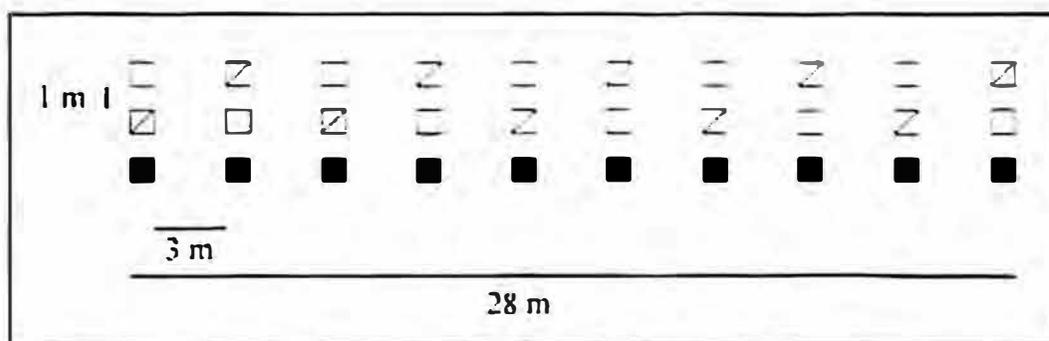
Universidad de Costa Rica; mientras las muestras de hojarasca se secaron en un horno a 70°C. y hasta peso constante.

Análisis estadístico. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el programa “Systat 6.1 para Windows”. Los máximos y mínimos de temperatura se compararon utilizando análisis de variancias (ANDEVA) de dos vías. Las medidas de precipitación diaria se compararon mediante la prueba estadística de Signos de Wilcoxon. Las medidas de la humedad del suelo fueron transformadas al arcoseno del valor (transformación angular). luego éstas y los datos de los demás elementos químicos del suelo, fueron analizados con la prueba estadística no paramétrica Kruskal-Wallis.

Germinación y depredación post-dispersión de semillas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal

Este experimento se realizó dos veces; una vez para cada cohorte de semillas. Las semillas del primer experimento se sembraron entre el 21 y el 23 de abril 1997, y las del segundo se sembraron entre el 25 y el 28 de junio de 1997. En ambos experimentos se siguieron los pasos que se describen a continuación: en cada altitud se escogieron tres sitios; y en cada sitio se establecieron dos cuadrículas de 2 m x 30 m perpendiculares a la pendiente (Cuadro 2). En cada cuadrícula se sembraron 10 hileras de 3 semillas (Fig. 3 y 4). Las hileras constan de tres unidades experimentales (semillas), a cada una de las cuales se le aplicó un tratamiento diferente : (1) Tratamiento exclusión-total: la semillas se protegieron contra vertebrados, insectos y hongos. Esto se logró mediante un excluidor de cedazo (cuadrículado de 1 cm²) de 10x10x10 cm, y mediante la aplicación, cada 15 días.

del fungicida TRUBAN (Dosis : 2.5g / l de agua) y del insecticida FURADAN (Dosis: 1g / 10 cm² de suelo). (2) Tratamiento exclusión-parcial: la semilla se protegió únicamente de vertebrados, por medio del mismo excluidor utilizado en el tratamiento anterior. (3) Tratamiento sin-exclusión: la semilla se sembró expuesta a sus enemigos naturales y a daños mecánicos (caída de ramas). A esta semilla se le adhirió con pegamento el extremo de un hilo de nylon (30 cm de largo); y el otro extremo del hilo se amarró a una estaca de madera de 30 cm de alto que se enterró 10 cm en el suelo.



■ Tratamiento 1 ▨ Tratamiento 2 □ Tratamiento 3

Fig. 4. Asignación de tratamientos dentro de un cuadrante del experimento de germinación y depredación de semillas en Monteverde. Tratamiento 1: exclusión-total (vertebrados, insectos y hongos). Tratamiento 2: exclusión-parcial (vertebrados). Tratamiento 3: sin-exclusión. Ver texto para detalles.

Debido a la utilización de compuestos químicos el tratamiento (1) se le aplicó siempre a las semillas situadas en el punto más abajo de la pendiente, para evitar la contaminación de las otras semillas por escorrentía o capilaridad. Los tratamientos (2) y (3) se intercalaron de posición sistemáticamente (Fig. 4).

Las cuadrículas se visitaron una vez por semana, durante dos meses, y los datos anotados para cada semilla fueron los siguientes: presencia o ausencia de la semilla y radícula visible (indicó que la semilla germinó).

Causas de mortalidad. Las causas de muerte de las semillas fueron clasificadas en cinco categorías:

- (1) Muerte por depredación de vertebrados: porcentaje de semillas desaparecidas por altitud. Debido a las observaciones hechas anteriormente por D. Wenny (comunicación personal 1997) en el área de la Reserva de Monteverde, y por observaciones personales, se asume que las semillas desaparecidas, son semillas depredadas principalmente por roedores pequeños. Wenny atribuye la alta depredación (99.7 %) de *Ocotea endresiana* (Mez) principalmente al roedor *Peromyscus mexicanus*, mientras que, durante mi experimento, noté que las semillas inicialmente protegidas con cedazo de gallinero (cuadrículado de 4 cm²) desaparecieron en su totalidad. Además experimentos adicionales con semillas marcadas mostraron que las semillas son comidas y no enterradas (observación personal), al igual que observó D. Wenny en 1995.
- (2) Muerte por ataque de insectos: porcentaje de semillas que no germinaron y que presentaban al menos un 50 % o más de su volumen dañado por perforaciones.
- (3) Muerte por desecación: el porcentaje de semillas que no germinaron y que presentaron características evidentes de desecación, es decir, superficie corrugada, cotiledones endurecidos y color negruzco.

- (4) Muerte por otro factor: porcentaje de semillas que no germinaron y que presentaron daños variados como cotiledones suaves y color negruzco.
- (5) Muerte post-germinación: porcentaje de semillas que germinaron pero cuyas plántulas perecieron. No se cuantificaron las causas de mortalidad de las plántulas, pero la mayoría murieron por desecación durante la época seca.

Análisis estadístico. Los datos de los experimentos de germinación y depredación se presentaron y analizaron en porcentajes. Las comparaciones entre altitudes y tratamientos se realizaron mediante las pruebas estadísticas no-paramétricas de Friedman, U de Mann Whitney, y Tablas de Contingencia, del programa "Systat 6.1 para Windows".

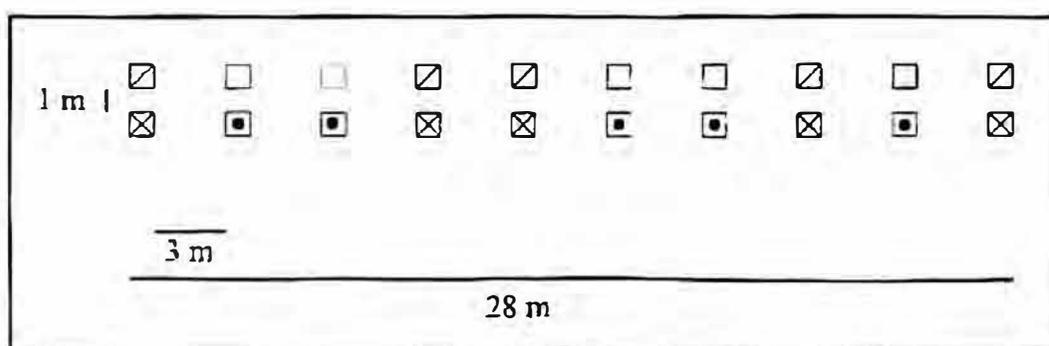
Crecimiento y herbivoría de plántulas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal

Para realizar este experimento se utilizaron las plántulas correspondientes a las semillas germinadas de los dos experimentos anteriores (las dos cohortes de semillas), es decir que las plántulas permanecieron en el sitio donde se sembraron. A cada plántula se le asignó uno de los cuatro tratamientos siguientes (Fig. 5) : (1) Tratamiento exclusión-total: plántula excluida de vertebrados, insectos y hongos. Esto se logró por medio de un cilindro de cedazo (cuadrado de 1 cm²) de 0.5 m de alto, y 0.2 m de diámetro, y mediante la aplicación, cada 15 días, del fungicida TRUBAN (Dosis : 2.5g / l de agua) y del insecticida MEDEFOS (Dosis : 1 cc / l de agua). Ambos compuestos químicos se aplicaron al follaje de la plántula; (2) Tratamiento exclusión-parcial-macro: plántula excluida sólo de vertebrados, por medio de un cilindro de cedazo, equivalente al utilizado en el tratamiento (1); (3) Tratamiento-parcial-micro: plántula excluida sólo de insectos y

hongos mediante la aplicación del fungicida y del insecticida utilizados en el tratamiento (1); y (4) Tratamiento sin-exclusión: plántula expuesta a sus enemigos naturales, y a daños mecánicos.

Las cuadrículas se visitaron cada quince días, durante 7 meses (de setiembre de 1997 a marzo de 1998) y se anotaron los siguientes datos: para los tratamientos (1) y (2) se midieron la altura, el número de hojas, el largo y ancho de cada hoja y el área de daño (por medio de un acetato transparente cuadrículado). Para los tratamientos (3) y (4) se midieron la altura y el número de hojas.

El largo y ancho de cada hoja (tratamientos 1 y 2) fueron transformados, por medio de una ecuación de regresión lineal, en el área en cm^2 de cada hoja. Posteriormente se sumó el área de todas las hojas por individuo. La medición de área foliar se realizó únicamente en plántulas con exclusión-total y exclusión-parcial-macro, pues el objetivo era cuantificar el daño causado por organismos con un tamaño menor a 1 cm^2 .



⊗ Tratamiento 1 ⊠ Tratamiento 2 ◻◻ Tratamiento 3 ◻ Tratamiento 4

Fig. 5. Asignación de tratamientos dentro de un cuadrante del experimento de crecimiento y herbivoría de plántulas en Monteverde. Tratamiento 1: exclusión-total (vertebrados, insectos y hongos). Tratamiento 2: exclusión-parcial-macro (vertebrados). Tratamiento 3: exclusión-parcial-micro (insectos y hongos). Tratamiento 4: sin-exclusión. Ver texto para detalles.

Para obtener la ecuación de regresión se llevó a cabo el siguiente procedimiento: se escogieron al azar diez individuos a 1600 m de altitud y diez a 1400 m. Las hojas de cada individuo fueron trazadas en papel, y luego pasadas por un medidor electrónico de área foliar (modelo Licor-3100). Además, se les midió el largo (L) y ancho (A), para finalmente obtener la regresión entre el $L \times A$ (b) y el área foliar (a) ($a = 0.559b + 0.406$; $F=2127.597$; $r^2 = 0.963$; $p<0.01$), mediante la prueba estadística de Regresión Linear del programa "Systat 6.1 para Windows".

Análisis estadístico. Los datos de crecimiento (altura y número de hojas) fueron analizados mediante la prueba estadística Kruskal-Wallis, y los datos de área foliar y de área foliar dañada mediante la prueba U-Mann-Whitney del programa "Systat 6.1 para Windows". Inicialmente se compararon los tratamientos en cada altitud por separado y luego se compararon las altitudes. Estas comparaciones se hicieron únicamente para tres edades de las plántulas: para la cohorte de abril se escogieron las siguientes edades (expresadas en número de semanas desde la siembra de la semilla): 19, 27 y 46 semanas. Y para la cohorte de junio se escogieron : 14, 24 y 36 semanas.

Resultados

Distribución Altitudinal de *Ocotea tenera*

Se recorrieron un total de 7800 m² a lo largo de un gradiente altitudinal. En cada una de las cinco altitudes censadas se recorrieron entre 1200 m² y 1600 m². La densidad por 1000 m² de *Ocotea tenera* fue significativamente más alta a 1050 m de altitud (12 individuos en 1000 m²) que en el resto del gradiente altitudinal (Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 11.554$, $p < 0.05$, $df = 4$). A partir de ese punto la densidad disminuye conforme disminuye o aumenta la altitud. A 1600 m y a 700 m de altitud no se encontró ningún individuo de *O. tenera* (Fig. 6). Al separar los individuos en categorías de tamaño, la densidad de individuos juveniles y de plántulas tiende a ser aproximadamente cinco veces mayor a 1050 m y a 1400 m de altitud que a 1500 m, mientras la densidad de individuos adultos parece no variar con la altitud.

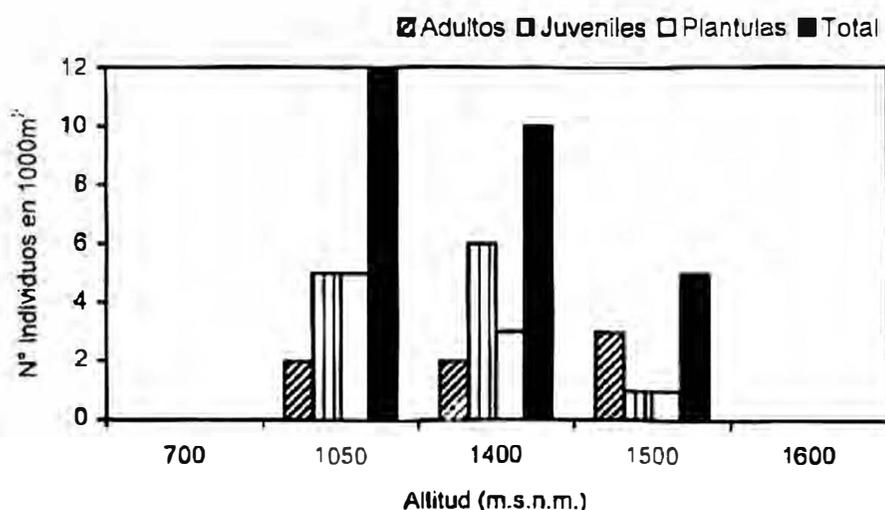


Fig. 6. Densidad de individuos de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal en Monteverde (setiembre 1997).

Para el censo de semillas se recorrieron 510 m² en total, y entre 90 m² y 120 m² en cada altitud. No se encontró ninguna semilla de *O. tenera* en toda el área recorrida.

Precipitación, temperatura y suelo en un gradiente altitudinal

Temperatura

Durante los meses de junio a octubre de 1997, el promedio mensual de temperatura (Cuadro 3) y el promedio mensual de temperatura máxima y mínima diarias (Fig. 7), fueron significativamente menores a 1400 m y a 1600 m que a 900 m de altitud (Cuadro 4). La temperatura mínima diaria promedio a 1400 m y a 1600 m osciló alrededor de 15°C, y la máxima alrededor de 18°C. mientras a 900 m la temperatura mínima osciló alrededor de 20°C y la máxima alrededor de 24°C.

CUADRO 3. Promedio y desviación estandar (en paréntesis) de las temperaturas mensuales (junio a octubre de 1997), en un gradiente altitudinal. Monteverde (n = tamaño de muestra por mes)

Mes	Altitud (m.s.n.m.)		
	900 (n=1500)	1400 (n=1500)	1600 (n=1500)
Junio	20.90 (1.17)	16.88 (1.20)	16.39 (1.06)
Julio	21.18 (0.98)	17.43 (1.05)	16.62 (0.70)
Agosto	21.42 (1.17)	17.91 (0.89)	16.50 (0.84)
Setiembre	21.06 (1.22)	17.82 (1.03)	16.57 (1.03)
Octubre	21.00 (1.22)	17.62 (0.95)	16.59 (0.96)

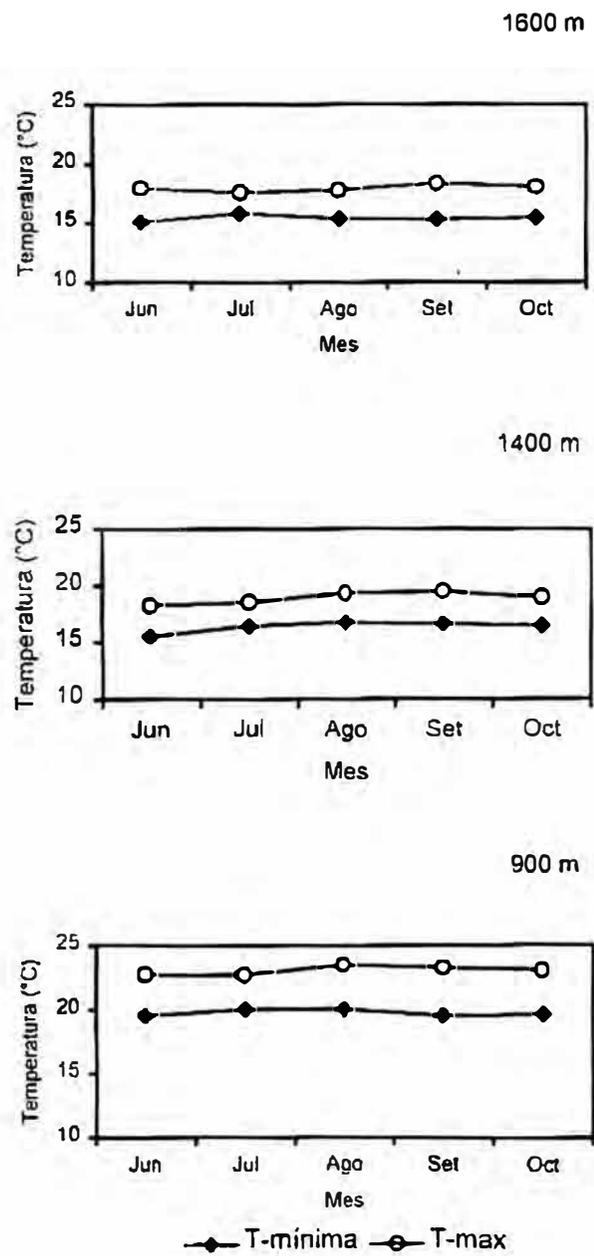


Fig. 7. Promedios de las temperaturas máximas y mínimas de junio a octubre de 1997, en Monteverde.

CUADRO 4. Resultados de la prueba estadística ANOVA de una vía, utilizada para la comparación de temperaturas en un gradiente altitudinal (junio - octubre, 1997). Monteverde (probabilidad en paréntesis)

Temperatura	Estadístico (F)	df	Tukey 900-1400	Tukey 900- 1600	Tukey 1400-1600
Mínima	1048.106 (0.000)	2	3.347 (0.000)	4.317 (0.000)	0.970 (0.000)
Máxima	1498.818 (0.000)	2	4.181 (0.000)	5.170 (0.000)	0.989 (0.000)
Promedio	1947.901 (0.000)	2	3.571 (0.000)	4.551 (0.000)	0.980 (0.000)

Precipitación

La precipitación diaria fue significativamente mayor a 1460 m de altitud que a 710 m durante los meses de julio (Wilcoxon, $z = 2.842$; $p < 0.01$) y agosto (Wilcoxon; $z = -3.116$; $p < 0.01$) de 1997. La precipitación mensual de agosto a 1460 m fue de 286.11 mm, y a 710 m fue de 73.6 mm (Fig. 8). En el resto de los meses entre junio y noviembre de ese año las precipitación osciló entre 250 mm y 400 mm, y no hubo diferencia entre las altitudes.

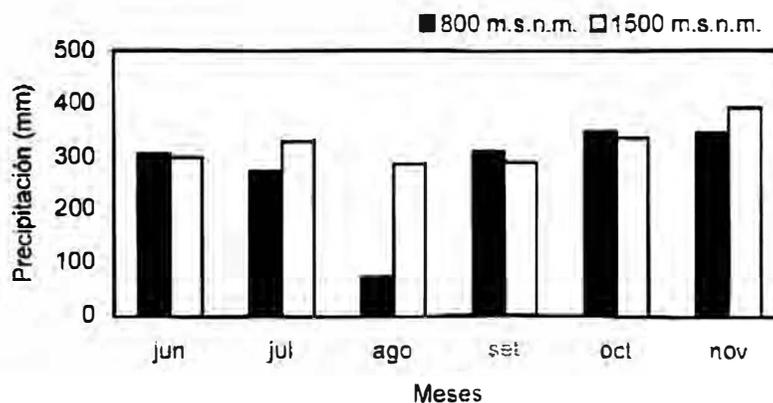


Fig. 8. Precipitación mensual de junio a noviembre de 1997 en Monteverde.

Suelo

La humedad de la hojarasca y del suelo (a 10 cm de profundidad) decrece conforme disminuye la altitud (Cuadro 5, Fig. 9). A 1600 m el promedio de humedad de la hojarasca (84 %) y del suelo (81 %) son significativamente mayores que a 1400 m, los cuales a su vez son significativamente mayores que a 900 m (Hojarasca : Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 46.699$; $p < 0.01$. Suelo: Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 47.127$; $p < 0.01$).

CUADRO 5. Promedios y desviación estandar (en paréntesis) de algunas características físicas y químicas del suelo del bosque, en un gradiente altitudinal. Monteverde

Característica	Altitud (m.s.n.m.)		
	900 (n=18)	1400 (n=18)	1600 (n=18)
Humedad Hojarasca (%)	32.87 (6.69)	57.24 (8.48)	84.01 (1.40)
Humedad Suelo (%)	27.30 (4.24)	54.78 (3.05)	81.00 (4.35)
pH	5.94 (0.57)	6.18 (0.33)	4.64 (0.51)
Acidez cmol(+)/l	0.17 (0.06)	0.23 (0.22)	0.77 (0.63)
K cmol(+)/l	0.54 (0.18)	0.63 (0.19)	0.56 (0.22)
P mg / l	6.58 (2.05)	4.53 (1.84)	21.92 (7.57)
Ca cmol(+)/l	12.96 (3.16)	26.30 (4.68)	11.84 (3.80)
Mg cmol(+)/l	2.72 (0.67)	3.87 (1.01)	2.83 (1.19)

A 1600 m el pH del suelo (4.64) es significativamente menor que a 1400 m y a 900 m (Cuadro 5, Fig. 10. Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 35.617$; $p < 0.01$). Por otra parte el fósforo (21.92 mg/l) y la acidez (0.77 cmol(+)/l) son significativamente mayores (P: Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 39.01$; $p < 0.01$. Acidez: Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 28.20$; $p < 0.01$).

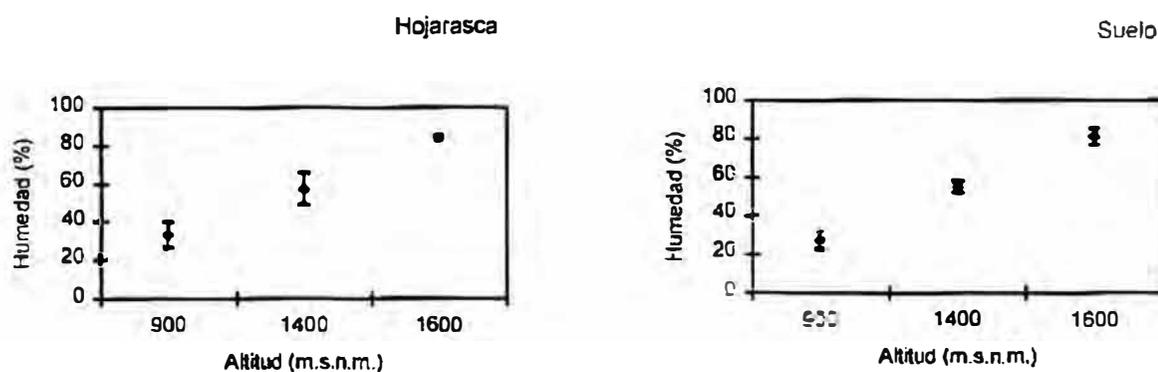


Fig. 9. Promedio y desviación estandar de la humedad del suelo y la hojarasca en un gradiente altitudinal de Monteverde.

El suelo a los 1400 m de altitud presenta una concentración de calcio (26.30 cmol(+)/l) y de magnesio (3.87 cmol(+)/l) significativamente mayores que a 1600 m y a 900 m (Cuadro 5, Fig. 10. Ca : Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 36.01$; $p < 0.01$. Mg : Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 14.6$; $p < 0.01$). La concentración de potasio no difiere estadísticamente a lo largo del gradiente altitudinal.

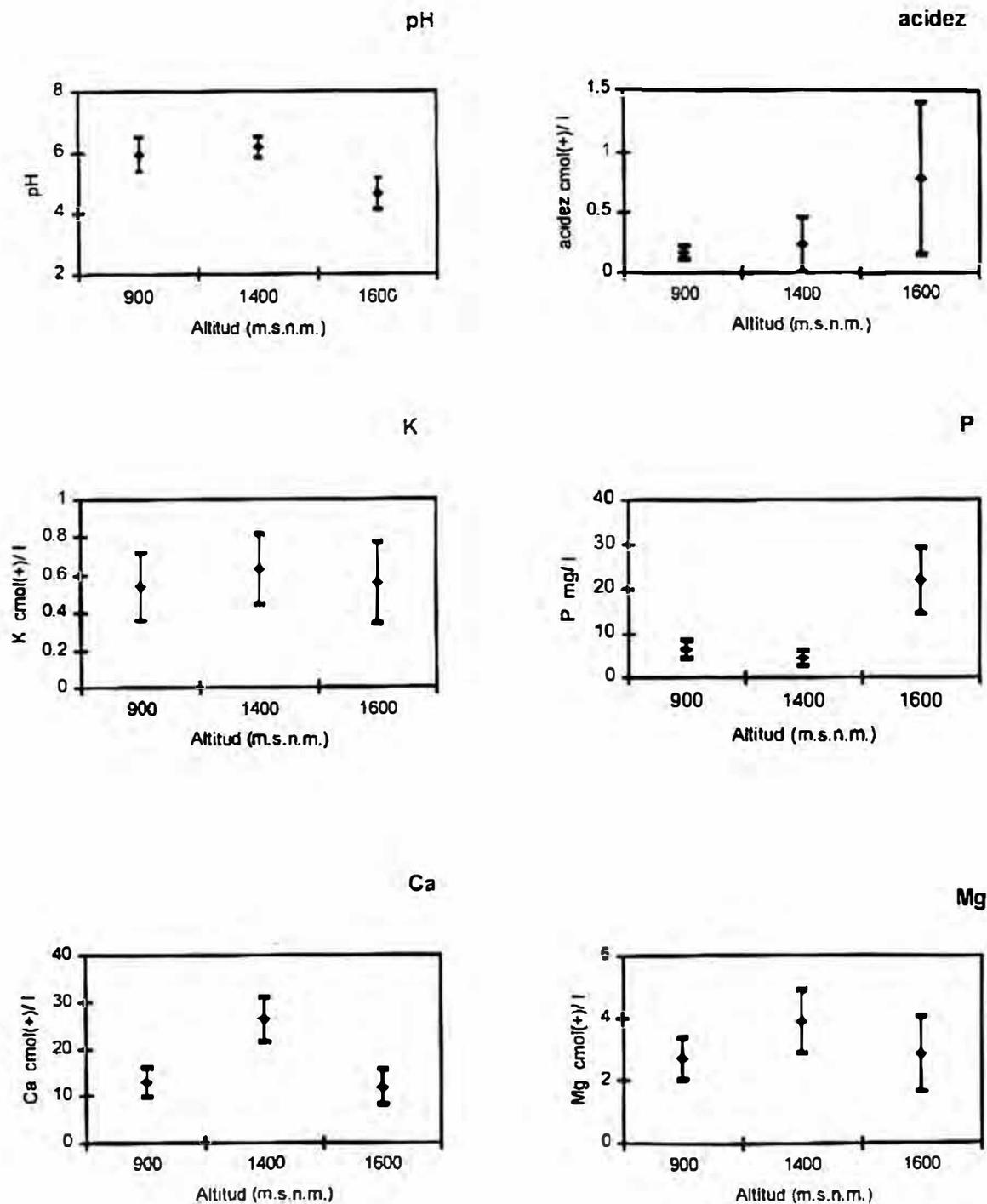


Fig. 10. Promedio y desviación estandar del pH, acidez, K, P, Ca y Mg en un gradiente altitudinal de Monteverde.

Germinación y deprecación post-dispersión de semillas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal

Porcentaje de germinación

La germinación de semillas de *Ocotea tenera* varía con la altitud y con la exclusión de vertebrados (Cuadro 6, Fig. 11). Las semillas con exclusión-total y parcial presentaron un porcentaje de germinación significativamente mayor a 1400 m y 1600 m de altitud (96-100 %) que a 900 m (3-10 %), en ambas cohortes (exclusión-parcial : Friedman, $\chi^2 = 10.33$, $p < 0.01$, $df = 2$; exclusión-total: Friedman, $\chi^2 = 9.08$, $p < 0.01$, $df = 2$). Sin embargo las semillas sin exclusión presentaron porcentajes de germinación que variaron entre las cohortes, y a lo largo del gradiente altitudinal. El porcentaje de germinación más alto fue obtenido a 1400 m

CUADRO 6. Porcentajes de germinación y supervivencia de dos cohortes de semillas de *Ocotea tenera*, Monteverde (n= número de semillas)

TRATAMIENTO DE EXCLUSIÓN	ALTITUD (m, s. n. m.)					
	900		1400		1600	
	Abril	Junio	Abril	Junio	Abril	Junio
Exclusión-total						
--Germinación	3.3	6.7	96.7	96.7	96.7	100
--Supervivencia	13.33	0	90	63.3	66.7	96.7
--Depredación	0	0	0	0	0	0
	(n=30)	(n=30)	(n=30)	(n=30)	(n=30)	(n=30)
Exclusión-parcial						
--Germinación	3.3	10	90	89.7	100	100
--Supervivencia	3.3	0	73.33	68.97	70	86.7
--Depredación	0	0	0	0	0	0
	(n=30)	(n=30)	(n=30)	(n=29)	(n=30)	(n=30)
Sin-exclusión						
--Germinación	0	22.2	60	33.3	13.3	6.7
--Supervivencia	0	0	13.33	10	0	0
--Depredación	10	14.8	36.7	63.3	86.7	93.3
	(n=30)	(n=27)	(n=30)	(n=30)	(n=30)	(n=30)

de altitud (30-60 %), para ambas cohortes. Por otra parte el porcentaje de germinación más bajo para la cohorte de abril se obtuvo a 900 m (0 %), para la cohorte de junio, se obtuvo a 1600 m (6.67 % Fig. 11).

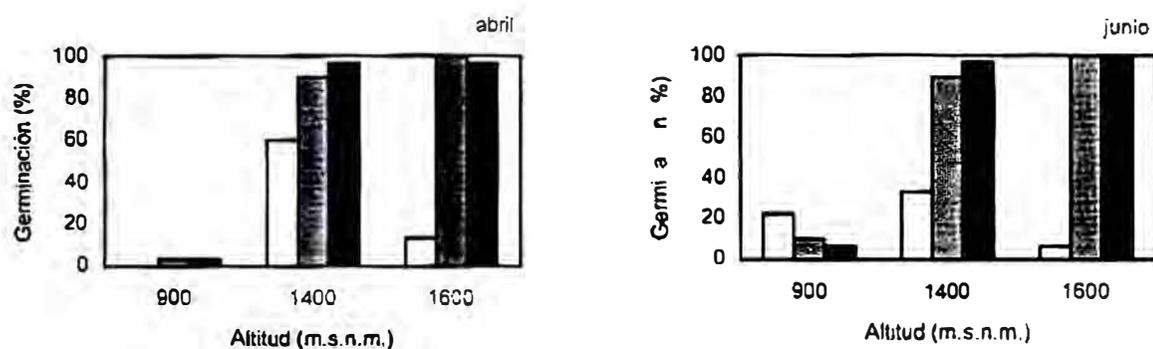


Fig. 11. Porcentaje de semillas que germinaron entre abril 1997 y marzo 1998, de dos cohortes (abril y junio) de *Ocatea tenera* en Monteverde. Los patrones de relleno indican los tratamientos de exclusión: blanco = sin-exclusión; gris = exclusión-parcial; y negro = exclusión total.

Las semillas con exclusión-total y parcial presentaron un porcentaje de germinación (89-100 %) significativamente mayor que las semillas sin exclusión (6-60 %) a 1400 m y 1600 m, para ambas cohortes de semillas (Cuadro 6. Fig. 11. 1400 m: Friedman, $\chi^2 = 7.00$, $p < 0.05$, $df = 2$. 1600 m: Friedman, $\chi^2 = 9.08$, $p < 0.01$, $df = 2$). Mientras a 900 m de altitud, el porcentaje de germinación de las semillas con exclusión (3-10 %) no se diferenció de las semillas sin-exclusión (0-22 %), para ambas cohortes.

Período de germinación

La extensión del período de germinación de las semillas de *O. tenera* varía con la altitud y con la cohorte (Fig. 12). Conforme disminuye la altitud, disminuye la velocidad

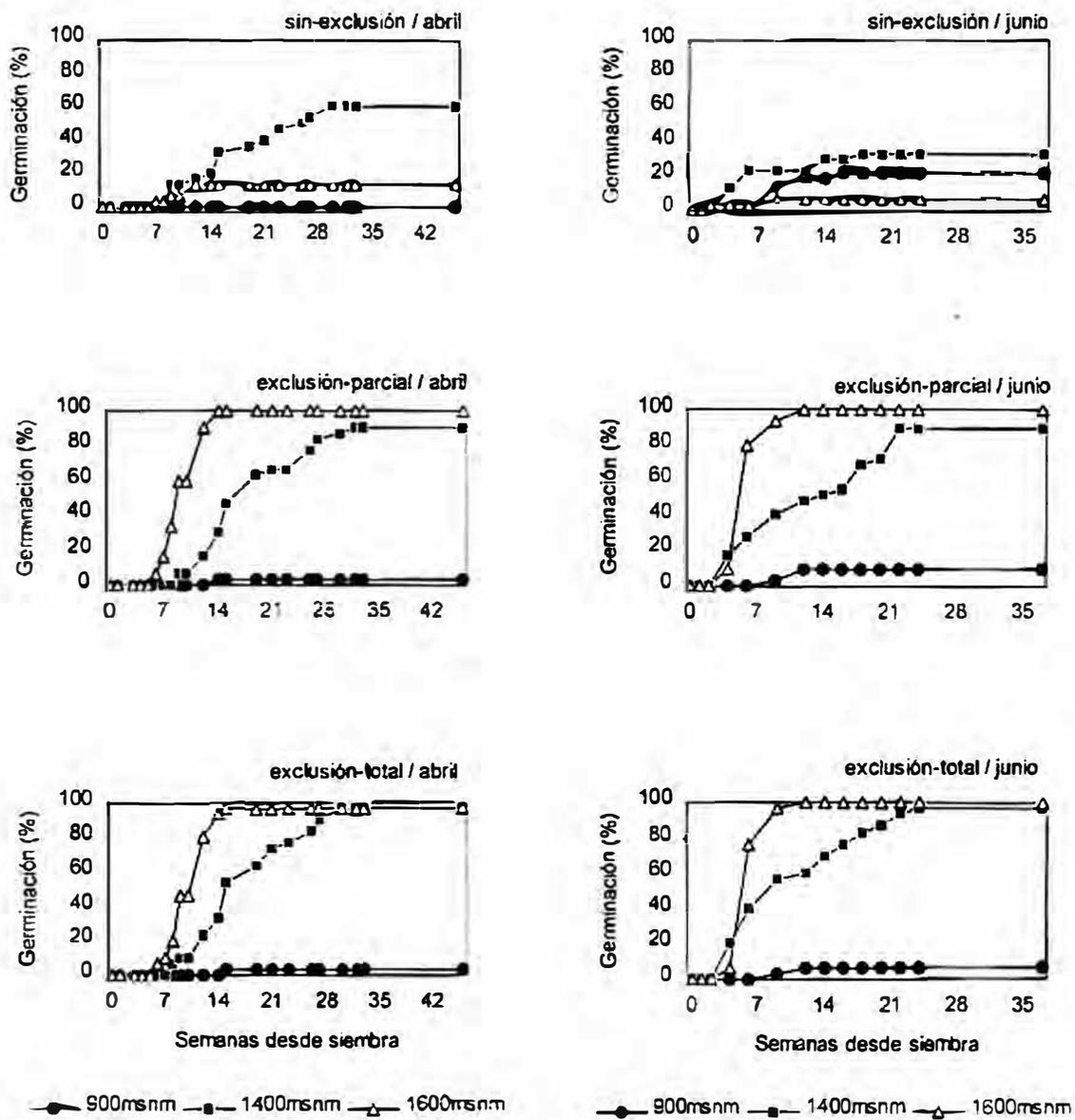


Fig. 12. Porcentaje acumulado de semillas germinadas de dos cohortes (abril y junio) de *Orotea tenera* a lo largo de un gradiente altitudinal, en Monteverde. Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).

de germinación de la cohorte. Las semillas con exclusión-total y parcial sembradas a 1600 m, alcanzaron su máximo porcentaje de germinación (96-100 %) en un periodo entre 12 y 14 semanas. Mientras a 1400 m de altitud el máximo de germinación (89-97 %) se alcanzó en un periodo entre 24 y 27 semanas. Por otra parte el máximo porcentaje de germinación a 900 m de altitud (3-10 %) se alcanzó entre 12 y 14 semanas.

Debido al bajo número de semillas que germinaron bajo el tratamiento sin-exclusión a lo largo del gradiente altitudinal, no se calculó la extensión de su periodo de germinación.

Período de pre-germinación

El número de días transcurridos hasta la germinación de las semillas de *Ocotea tenera* incrementa conforme disminuye la altitud, y varía con la cohorte (Cuadro 7, Fig. 13). Este periodo es significativamente menor a 1600 m de altitud (65-75 días) que a 1400 m (94 -130 días). para ambas cohortes (cohorte abril : Mann Whitney, $U = 531$. $p < 0.01$, $df = 1$; cohorte junio : Mann-Whitney, $U = 1364.500$, $p < 0.01$, $df = 1$).

CUADRO 7. Promedio del número de días transcurridos hasta el inicio de la germinación de dos cohortes (cosechas de abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera*, Monteverde (desviación estandar en paréntesis; $n =$ tamaño de muestra)

TRATAMIENTO DE EXCLUSION	ALTITUD (m.s.n.m.)			
	1400		1600	
	Abril	Junio	Abril	Junio
Exclusión-total	124.10 (45.17) n=30	94.17 (51.04) n=30	74 (17.85) n=30	67.33 (11.61) n=30
Exclusión-parcial	130.21 (45.11) n=30	103.61 (46.44) n=29	68.87 (17.94) n=30	65.93 (12.18) n=30

Además el número de días transcurridos hasta la germinación de la cohorte de abril fue significativamente mayor que los transcurridos hasta la germinación de la cohorte de junio, tanto a 1600 m como a 1400 m (1600 m.s.n.m. : Mann Whitney, $U = 2380$, $p < 0.01$, $df = 1$; 1400 m.s.n.m. : Mann Whitney, $U = 3462$, $p < 0.01$, $df = 1$).

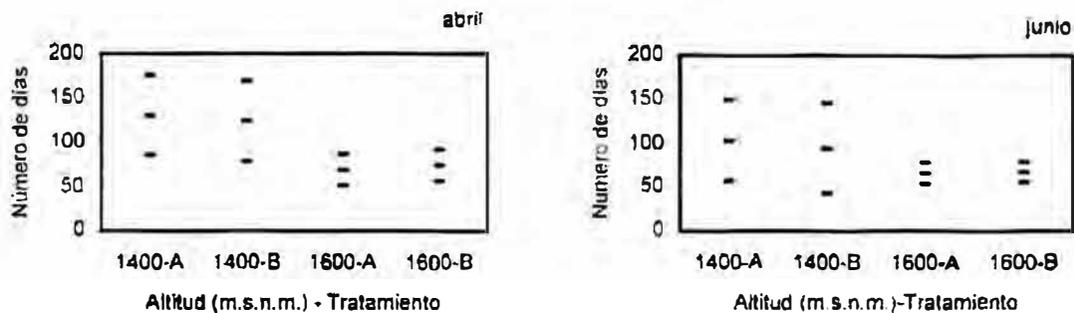


Fig. 13. Número (promedio y desviación estandar) de días transcurridos hasta el inicio de la germinación de dos cohortes (abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera* en Monte Verde. Las letras indican los tratamientos de exclusión: A=exclusión-parcial, B=exclusión-total.

El peso de las semillas no se diferencia ni entre los tratamientos de exclusión, ni entre las altitudes del gradiente (Fig. 14). Sin embargo el peso de las semillas de la cohorte de abril ($3.34 \text{ g} \pm 0.93 \text{ g}$) es significativamente menor al peso de las semillas de la cohorte de junio ($3.49 \text{ g} \pm 0.79 \text{ g}$) (Mann-Whitney, $U = 30089.00$, $p < 0.01$, $df = 1$).

Depredación post-dispersión

El porcentaje de depredación post-dispersión de semillas de *O. tenera* decrece conforme disminuye la altitud (Cuadro 6, Fig. 15). A 1600 m de altitud desapareció un porcentaje significativamente mayor de semillas (85-95 %) que a 1400 m (35-65 %), y en esta última altitud el porcentaje de desaparición también fue significativamente mayor que

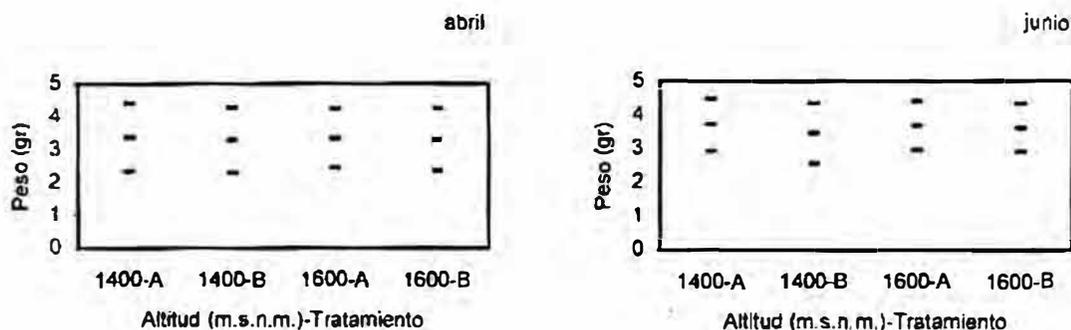


Fig. 14. Peso (promedio y desviación estandar) de dos cohortes (abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera* en Monteverde. El peso se determinó inmediatamente después de su recolección. Las letras indican los tratamientos a los que fueron luego sometidas las semillas: A=exclusión-parcial, B=exclusión-total.

a 900 m (10-15 %), para ambas cohortes (Friedman, $\chi^2 = 9.250$, $p < 0.01$, $df = 2$). Además el porcentaje de depredación aumentó en el transcurso del año a lo largo del gradiente altitudinal. El aumento más importante ocurrió a 1400 m, el cual subió de 36.67 % en abril a 63.33 % en junio.

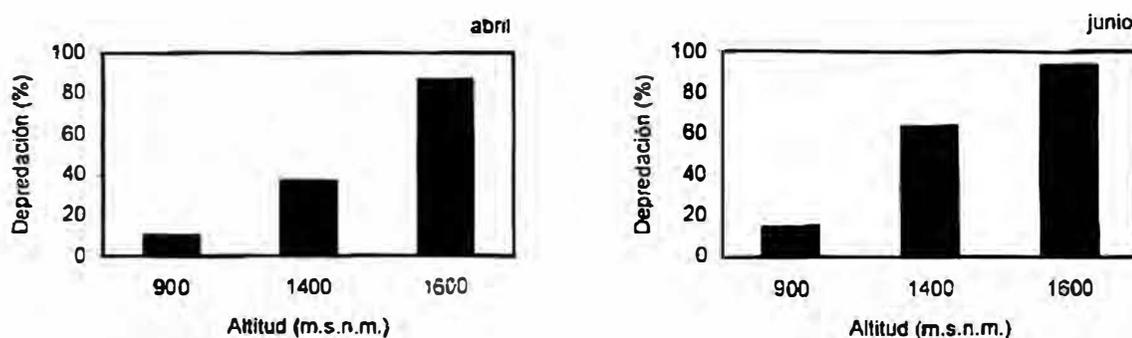


Fig. 15. Porcentaje de depredación entre abril 1997 y marzo 1998, de dos cohortes (abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal en Monteverde. Este porcentaje se calculó con base en las semillas sin-exclusión.

Porcentaje de supervivencia

De las semillas sin-exclusión sembradas en el gradiente altitudinal, únicamente sobrevivieron del 10 al 13 % de las semillas sembradas a 1400 m de altitud, para ambas cohortes (Cuadro 6). Mientras la supervivencia de las semillas con exclusión-total y parcial a 1400 m y 1600 m (63-97 %) de altitud fue significativamente mayor que a 900 m (0-13 %), para ambas cohortes (Cuadro 6. Fig. 16. Exclusión-parcial: Friedman, $\chi^2 = 9.08$, $p < 0.01$, $df = 2$. Exclusión-total: Friedman, $\chi^2 = 9.33$, $p < 0.01$, $df = 2$).

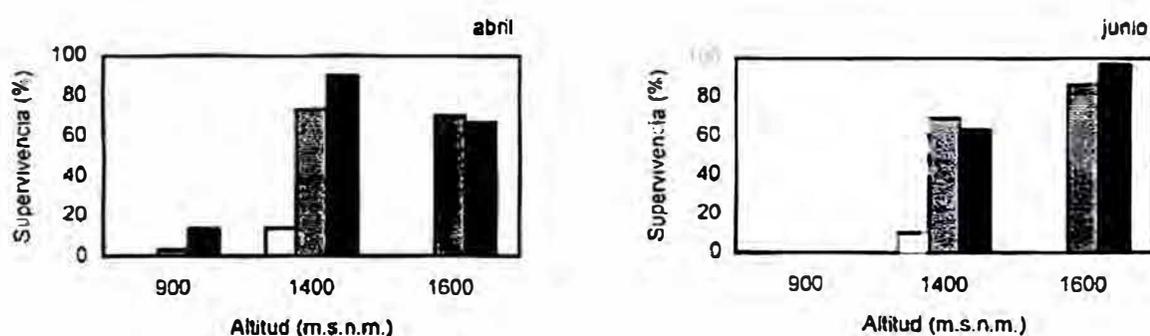


Fig. 16. Porcentaje de supervivencia en marzo de 1998, de dos cohortes (abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera* en Monteverde. Los patrones de relleno indican los tratamientos de exclusión: blanco=sin-exclusión, gris=exclusión-parcial, negro=exclusión-total.

A 1600 m y 1400 m la supervivencia de las semillas con exclusión-total y parcial (63-97 %) fue significativamente mayor que la supervivencia de las semillas sin exclusión (0-13 %) (Cuadro 6. Fig. 16. 1400 m: Friedman, $\chi^2 = 9.00$, $p < 0.01$, $df = 2$. 1600 m: Friedman, $\chi^2 = 9.08$, $p < 0.01$, $df = 2$). Mientras a 900 m la supervivencia de las semillas con exclusión-total y parcial fue entre 0 y 13 % y no hubo sobrevivientes de las semillas sin-exclusión.

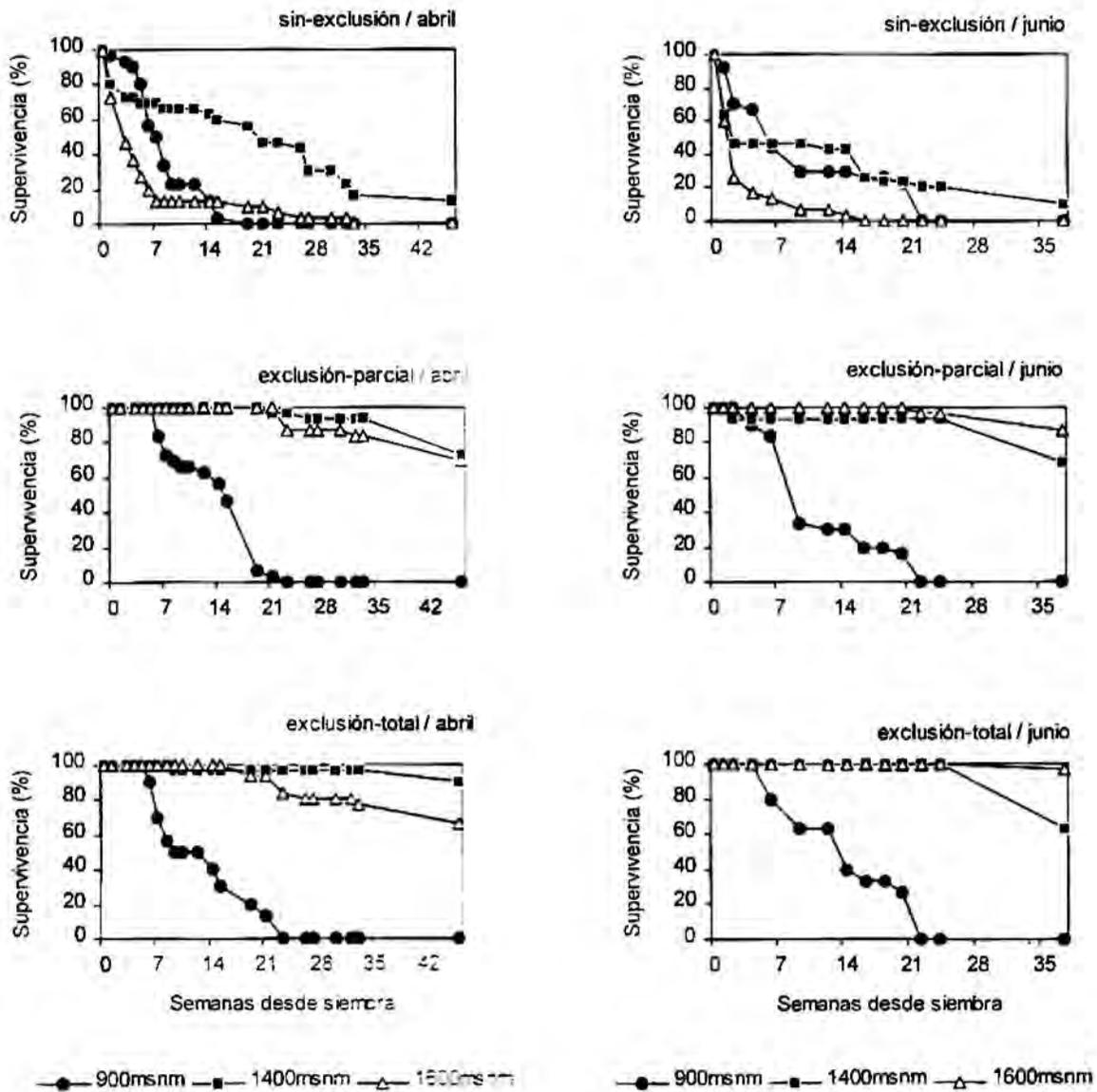


Fig. 17. Curvas de supervivencia de dos cohortes de semillas de *Orotea tenera* a lo largo de un gradiente altitudinal en Monteverde. Los tratamientos se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalle en texto).

Curvas de supervivencia

La mortalidad de las semillas con exclusión-total y parcial a 1400 m y 1600 m fue más lenta que a 900 m. para las dos cohortes (Fig. 17). Las semillas sin-exclusión sembradas a 1400 m de altitud muestran una mortalidad mas lenta que las sembradas a 1600 m y 900 m. para el cohorte de abril. Pero para el cohorte de junio la mortalidad a 1400 m fue más lenta que a 1600 m. pero igualó la mortalidad de las semillas sembradas a 900 m.

A 1400 m y 1600 m la mortalidad de las semillas con exclusión-total y parcial es más lenta que la de las semillas sin exclusión. para ambas cohortes (Fig. 17). Sin embargo a 900 m de altitud las semillas sin exclusión y las semillas con exclusión-total y parcial presentan mortalidades que no se diferenciaron entre sí.

Causas de mortalidad

Las causas de mortalidad hasta marzo de 1998, de los individuos de *O. tenera* variaron significativamente a lo largo del gradiente altitudinal (Cuadro 8. Fig. 18), para ambas cohortes (abril: Pearson Chi-square. $\chi^2 = 259.381$. $p < 0.01$. $df = 10$; junio : Pearson Chi-square. $\chi^2 = 245.623$. $p < 0.01$. $df = 10$). A 1400 m y a 1600 m de altitud. la principal causa mortalidad fue la depredación de semillas por vertebrados (12-31 %), en ambas cohortes. Mientras a 900 m de altitud la causa de mortalidad más importante fue la desecación (61-63 %), en ambas cohortes.

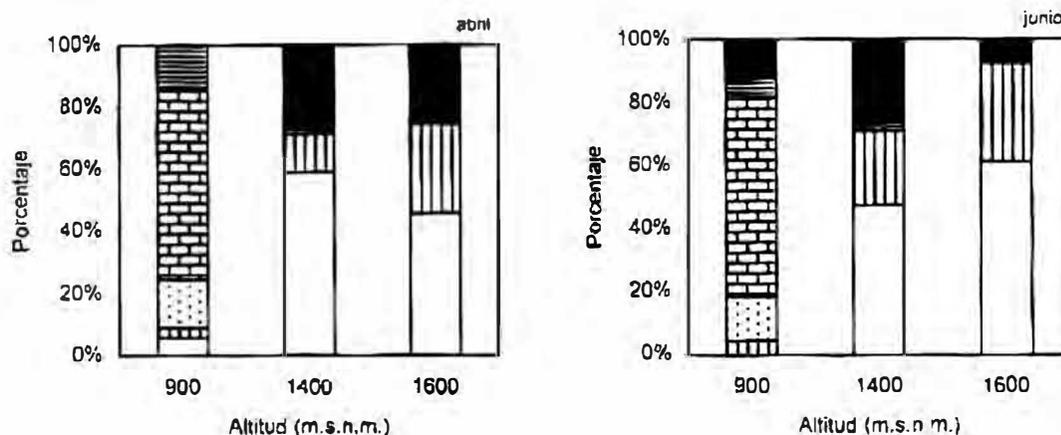


Fig. 18. Porcentajes de supervivencia hasta marzo de 1998 y de causas de mortalidad de dos cohortes (abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal en Monteverde. Los patrones de relleno indican las causas de mortalidad: blanco=vivas, líneas verticales=vertebrados, puntos=insectos, ladrillos=desección, líneas horizontales=otro, negro=post-dispersión (ver detalle en el texto).

CUADRO 8. Porcentajes de supervivencia y de causas de mortalidad de dos cohortes (cosechas de abril y junio) de semillas de *Ocotea tenera*, Monteverde (n = número de muestras)

Categoría	Altitud (m.s.n.m.)					
	900		1400		1600	
	Abril (n=90)	Junio (n=87)	Abril (n=90)	Junio (n=89)	Abril (n=90)	Junio (n=90)
Sobrevivientes	5.6	0	58.9	47.2	45.6	61.1
Muerte por vertebrados	3.3	4.6	12.2	23.6	28.9	31.1
Muerte por insectos	15.6	13.8	1.1	0	0	0
Muerte por desecación	61.1	63.2	0	1.1	0	0
Muerte por otro	14.4	5.7	1.1	1.1	1.1	0
Muerte post-germinación	0	12.6	26.7	27	24.4	7.8

Crecimiento y herbivoría de plántulas de *Ocotea tenera* en un gradiente altitudinal

Crecimiento

El crecimiento de las plántulas de *O. tenera* en su primer año de vida varió con la altitud. La altura (Cuadro 9, Fig. 19), el número de hojas (Cuadro 10, Fig. 20) y el área foliar (Cuadro 11, Fig. 21) alcanzadas por las plántulas a lo largo del año, fueron significativamente mayores a 1600 m que a 1400 m de altitud, para ambas cohortes (Cuadro 12). A manera de ejemplo observese que la altura promedio de las plántulas con exclusión-parcial-macro al finalizar el primer año de vida (cohorte de abril), fue de 21.38 cm a 1600 m, y de 10.97 cm a 1400 m de altitud. Además, al finalizar el año, estas plántulas sembradas a 1600 m habían producido en promedio 8.3 hojas y una área foliar de 77.93 cm², mientras a 1400 m las plántulas produjeron 4.47 hojas y una área foliar de 52.89 cm².

CUADRO 9. Promedio de la altura (cm) y desviación estándar (en paréntesis) al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes ($n=15$, tamaño de muestra por tratamiento)

Tratamiento de Exclusión	Abril		Junio	
	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.
Sin exclusión	9.63 (10.34)	19.71 (4.10)	12.00 (11.93)	18.29 (11.53)
Exclusión-parcial- micro	15.69 (8.19)	20.08 (4.54)	18.10 (12.20)	21.61 (10.62)
Exclusión-parcial- macro	10.97 (9.72)	21.38 (5.22)	17.67 (11.53)	21.71 (5.10)
Exclusión-total	16.55 (7.81)	19.70 (7.87)	10.50 (11.79)	24.30 (7.26)

CUADRO 10. Promedio del número de hojas y desviación estandar (en paréntesis) por individuo al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes ($n=15$, tamaño de muestra por tratamiento)

Tratamiento de Exclusión	Abril		Junio	
	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.
Sin exclusión	2.75 (2.90)	7.08 (2.15)	3.42 (3.12)	5.50 (3.94)
Exclusión-parcial-micro	4.85 (3.11)	7.42 (2.91)	4.14 (2.85)	6.07 (3.02)
Exclusión-parcial-macro	4.47 (3.46)	8.25 (2.82)	4.53 (3.40)	8.33 (2.39)
Exclusión-total	5.79 (2.12)	7.56 (2.96)	3.50 (3.80)	7.80 (3.43)

CUADRO 11. Promedios de área foliar (cm^2) por individuo, al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes. Desviación estandar en paréntesis ($n=15$, tamaño de muestra por tratamiento)

Tratamiento de Exclusión	Abril		Junio	
	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.
Exclusión-total	52.66 (42.37)	89.37 (55.26)	58.6 (43.71)	100.13 (61.82)
Exclusión-parcial-macro	52.89 (51.85)	77.93 (43.68)	58.13 (46.04)	92.79 (45.68)

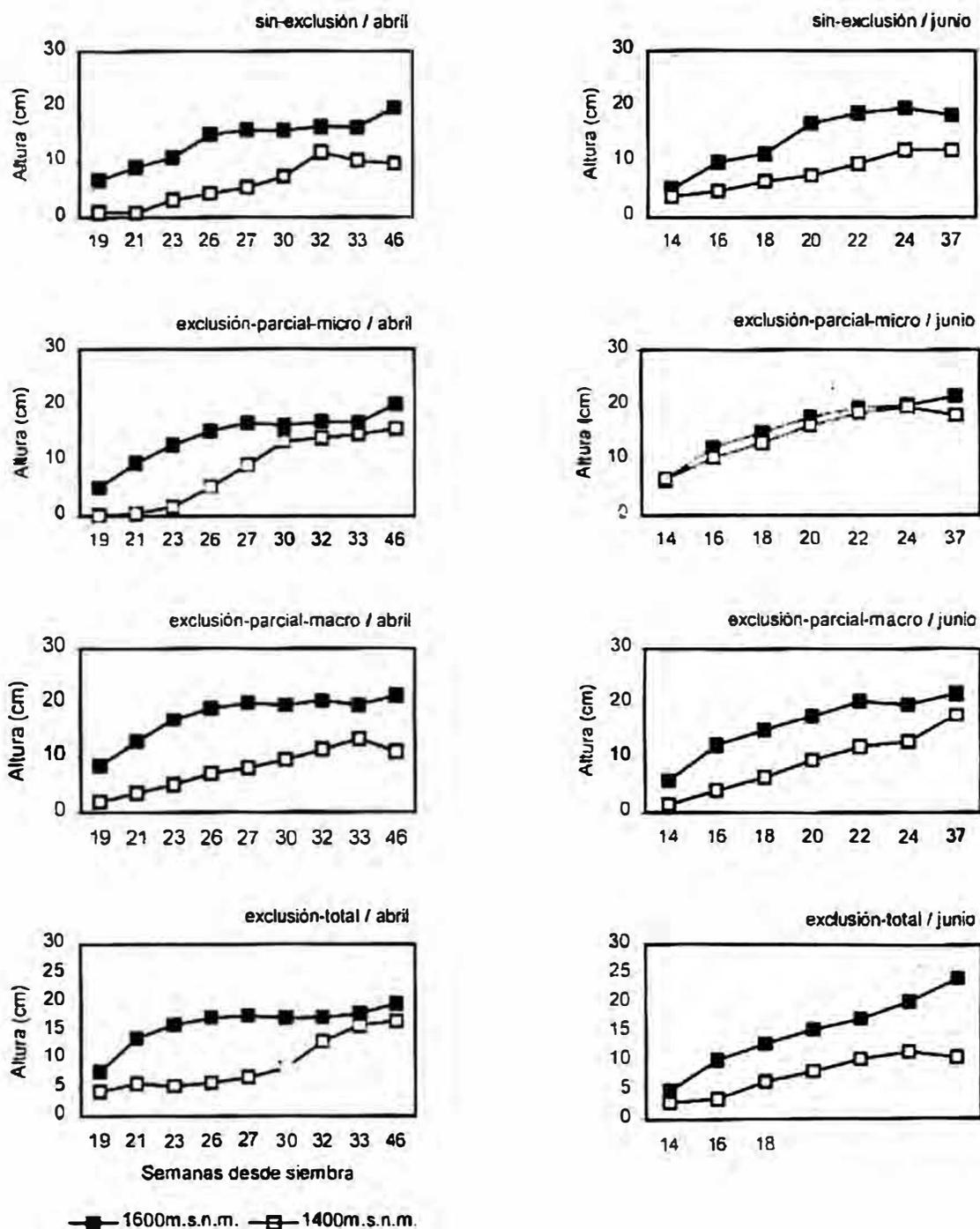


Fig. 19. Promedios de la altura de dos cohortes (abril y junio) de plántulas de *Orotea tenera* creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).

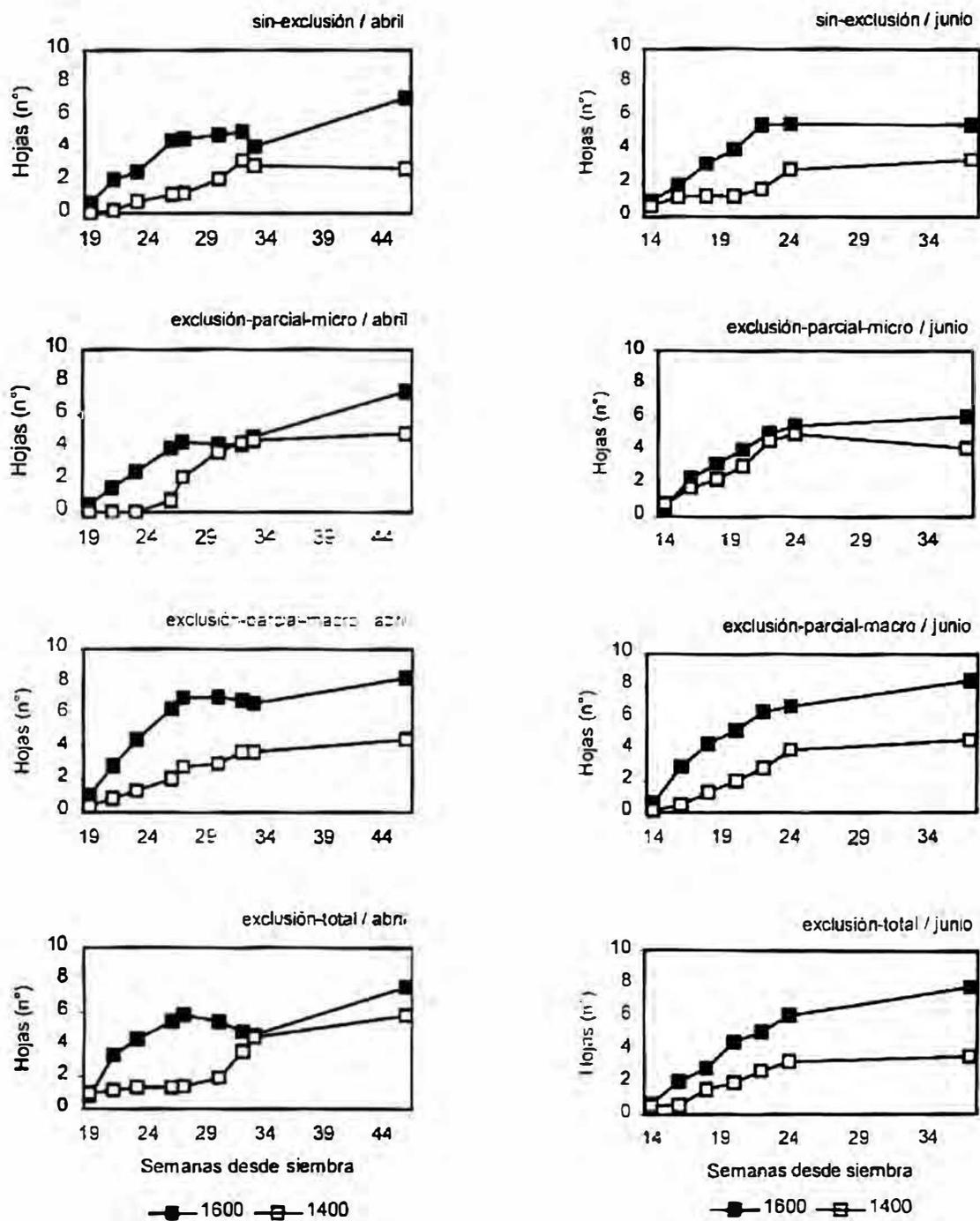


Fig. 20. Promedio del número de hojas por plántula de dos cohortes (abril y junio) de *Ocolea tenera*, creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).

CUADRO 12. Resultados de la prueba estadística U-Mann-Whitney, utilizada para comparar la altura, el número de hojas y el área foliar de las plántulas de *Ocotea tenera*, sembradas a 1400 m y 1600 m, en Monteverde. El análisis se realizó para tres edades (E) expresadas en número de semanas desde la siembra de la semilla, para cada cohorte. Cohorte abril: E1= 19, E2= 27, y E3= 46. Cohorte junio: E1=14, E2=24, y E3=37

Variable	Estadístico (U)		Probabilidad (P)		Grados Libertad	
	Abril	Junio	Abril	Junio	Abril	Junio
ALTURA						
E1	2854.5	2339.5	0.000	0.000	1	1
E2	2254.5	2204.5	0.000	0.002	1	1
E3	1631.0	2101.5	0.001	0.003	1	1
No. HOJAS						
E1	2015.0	1823.0	0.007	0.186	1	1
E2	2214.0	2347.0	0.000	0.000	1	1
E3	1631.0	2153.5	0.000	0.000	1	1
AREA FOLIAR						
E1	615.0	502.5	0.000	0.232	1	1
E2	581.0	652.5	0.000	0.001	1	1
E3	342.0	602.0	0.005	0.001	1	1
AREA DAÑO						
E1	510.0	465.0	0.040	0.317	1	1
E2	470.5	702.5	0.000	0.000	1	1
E3	209.5	496.0	0.042	0.030	1	1

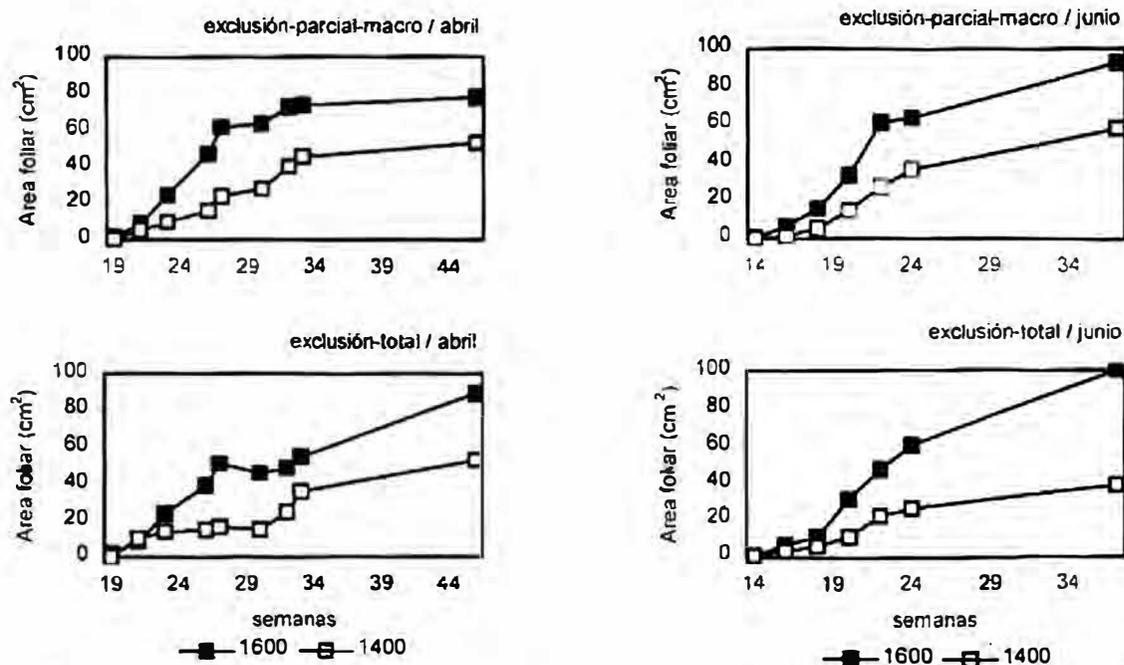


Fig. 21. Promedio del área foliar por individuo de *Ocotea tenera* creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en el texto).

Las plántulas con exclusión total y parcial no se diferenciaron de las plántulas sin exclusión en la altura, número de hojas, ni área foliar, tanto a 1600 m como a 1400 m, y para ambas cohortes.

Herbivoria

El área foliar dañada de las plántulas de ambas cohortes, durante su primer año de vida, varió con la altitud. A 1600 m las plántulas de la cohorte de abril presentaron significativamente mayor área foliar dañada que a 1400 m (Cuadros 12, 13, Fig. 22). El máximo de daño ocurrió a las 33 semanas de vida para la cohorte de abril, y a las 24 semanas para la cohorte de junio. Por ejemplo, en abril, a 1600 m de altitud el daño de las plántulas con exclusión-parcial-macro fue de 15.82 %, mientras a 1400 m fue de 4.8 % (Fig. 23).

El efecto de vertebrados, insectos y hongos en el área foliar dañada de las plántulas sembradas a 1400 m y a 1600 m, no se diferenció entre sí (Fig. 22).

CUADRO 13. Promedios por individuo del área foliar dañada (cm^2), al final del primer año de vida de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes. Los meses corresponden a dos cohortes. Desviación estándar en paréntesis ($n=15$ plántulas, tamaño de muestra por tratamiento)

Tratamiento de Exclusión	Abril		Junio	
	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.	1400 m.s.n.m.	1600 m.s.n.m.
Exclusión-parcial-macro	2.91 (5.03)	1.95 (1.62)	1.1 (2.03)	0.99 (0.92)
Exclusión-total	0.34 (0.57)	3.30 (4.17)	0.34 (0.95)	0.95 (1.13)

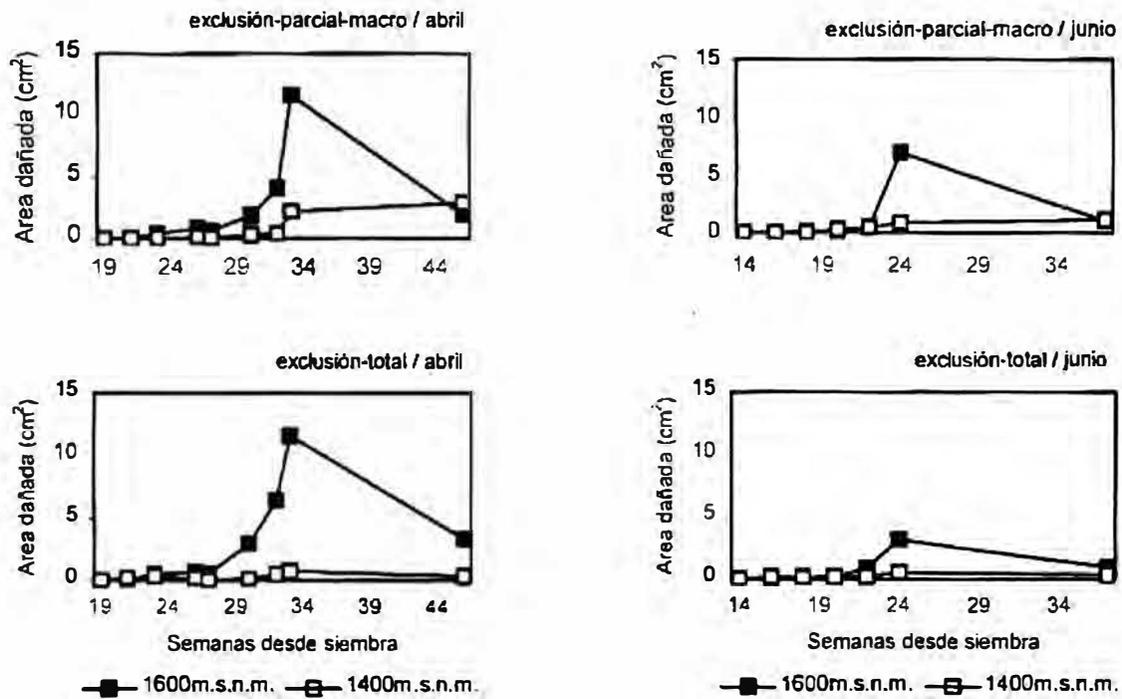


Fig. 22. Promedios del área foliar dañada por micro-organismos, de dos cohortes (abril y junio) de plántulas de *Ocotea tenera*, creciendo a dos altitudes en Monteverde (abril 1997-marzo 1998). Los tratamientos de exclusión se indican en la parte superior de cada gráfico (ver detalles en texto).

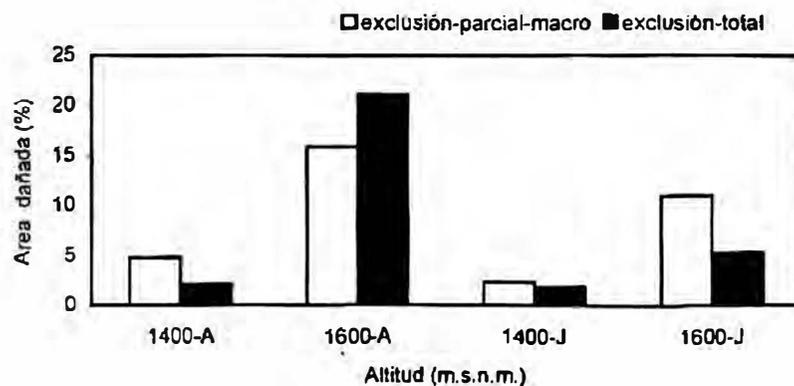


Fig. 23. Máximo porcentaje de área dañada en plántulas de *Ocotea tenera* creciendo a dos altitudes en Monteverde. Las plántulas de la cohorte de abril tenían 34 semanas de vida, y las de la cohorte de junio tenían 24 semanas. Las letras indican la cohorte: A=abril, J=junio.

Discusión

Distribución altitudinal

El ámbito de distribución de *Ocotea tenera* en la vertiente del Pacífico de Monteverde, según lo muestra este estudio, se extiende desde los 1050 m hasta los 1500 m de altitud, pero la mayor densidad de individuos ocurre entre 1050 m y 1400 m. El límite superior de esta especie concuerda con el comunicado por Burger & van der Werff (1990); sin embargo, estos autores informan que el límite inferior ocurre a 50 m de altitud. Es probable que los especímenes recolectados a tan bajas altitudes provengan de zonas geográficas con condiciones de precipitación, temperatura y humedad diferentes a las de Monteverde, y que favorecen la germinación y crecimiento de *O. tenera*. También es posible que los árboles encontrados a 50 m de altitud hayan sido identificados erróneamente, pues la familia de plantas Lauraceae se considera una de las familias de angiospermas del neotrópico más problemática en identificación (Burger 1988).

En Monteverde el ámbito de distribución de *O. tenera* refleja límites abruptos, como es el caso para varias especies de árboles de Costa Rica (Burger 1992). Un ejemplo lo constituyen las especies hermanas *Ocotea monteverdensis* (ámbito: 1400 m - 1600 m) y *Ocotea austinii* (ámbito: 1700 m - 3200 m), las cuales poseen ámbitos de distribución contiguos pero con límites abruptos que no se translapan entre sí.

Además el límite superior de distribución de *O. tenera* en la vertiente del Pacífico de Monteverde (aproximadamente 1500 m) ocurre en la franja altitudinal (1000 – 1600 m) en donde muchas otras especies de árboles en Costa Rica presentan su límite de distribución (Burger 1992). Según Gentry (1995) es también a 1500 m donde se da un

cambio importante en la composición de especies en Los Andes de Sur América, y es a partir de este punto donde se nota claramente una disminución de la diversidad y riqueza de especies, conforme aumenta la altitud.

Destino post-dispersión de las semillas

Germinación

Para las semillas sembradas por arriba de los 1400 m de altitud, la protección total o parcial de semillas contra sus enemigos incrementó la germinación a casi el 100 %, mientras a 900 m la germinación se mantuvo baja. Como la exclusión total y parcial de semillas, a 1400 m y 1600 m causaron un incremento similar de la germinación, entonces dicho incremento se atribuye a la exclusión de vertebrados (principalmente roedores pequeños). Así mismo los resultados sugieren que los insectos y hongos no afectaron la germinación a lo largo del gradiente altitudinal.

Por otra parte se observó una disminución de la depredación por vertebrados conforme disminuye la altitud. Esto explicaría la mayor germinación de las semillas sin exclusión, a 1400 m que a 1600 m. Sin embargo a 900 m, aunque la depredación de semillas fue baja, la germinación también fue baja; por lo que ésta se atribuye al efecto de un factor abiótico.

Al igual que en otras áreas geográficas (Grubb 1966, Cavelier 1995, Lieberman *et al.* 1996), en Monteverde la temperatura desciende conforme aumenta la altitud. A 1600 m las temperaturas máximas y mínimas son aproximadamente 5 °C más bajas que a 900 m.

Por el contrario, la precipitación en Monteverde no varió con la altitud durante la mayor parte del periodo entre junio y noviembre de 1997, a excepción del mes de agosto.

Durante este último mes hubo una sequía que afectó drásticamente las tierras bajas (900 m), en donde la precipitación mensual bajó de 250 mm en julio a sólo 70 mm en agosto. Esta sequía corresponde con el periodo corto de verano, que se presenta en la vertiente del Pacífico de Costa Rica, entre junio y agosto (Haber *et al.* 1996).

A pesar de la similitud en la cantidad de lluvia recibida a lo largo del gradiente altitudinal, los datos de humedad del suelo sugieren un gradiente que aumenta proporcionalmente con la altitud. Estos datos fueron tomados puntualmente, por lo que es necesario un estudio de las variaciones de la humedad del suelo a través del tiempo, que comprueben si el patrón sugerido se mantiene a lo largo del año.

El descenso de la temperatura y el aumento de la humedad del suelo a 1600 m son probablemente una consecuencia de la frecuente incidencia de nubosidad en las partes más altas de las montañas (Grubb & Whitmore 1966, Cavellier 1995). Según Haber *et al.* (1996) el bosque de Monteverde entre 1400-1800 m (Bosque Húmedo Montando Bajo) se caracteriza por la cobertura de nubes durante la mayor parte del año, al igual que ocurre en otros bosques tropicales montanos (Grubb & Whitmore 1966, Grubb 1977, Webster 1995).

La humedad del ambiente y la temperatura determinan en parte la tasa de desecación de las semillas de *O. tenera*. Estas fueron severamente afectadas a 900 m de altitud, donde la desecación impidió que la mayoría germinaran. La baja tolerancia a la desecación clasifica a estas semillas como recalcitrantes (Fu *et al.* 1993, 1994, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Espindola *et al.* 1994, Lin 1996, Normah *et al.* 1997), y con un periodo de longividad corto (Lin 1996, Uniyal & Nautiyal 1996).

Aunque hay una tendencia a clasificar las semillas como ortodoxas o recalcitrantes, algunas especies poseen características de ambas categorías. Por ejemplo, 22 especies de la

familia de plantas Lauraceae fueron identificadas por Lin (1996), como semillas recalcitrantes intermedias. Específicamente, las semillas de las especies *Neolitsea parvigemma*, *Lindera megaphylla* y *Cinnamomum subavenium*, pierden su viabilidad más rápido cuando se almacenan a 82 % de humedad que a 33 %. Esto sugiere que la naturaleza posee un continuum de tolerancia a la desecación (Lin 1996, Norman *et al.* 1997).

Otra característica de las semillas recalcitrantes es que son generalmente de gran tamaño, y se encuentran más comúnmente en los bosques maduros que en las zonas abiertas (Foster & Janson 1985). Las semillas de *O. tenera* también se consideran grandes, por lo que se espera que puedan sobrevivir períodos más largos en la sombra que las especies con semillas pequeñas (Leishman & Westoby 1994, Saverinurtu & Westoby 1996).

Una de las desventajas conforme aumenta el tamaño de la semilla es que la proporción superficie-volumen disminuye y consecuentemente la semilla requiere de un mayor contenido de humedad para alcanzar su germinación (Foster 1986). Otros factores como la humedad del ambiente y el área de contacto entre la semilla y el suelo determinan la tasa de pérdida de agua de la semilla. Por lo tanto, sólo cuando se establezca el balance adecuado entre la humedad pérdida y la humedad absorbida del ambiente, la semilla podrá dar paso a la germinación (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

Por otra parte, las semillas recalcitrantes aparentemente son más tolerantes a cambios de temperatura que a los cambios de humedad. Un ejemplo lo constituyen las especies de árboles *Schima khasiana* (1600-1900 m.s.n.m.) y *S. walichii* (300-1600 m.s.n.m.). Estas especies crecen en el noreste de India, poseen semillas recalcitrantes y sus

ámbitos de distribución no se translanan entre sí; sin embargo, Boojh & Ramakrishnan (1981) afirman que ambas pueden germinar en un ámbito amplio de temperaturas (10 a 25 °C).

En Monteverde, a 900 m de altitud la humedad fue menor y la temperatura mayor que a 1400 m y a 1600 m. Estas condiciones probablemente aumentaron la tasa de respiración y la pérdida de agua de las semillas de *O. tenera*, impidiendo que se alcanzara el balance de humedad necesario para que ocurriera la germinación. Sin embargo, algunas pocas semillas lograron germinar. Esta germinación se debe probablemente a diversos factores como la tolerancia parcial a la desecación de la especie, a la diversidad genética entre las semillas, o a la diversidad de las condiciones micro-ambientales en donde se sembraron las semillas.

El aumento de la germinación de la cohorte de junio a 900 m (con respecto a la de abril), está probablemente relacionado al inicio de la estación lluviosa. La cohorte de abril coincidió con el final de la estación seca por encima de los 1400 m de altitud; sin embargo, entre 800-1400 m la estación seca se extiende desde noviembre hasta mayo (Haber *et al.* 1996). La sequía causó un descenso en la humedad del aire y del suelo, acelerando el proceso de desecación de las semillas. La tolerancia a la desecación tiende a incrementar conforme avanza el desarrollo de la semilla (Finch-Savage 1992), por lo tanto la época más crítica de la semilla es inmediatamente después de su dispersión.

El riesgo de la desecación de las semillas disminuye al aumentar la altitud. Por encima de los 1400 m los tratamientos de exclusión incrementaron notablemente la germinación, lo que comprueba que las condiciones ambientales a estas altitudes son favorables para la germinación de *O. tenera* y probablemente se alcanza un porcentaje de

humedad crítico entre 900 m y 1400 m, que coincide con el límite de tolerancia a la desecación de esta especie.

Periodo de germinación

La altitud no afectó la germinación total de las semillas protegidas contra vertebrados a 1400 m y 1600 m, pero el período de pre-germinación de la semilla, y el período de germinación de ambas cohortes, disminuyeron conforme aumentó la altitud. Como la distribución de los pesos de las semillas (de ambas cohortes) sembradas a 1400 m no se diferenció de las semillas sembradas a 1600 m, se concluye que tanto el período de pre-germinación como el de germinación son independientes del tamaño de la semilla. De la misma manera Finch-Savage (1992) encontró que la tasa de germinación de *Quercus robur* L. (semilla recalcitrante) no está relacionada ni con el tamaño de la semilla, ni con el porcentaje de humedad. Estos estudios se contraponen a los de Foster (1986) y Byers *et al.* (1997), quienes informan que el período de espera está relacionado negativamente al peso de las semillas.

Por otra parte el período pre-germinación de *O. tenera* (entre 10 y 20 semanas) concuerda con el comunicado para otras semillas recalcitrantes del trópico. En Costa Rica, *Dendropanax arboreus* germinó en 11 semanas, *Miquartia guianensis* y *Xylopia xericophylla* en 21 semanas (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Adicionalmente en Malasia el 66 % (118) de las especies germinaron después de 12 semanas (Fenner 1985). Este período pre-germinación y la disponibilidad de agua inicial en el hábitat, podrían influir en la estructura genética de la población, limitando el número de genotipos disponibles para que actúe la selección (Cabin *et al.* 1997).

En Monteverde, la humedad del suelo incrementa conforme aumenta la altitud, y consecuentemente el período de pre-germinación de *O. tenera* decrece al aumentar la altitud. Además, la presión de la depredación post-dispersión de semillas incrementa al aumentar la altitud. Por lo tanto las fuerzas selectivas para la germinación rápida de las semillas de *O. tenera* son más fuertes a mayores altitudes.

Depredación

La depredación de *O. tenera* por encima de los 1400 m de altitud concuerda con la depredación de otras especies leñosas tropicales : superior al 95 % para *Dipteryx panamensis* (Forget 1993), de 60-90 % para *Faramea occidentalis* (Schupp 1988), 50-90 % para *Welfia georgii* (Schupp & Frost 1989), y de 85 % para *Gustavia superba* (Forget 1992). Sin embargo, los resultados evidencian un aumento de la depredación al aumentar la altitud. Este patrón se mantuvo desde abril hasta noviembre de 1997, pero el efecto de sus enemigos fue más intenso a partir de junio. La variación de la depredación en el tiempo puede deberse a una variación en la disponibilidad de semillas (Schupp 1990).

En Monteverde el periodo de mayor producción de frutos es de setiembre a enero, y los frutos son escasos entre junio y agosto (Haber *et al.* 1996). Además, censos realizados entre junio de 1980 y agosto de 1981 por Wheelwright (1985) indican un mayor número de especies de Lauraceae en fructificación en el mes de abril que en junio. Por consiguiente, la disminución en la disponibilidad de semillas en junio podría explicar el incremento en la depredación de *O. tenera* en este mes.

La variación de la depredación entre altitudes podría deberse más bien, a una variación en la composición o abundancia de especies depredadoras de semillas a lo largo

del gradiente altitudinal. Dentro del grupo de especies que conforman los posibles depredadores de semillas en Monteverde se encuentran venados, dantas, guatusas, saínos, y roedores. Sin embargo, el grupo más importante de mamíferos herbívoros primarios en Costa Rica es el de los roedores pequeños (McPherson 1986). Específicamente en Monteverde, los principales depredadores de semillas de *O. tenera* podrían ser: *Peromyscus mexicanus*, *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys albiguralis*, *Sciurus variegatoides*, y *Dasyprocta punctata* (Hayes & Laval 1989).

Poco se sabe de los ámbitos de distribución altitudinal de estos roedores. Todos los depredadores de semillas mencionados, excepto *P. mexicanus* (ratón) y *D. punctata* (guatusa), han sido reportados en un amplio ámbito de distribución altitudinal (McPherson 1986, Rodríguez & Chinchilla 1996), que incluye tanto el Bosque Húmedo Montano Bajo, como el Bosque Húmedo Pre-montano (zonas en que se realizó este estudio). *D. punctata* se distribuye desde 0 m hasta 1500 m, ocupando 6 zonas de vida, mientras la distribución de *P. mexicanus* es menos conocida. Sin embargo, este último se ha comunicado como la especie de ratón más abundante en la Reserva de Monteverde, y la responsable de la alta depredación (99 %) de las semillas de *Ocotea endresiana* en esta misma localidad (D. Wenny, datos sin publicar).

Por lo tanto, es probable que el aumento en la intensidad de la depredación de semillas de *O. tenera* a mayores altitudes sea la consecuencia de un gradiente en la abundancia de roedores: a mayores altitudes, mayor es la abundancia de roedores. La baja depredación de semillas a 900 m y las observaciones (personales) frecuentes de serpientes (*Boa constrictor*), conducen a pensar que la población de roedores a 900 m podría ser menor que a 1400 m debido a una alta depredación de roedores por serpientes.

Es importante notar que de todas las semillas de *O. tenera* sembradas sin-exclusión en el gradiente altitudinal de Monteverde, sólo hubo sobrevivientes a 1400 m. Aunque a esta altitud las semillas son frecuentemente enterradas por guatusas (observación personal), la contribución de este roedor a la sobrevivencia de *O. tenera* es dudosa.

Si bien es cierto que el éxito del reclutamiento de muchas especies de árboles tropicales con semillas grandes depende de la dispersión secundaria por *D. punctata* y otros roedores (Smythe 1989, Forget 1991ab, 1992, 1993, 1994a, b), el efecto es negativo para ciertas especies. Tal es el caso para otras especies de la familia de plantas Lauraceae, como *Ocotea andresiana* (D. Wenny, datos sin publicar) y varias especies de los géneros *Ocotea*, *Nectandra* y *Persea* (Flores *et al.* 1985). Estas especies muestran una disminución en la germinación cuando las semillas son enterradas, en vez de depositadas en el mantillo, y lo mismo ocurre probablemente con *O. tenera*. Por lo tanto la mayor sobrevivencia de *O. tenera* a 1400 m. está relacionada con una menor depredación de semillas, que a su vez se explicaría por una menor abundancia de depredadores vertebrados.

El presente estudio demuestra que la intensidad de la depredación no depende sólo del tamaño de la semilla u otras características intrínsecas de la semilla. Es posible que la depredación esté más fuertemente ligada a las variaciones temporales de disponibilidad de semillas, y a las variaciones espaciales en la riqueza y abundancia de herbívoros primarios. Además, este estudio contribuye con las evidencias que muestran como los depredadores pueden moldear las distribuciones espaciales, no sólo de plántulas (ver también De Steven & Putz 1984, y Clark & Clark 1985), sino de adultos (ver también Boucher 1981).

Sin embargo, vale la pena considerar también que el impacto de los depredadores en la distribución y sobrevivencia de semillas varía con la especie de árbol y con el

ecosistema, y en algunos casos el efecto puede ser neutro. Por ejemplo, en Australia la completa eliminación de hormigas, principal depredador de semillas en esa región (Westoby *et al.* 1992), aumentó 15 veces el nacimiento de plántulas de *Eucalyptus baxteri*, pero luego todas las plántulas perecieron debido a otros factores (Andersen 1989).

Supervivencia

Solamente sobrevivieron cerca del 10 % del total de semillas sembradas a 1400 m. Por otro parte es claro que la protección contra enemigos incrementó la supervivencia a 1400 m y a 1600 m, mientras que no causó impacto alguno a 900 m.

La mayor supervivencia de las semillas protegidas de sus enemigos ocurrió a 1400 m en abril y a 1600 m en junio. Esta diferencia entre las cohortes se explica por la ocurrencia de eventos en la post-germinación. Las plántulas de la cohorte de abril a 1600 m fueron atacadas por la bacteria *Pseudomonas syringae* van Hall (muestras recolectadas y se identificaron en el Laboratorio de Fitopatología, Universidad de Costa Rica). Mientras que las plántulas de la cohorte de junio fueron fuertemente impactadas por la sequía entre diciembre de 1997 y marzo de 1998, característica de la época de verano.

Los individuos sin-exclusión mostraron una disminución importante de sobrevivientes a 1400 m y 1600 m. Esta disminución se explica por la alta depredación de los cotiledones durante el periodo post-germinación, la cual fue más intensa para la cohorte de junio que para la cohorte de abril.

Las curvas de supervivencia a 900 m evidencian que la mortalidad de individuos es independiente de los tratamientos de exclusión. Para la cohorte de junio hubo una disminución de la mortalidad, la cual fue causada probablemente por el inicio de la estación

lluviosa. Sin embargo, la mortalidad de semillas se incrementó nuevamente con el inicio de la estación seca en diciembre de 1997.

A 1400 m y 1600 m la supervivencia de *O. tenera* se incrementa notablemente con ambos tratamientos de exclusión, demostrando que la exclusión de vertebrados herbívoros es la principal causa del aumento en la supervivencia de esta especie. La exclusión de vertebrados también ha incrementado fuertemente la supervivencia de otras especies tropicales como *Dipteryx panamensis*, *Gustavia superba*, y *Virala nobilis*, en las tierras bajas de Panamá (Sork 1987, Terborgh & Wright 1994, Asquit *et al.* 1997). Por lo tanto se puede afirmar que la distribución espacial de especies de árboles tropicales reciben un impacto fuerte de parte de la comunidad de vertebrados herbívoros, quienes en algunos casos, como para *O. tenera*, imponen los límites de su distribución.

Causas de mortalidad

A 900 m la principal causa de mortalidad es la desecación y luego los insectos. Sin embargo, la incidencia de este último factor pudo haber ocurrido luego de que las semillas habían perdido su viabilidad por desecación. Este patrón se repite en ambas cohortes (época seca y época lluviosa), lo que confirma que la desecación no es causa de la baja precipitación en marzo, sino de una combinación de temperatura alta y baja humedad, características del sotobosque a 900 m de altitud.

Los efectos de la desecación en la fisiología de la semilla pueden ser de varias índoles dependiendo de la especie: la desecación puede inducir daños irreversibles en las membranas celulares, disminuir la actividad respiratoria, y la habilidad de sintetizar proteínas, y dañar irreversiblemente el núcleo (Espindola *et al.* 1994). Por otra parte el

estrés hídrico podría afectar las enzimas y por lo tanto provocar una falta de coordinación en varios procesos metabólicos (Pammenter *et al.* 1994). Berjak *et al.* (1993) encontraron que los ejes de desarrollo se vuelven más sensibles a la desecación conforme avanza el proceso de maduración, pero ésta no es la causa principal de pérdida de viabilidad. Aparentemente el efecto de la deshidratación es más severo en los cotiledones que en los ejes de crecimiento (Espindola *et al.* 1994, Motete *et al.* 1997).

A 1400 m y 1600 m la única causa de mortalidad pre-germinación es la depredación de semillas. El resto de la mortalidad se debe a eventos post-germinación. Este patrón se repite para ambas cohortes, con la diferencia de que en junio, a 1400 m, el efecto de la depredación por vertebrados y los eventos post-germinación fueron más intensos que en abril. Y además, la mortalidad post-germinación a 1600 m fue mayor en abril que en junio.

El aumento de la depredación por vertebrados en junio se debe probablemente a una baja en la disponibilidad de semillas en la comunidad. La mortalidad post-germinación a 1400 m, en junio, ocurrió principalmente por desecación de las plántulas, y la mayor mortalidad post-germinación de abril a 1600 m se debió a la infección de plántulas por la bacteria *Pseudomonas syringae*.

Establecimiento de plántulas

El crecimiento de las plántulas de *O. tenera* fue más rápido en el sotobosque a 1600 m de altitud que a 1400 m, y la protección de plántulas contra sus enemigos no impactaron su crecimiento. La ventaja de las plántulas a 1600 m se observó en la altura, el número de hojas y el área foliar, a pesar de haber sido afectadas por la bacteria *Pseudomonas syringae*. Este patógeno atacó ambas cohortes, pero más severamente la cohorte de abril. El pico de

infección ocurrió cuando estas plántulas tenían cerca de ocho meses de edad, y fue probablemente la causa de la mayor mortalidad de plántulas en abril que en junio. Al cabo de los diez meses de edad ambas cohortes de plántulas se habían recuperado de la infección por completo. Por el contrario esta bacteria no afectó las plántulas creciendo a 1400 m de altitud en ninguna de las cohortes.

El rápido crecimiento de *O. tenera* a 1600 m puede ser el resultado en parte de las reservas almacenadas en sus semillas y en parte de la disponibilidad de nutrimentos en el suelo del bosque (Foster 1986, Seiwa & Kikuzawa 1991, Westoby *et al.* 1992, Jordano *et al.* 1994, Kitajima 1995, Mendez 1997).

En el presente estudio se encontró que en el suelo del bosque de Monteverde, el fósforo ocurre en mayores concentraciones a 1600 m que a 1400 m y 900 m. Estos resultados se oponen a los encontrados por Grubb (1977), Vitousek *et al.* (1988), y Cavelier (1995), los cuales indican una disminución de fósforo conforme aumenta la altitud. Sin embargo, es este nutrimento el que más comúnmente limita el crecimiento de plantas en el trópico (Huante *et al.* 1995, Kitajima 1995).

Por otra parte, los resultados muestran que el calcio y el magnesio ocurren a menores concentraciones a 1600 m que a 1400 m, y que las concentraciones de potasio no varían con la altitud. Por lo tanto ninguno de estos tres últimos nutrimentos puede ser un factor limitante del crecimiento de *O. tenera*. Se concluye entonces que el rápido crecimiento de esta especie podría explicarse como una respuesta a: (1) una mayor concentración de fósforo en el suelo del bosque; (2) una mayor disponibilidad de esporas de micorrizas que facilitan la infección de las raíces de las plántulas de *O. tenera*, y que por

consiguiente mejoran la eficiencia de la absorción de nutrimentos; o (3) la defoliación causada por la infección de la bacteria.

La radiación solar pudo también haber contribuido a la mayor velocidad de crecimiento de plántulas a 1600 m. Si bien es cierto que a mayor altitud ocurre una mayor cobertura de nubes y que las nubes reducen la radiación solar que alcanza el suelo del bosque (Grubb 1971), también es cierto que la altura del bosque es menor a mayor altitud (Grubb 1977. Lieberman *et al.* 1996). Además, el dosel del bosque es más abierto a mayores altitudes. Por lo tanto, en días despejados la radiación que llega al sotobosque a 1600 m es mucho mayor que la que puede alcanzar el sotobosque a 1400 m. Estos bosques (1400 m), por el contrario, tienen el dosel más cerrado y son de mayor altura. Por consiguiente, la radiación solar que llega al sotobosque es baja permanentemente, en tanto no se abra un claro en el bosque.

De esta manera, las plántulas sembradas a 1600 m estarían expuestas a períodos de radiación más intensa que a 1400 m, por efecto de los destellos de luz que logran llegar hasta el suelo del bosque en días soleados. Estas radiaciones intermitentes podrían estimular el crecimiento de las plántulas de *O. tenera* creciendo a 1600 m, así como estimulan el crecimiento de otras especies de plantas (Zipperlen & Press 1996, Walting *et al.* 1997).

Al igual que el rápido crecimiento de las plántulas a 1600 m, la rápida recuperación de las plántulas de *O. tenera* después de la infección por la bacteria, puede deberse en parte a las reservas almacenadas en sus semillas, y en parte a la disponibilidad de nutrimentos del suelo. Es posible que el tamaño de las semillas de *O. tenera* contribuya al suministro de nutrimentos para la reposición de tejido dañado. Esta parece ser una ventaja en las especies

con semillas grandes en Panamá. El estudio de Dalling & Harms (1997) muestran que de 13 especies con tamaños variados de semilla, sólo las especies con semillas de un peso superior a 5 g produjeron plántulas nuevas, luego de ser cortadas en la base del tallo. Además, las especies *Prioria copaifera*, *Gustavia superba* (Dalling & Harms, comunicación personal 1998), y *Eperua grandiflora* (Forget 1992), mostraron también capacidad de recuperación rápida luego de fuertes impactos de herbivoría.

La bacteria responsable de la infección de plántulas a 1600 m no afectó las plántulas a 1400 m debido tal vez a que el ámbito de distribución de la bacteria no baja hasta 1400 m, o a que la infección por la bacteria sea un síntoma de debilitamiento de las plántulas creciendo a 1600 m, causado por algún factor ambiental (Clark & Clark 1985).

Las condiciones de sombra sumadas a la alta humedad a 1600 m, pudo haber contribuido a la transmisión e infección de la bacteria *P. syringae* en las plántulas de *O. tenera*. De igual manera, Augspurger (1984) muestra en su estudio que los patógenos afectan mayormente a las plántulas que crecen a la sombra más que las que crecen en los claros de bosque. Además, varios estudios (Augspurger 1983, 1984, Clark & Clark 1985, Augspurger & Kitajima 1992, Forget 1997) han comprobado que los patógenos son una de las principales causas de mortalidad de plántulas en el trópico.

Se puede concluir entonces que el impacto de los patógenos en plántulas resulta en una modificación de la distribución espacial de plántulas que difiere de la distribución espacial de semillas, y que depende en parte de la apertura de claros de bosque que controlen la intensidad de las infecciones por patógenos.

Causas de los límites altitudinales de *Ocotea tenera*

La ausencia de individuos de *O. tenera* a 700 m de altitud, sugiere que su límite inferior de distribución se encuentra entre 700 m y 1050 m. En ese mismo ámbito altitudinal (700-900 m) ocurre un cambio abrupto de temperatura en la vertiente del Pacífico de Costa Rica (Coen 1983, como se cita en Burger 1995). A lo largo de ese gradiente se encuentra un punto altitudinal en que las semillas de *O. tenera* probablemente alcanzan su punto crítico de contenido de humedad. Este punto crítico es característico para cada especie, por ejemplo las semillas recalcitrantes del árbol tropical, *Theobroma cacao*, alcanzan su punto crítico al 27 % de contenido de humedad (Roberts & Ellis, 1989). Además, este punto crítico determina el grado de tolerancia a la desecación de las especies, que a su vez puede determinar sus límites de distribución espacial (Battaglia 1996).

Entre 1400 m y 1600 m el ecosistema parece ser un continuum. Toda esta área se encuentra en una misma zona de vida (Bosque Húmedo Montano Bajo), con temperaturas que gradualmente disminuyen poco y conforme aumenta la altitud, y posiblemente con la misma población de dispersores para la especie *O. tenera*. Sin embargo, sobresalen las siguientes diferencias: (1) la intensidad de la depredación de semillas es más alta a 1600 m, lo que sugiere una variación altitudinal en la riqueza y abundancia de roedores; (2) a 1600 m existen patógenos que causan infecciones severas en la superficie foliar y el tallo de las plántulas de *O. tenera*. Esto se debe probablemente a que el patrón de distribución del patógeno no se extiende hasta los 1400 m, o que a 1600 m ciertas condiciones ambientales debilitan las plántulas volviéndolas susceptibles a la infección; y (3) la humedad, el fósforo y la acidez del suelo y la nubosidad aumentan conforme aumenta la altitud.

El corte abrupto de la distribución de *O. tenera* cerca de los 1500 m de altitud, podría coincidir con la línea altitudinal en que la faja de nubes aumenta en profundidad y en la frecuencia de incidencia. Este aumento en la nubosidad podría marcar cambios en ciertos factores ambientales como humedad, temperatura, radiación solar y acidez del suelo y así favorecer sólo ciertos organismos.

A continuación se mencionan 3 ejemplos de organismos aparentemente afectados por la incidencia de nubosidad :

- (1) McPherson (1986) encontró que la mayoría de especies de roedores de Costa Rica están asociados a una combinación de zonas de vida específicas, lo que sugiere que estos animales son altamente sensibles a los cambios de las condiciones climáticas. Sin embargo, se necesitan más estudios que describan la variación de la riqueza y abundancia de especies en el gradiente altitudinal de Monteverde.
- (2) Las fajas de nubosidad en un gradiente altitudinal, también se han relacionado con la ausencia específica de micro-organismos. En Hawaii, Nakao & Kitayama (1996) encontraron que la alta nubosidad en un sector altitudinal específico, está asociada a la ausencia de la bacteria *Bradyrhizobium* sp. Sin esta bacteria, la especie de árbol *Acacia koa* (Leguminosae) no sobrevive. Es importante entonces considerar que las poblaciones de micro-organismos en los gradientes ambientales posiblemente moldean el patrón de distribución de un gran número de organismos.
- (3) La mayor incidencia de nubes en fajas altitudinales de los cerros del desierto Atacama (Chile), están asociadas al crecimiento de las formaciones vegetales conocidas como *lomas*. Sus límites característicamente abruptos coinciden con los límites de expansión de la capa nubosa (Dillon & Rundel, 1989).

Entonces es probable que en Monteverde, la incidencia de nubes a 1600 m afecte tanto positiva como negativamente a la especie *O. tenera*. La alta nubosidad podría estar relacionada con la alta humedad del ambiente que acelera la germinación de las semillas, y con cambios en el suelo que favorecen el crecimiento de *O. tenera*. Por otra parte las condiciones climáticas creadas por la alta nubosidad podrían estar relacionadas con una mayor abundancia de roedores pequeños (depredadores de semillas) y con la transmisión e infección de patógenos, que afectan directamente las semillas y plántulas de *O. tenera*, imponiendo el límite en su distribución.

Por lo tanto la causa del límite superior de distribución de *Ocotea tenera* (c. 1500 m.s.n.m.) en la vertiente del Pacífico de Monteverde, es el resultado del impacto causado por los depredadores de semillas y por los patógenos en plántulas (Fig. 24). Mientras el límite inferior (c. 900 m.s.n.m.) resulta de la interacción de condiciones climáticas: la alta temperatura y la baja humedad del ambiente, combinadas con la baja tolerancia a la desecación de las semillas, conllevan a la rápida pérdida de la viabilidad de éstas.

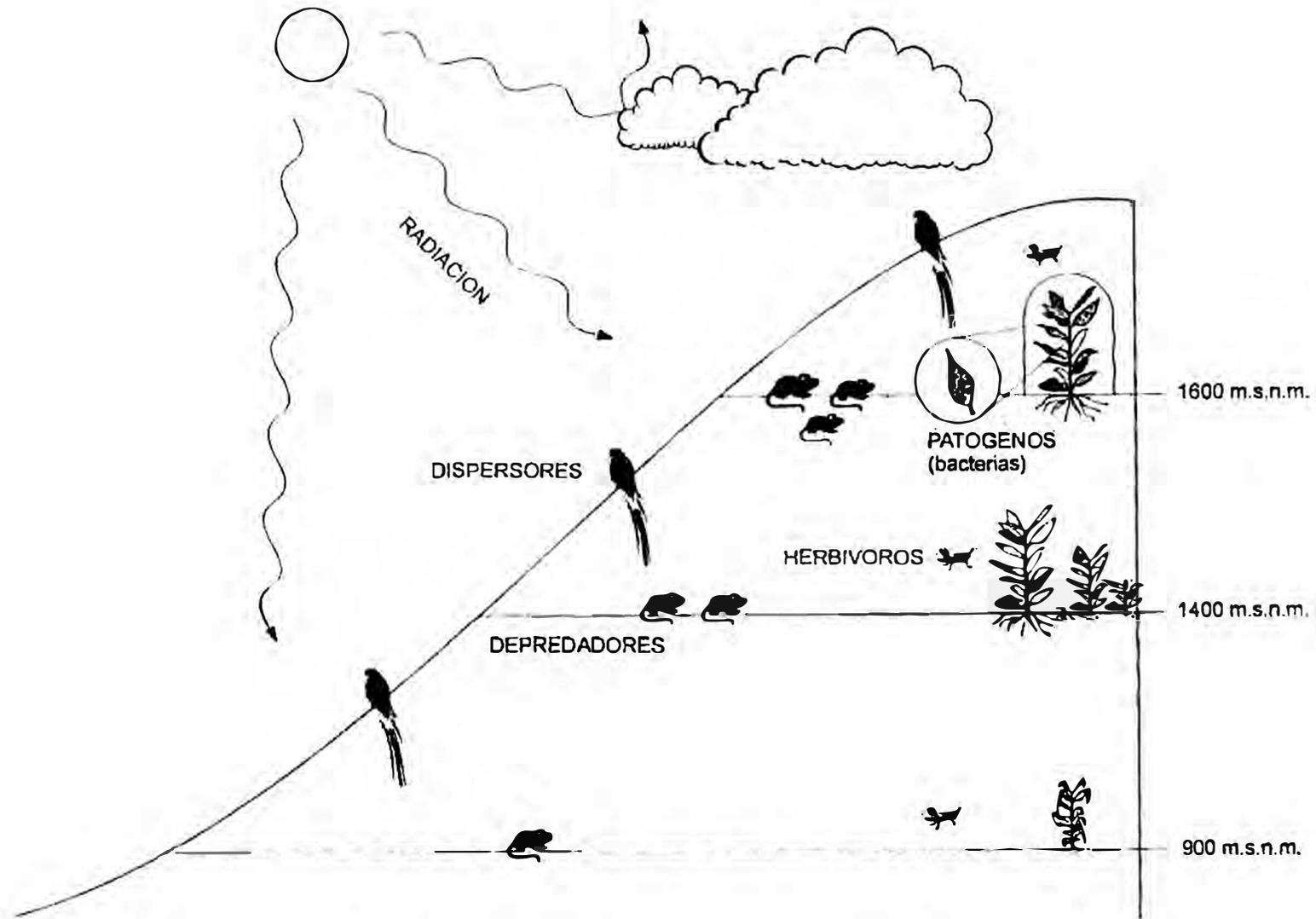


Fig. 24. Causas de los límites de la distribución altitudinal de *Ocotea tenera* (Lauraceae) en Monteverde. Este árbol crece naturalmente entre 900 m y 1500 m de altitud. Aunque sus semillas son probablemente dispersadas fuera de éste ámbito de distribución, ellas no sobreviven. A 1600 m las semillas son intensamente depredadas por vertebrados (posiblemente roedores pequeños). Si las semillas se protegen contra sus enemigos entonces germinan y crecen bien, pero sus hojas pueden ser infectadas por bacterias. A 900 m la mayoría de las semillas pierden su viabilidad por desecación.

Conclusiones

1. La exclusión de vertebrados a 1400 m y 1600 m de altitud incrementó significativamente la germinación de semillas de *Ocotea tenera* y la supervivencia de individuos, durante el primer año de vida.
2. La germinación de semillas fue más rápida a mayores altitudes, debido probablemente al incremento de humedad al aumentar la altitud.
3. La germinación de semillas a 900 m fue muy baja, debido probablemente a que la mayoría de las semillas perdieron su viabilidad por desecación.
4. La depredación de semillas de *O. tenera* incrementó conforme aumenta la altitud. lo que posiblemente se relaciona con una mayor abundancia de depredadores vertebrados (roedores pequeños) a mayores altitudes, o a una menor disponibilidad de semillas.
5. El crecimiento de plántulas de *O. tenera* fue más rápido a mayores altitudes lo que podría estar relacionado con las más altas concentraciones de fósforo a mayores altitudes, o con algún otro factor ambiental.
6. Las plántulas creciendo a 1600 m fueron afectadas por la bacteria *Pseudomonas syringae*, la cual tuvo un pico de infección durante el mes de julio y causó una fuerte defoliación.
7. Según el presente estudio, en la vertiente del Pacífico de Monteverde *Ocotea tenera* se distribuye entre 1000 y 1500 m.s.n.m. El límite inferior es causado por la pérdida de viabilidad de las semillas debido a su desecación, la cual a su vez es causada posiblemente por la alta temperatura y la baja humedad del sitio. Y el límite superior es causado por la alta depredación por vertebrados (probablemente roedores pequeños), y por la infección por patógenos a las plántulas.

Literatura Citada

- Alexander, G. & J.R. Hilliard, Jr. 1969. Altitudinal and seasonal distribution of orthoptera in the Rocky Mountains of northern Colorado. *Ecol. Monog.* 39:385-431.
- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials?. *Oecologia* 81:310-315.
- Armstrong, D.P. & M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74:1092-1100.
- Armstrong, D.M. 1972. Distribution of mammals in Colorado. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, no. 3.
- Asquith, N.M., S.J. Wright & Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78:941-946.
- Augspurger, C.K. 1983a. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.
- Augspurger, C.K. 1983b. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71:759-771.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Augspurger, C.K. & Kelly, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- Augspurger, C.K. & K. Kitajima. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73:1270-1284.
- Bartholomew, B. 1970. Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals. *Science* 170: 1210-1212.
- Basnet, K. 1992. Effects of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24:31-42.
- Basnet, K. 1993. Controls of environmental factors on pattern of montane rain forest in Puerto Rico. *Trop. Ecol.* 34: 51-63.
- Battaglia, M. 1996. Effects of seed dormancy and emergence time on the survival and early growth of *Eucalyptus delegatensis* and *E. amygdalina*. *Aust. J. Bot.* 44:123-137.
- Berjak, P., C.W. Vertucci & N.W. Pammenter. 1993. Effects of developmental status and dehydration rate on characteristics of water and desiccation-sensitivity in recalcitrant seeds of *Camellia sinensis*. *Seed Sci. Res.* 3:155-166.

- Boojh, R. & P.S. Ramakrishnan. 1981. Temperature responses to seed germination in two closely related tree species of *Scima*. Reinw. *Current Science* 50:416-418.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-414.
- Brockman, C.F. 1968. Trees of North America; a field guide to the major native and introduced species north of Mexico. H. S. Zim, ed. Golden Press, New York.
- Burger, W.C. 1988. A new genus of Lauraceae from Costa Rica, with comments on problems of generic and specific delimitation within the family. *Brittonia* 40:275-282.
- Burger, W. 1992. Parapatric close-congeners in Costa Rica: hypotheses for pathogen-mediated plant distribution and speciation. *Biotropica* 24:567-570.
- Burger, W. 1995. Montane species-limits in Costa Rica and evidence for local speciation on altitudinal gradients. pp. 127-133. En : Churchill, S.P. et al. (eds), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests..* The New York Botanical Garden.
- Burger, W. & H. van der Werff. 1990. *Flora Costarricensis*. Fieldiana:Botany
- Burt, W.H. 1964. A field guide to the mammals: field marks of all species found north of the Mexican boundary. Houghton Mifflin, Boston.
- Byers, D.L., G.A. Platenkamp & R.G. Shaw. 1997. Variation in seed characters in *Nemophila menziensis*: evidence of a genetic basis for maternal effect. *Evolution* 51:1445-1456.
- Cabin, R.J., A.S. Evans & R.J. Mitchell. 1997. Genetic effects of germination timing and environment: an experimental investigation. *Evolution* 51:1427-1434.
- Cavelier, J. 1995. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In Mulkey, S. S. et al. (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. New York
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884-1892.
- Conant, R. 1958. A field guide to reptiles and amphibians of the United States and Canada east of the 100th meridian. Houghton Mifflin, Boston.
- De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dillon, M.O. & P.W. Rundel. 1989. The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert floras to the 1982-83 El Niño event.
- Espindola, L.S., M. Noin, F. Corbineau & D. Come. 1994. Cellular and metabolic damage induced by desiccation in recalcitrant *Araucaria angustifolia* embryos. *Seed Science Research* 4:193-201
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology* (Chapters 5, 6).

- Finch-Savage, W.E. 1992. Seed development in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: germinability and desiccation tolerance. *Seed Sci. Res.* 2:17-22.
- Flores, E.M., L.A. Fournier & E.G. Garcia. 1985. Morfología y demografía de la germinación en Lauráceas de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33:163-170.
- Forget, P-M. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Trop. Ecol.* 32:155-167.
- Forget, P-M. 1992a. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpinaceae), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24:146-156.
- Forget, P-M. 1992b. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 24: 408-414.
- Forget, P-M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94:255-261.
- Forget, P-M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26:408-419.
- Forget, P-M. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *J. of Ecol.* 85:693-703.
- Forget, P-M. 1997. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: a hypothesis. *Biotropica* 29:124-126.
- Forget, P.M., E. Munoz & E.G. Leigh, Jr. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26: 420-426.
- Foster, S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot. Rev.* 52:260-299.
- Foster, S.A. & C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- Fu, J.R., A.H. Sia & L.F. Tang. 1993. Effects of desiccation on excised embryonic axes of three recalcitrant seeds and studies on cryopreservation. *Seed Sci. & Techn.* 21:85-95.
- Fu, J. R., J.P. Jin, Y.F. Peng & A.H. Xia. 1994. Desiccation tolerance in two species with recalcitrant seeds: *Clausena lansium* (Lour.) and *Litchi chinensis* (Sonn.). *Seed Sci. Res.* 4:257-261.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:1-34.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In Churchill, S. P. et al (eds.) *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*.

- Gibson J.P & N.T. Wheelwright. 1996. Mating system dynamics of *Ocotea tenera* (Lauraceae), a gynodioecious tropical tree. *Am. J. Bot.* 83:890-894.
- Goldberg, D.E. 1985. Effects of soil pH, competition, and seed predation on the distributions of two tree species. *Ecology* 66:503-511.
- Grau, H.R & A.D. Brown. 1995. Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinean subtropical montane forests. En : Churchill, S.P. et al. (eds), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. pp. 295-300. The New York Botanical Garden.
- Grubb, P.J. 1971. Interpretation of the Massenerhebung effect on tropical mountains. *Nature* 229:44-45.
- Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:83-107.
- Grubb, P.J. & T.C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *J. Ecol.* 54: 303-333.
- Haber, W.A., W. Zuchowski, & E. Bello. 1996. *An Introduction to cloud forest trees: Monteverde, Costa Rica*. La Nación. San José. Costa Rica. 197 pp.
- Harms, K.E. & J. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *J. Trop. Ecol.* 13:617-621.
- Hartshorn, G.S. 1983. *Plants*. En : D. Janzen (ed.) *Natural History of Costa Rica*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Hayes, M & R. Laval. 1989. *The mammals of Monteverde*. Tropical Science Center, San José. Costa Rica.
- Heany, A. & J. Proctor. 1990. Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 6: 307-320.
- Herrera, C. P., L. Jordano, J. Lopez-Soria & J. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monog.* 64:315-344
- Holdridge, L.R., W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang, & A. Tosi, Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones : a pilot study*. Pergamon, New York.
- Huante, P., E. Rincón & F.S. Chapin. III. 1995. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Funct. Ecol.* 9:760-766.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- Hunter, M.L., Jr & P. Yonzon. 1993. Altitudinal distributions of birds, mammals, people, forests, and parks in Nepal. *Conserv. Biol.* 7: 420-423.

- Islebe, G.A. & A. Velázquez. 1994. Affinity among mountain ranges in Megamexico: a phytogeographical scenario. *Vegetatio* 115: 1-9.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics?. *Am. Nat.* 101:233-249.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* : 465-493.
- Kappelle, M & N. Zamora. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus forests*. Costa Rica. *En* : Churchill, S.P. et al. (eds), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. pp. 135-148. The New York Botanical Garden.
- Kappelle, M. & M. E Juárez. 1995. Agro-ecological zonation along an altitudinal gradient in the montane belt of the Los Santos forest reserve in Costa Rica. *Mountain Res. and Develop.* 15:19-37.
- Kessell, S. 1979. *Gradient modeling : resource and fire management*. Springer, New York.
- Lee, D.S., C.R. Gilbert, C.H. Hocutt, R.E. Jenkins, D.E. McAllister & J.R. Stauffer, Jr. 1980 et seq. *Atlas of North American freshwater fishes*. Publ. North Carolina Biological Survey 1980-12. North Carolina State Museum of Natural History. Raleigh, N.C.
- Leishman, M. R. & M. Westoby. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Funct. Ecol.* 8:205-214.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta & G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scales altitudinal gradient in Costa Rica. *J. Ecol.* 84:137-152.
- Mazer, S.J. & N.T. Wheelwright. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evol. Ecol.* 7:556-575.
- Lin, T-P. 1996. Seed storage behaviour deviating from the orthodox and recalcitrant type. *Seed Sci. & Techn.* 24: 523-532.
- McPherson, A.B. 1986. The biogeography of Costa Rican rodents: an ecological, geological, and evolutionary approach. *Brenesia* 25/26:229-244.
- Méndez, M. 1997. Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *Int. J. Plant Sci.* 158:298-305.
- Motete, N., N.W. Pammenter, P. Berjak & J.C. Frédéric. 1997. Response of the recalcitrant seeds of *Avicennia marina* to hydrated storage: events occurring at the root primordia. *Seed Sci. Res.* 7:169-178.
- Nakao, P & K. Kitayama. 1996. Distribution of *Bradyrhizobium* spp. and endemic leguminous tree *Acacia koa* along an altitudinal transect on the windward slope of Haleakala, Maui, Hawaii. *Biotropica* 28:400-403.
- Normah, M.N., S.D Ramiya & M. Gintangga. 1997. Desiccation sensitivity of recalcitrant seeds - a study on tropical fruit species. *Seed Sci. Res.* 7:179-183.

- Panmenter, N.W., P. Berjak, J.M. Farrant, M.T. Smith & G. Ross 1994. Why do stored hydrated recalcitrant seeds die?. *Seed Sci. Res.* 4:187-191.
- Phelps, W.H., and R.M. de Schauensee. 1979. Una guía de las aves de Venezuela. Graficas Armitano, Caracas.
- Rehder, H.A. 1981. The Audubon Society field guide to North American seashells. Knopf, Nes York.
- Roberts, E. H. & R.H. Ellis. 1989. Water and seed survival. *Ann. Bot.* 63:39-52.
- Rodriguez, J. & F.A. Chinchilla. 1996. Lista de mamíferos de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44:877-890.
- Saverimuttu, T. & M. Westoby. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J. Ecol.* 84:681-689.
- Schupp, E.W. & E.J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in trefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- Seiwa, K. S. & K. Kikuzawa. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123:51-64.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21:50-56.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman and Co. New York.
- Solis, V. 1989. Índice de enfermedades de los cultivos agrícolas de Costa Rica. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Dirección de Sanidad Vegetal. Convenio Costarricense Alemán de Sanidad Vegetal MAG-GTZ.
- Sork, V. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68:1341-1350
- Stevens, G. C. & J.F. Fox. 1991. The causes of treeline. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:177-191.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133:240-256.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140:893-911.
- Stevens, G.C. & J.F. Fox. 1991. The causes of treeline. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:177-191.
- Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology* 75:1829-1833.

- Uniyal, R.C. & A. Nautiyal. 1996. Physiology of seed development in *Aesculus indica*, a recalcitrant seed. *Seed Sci. & Techn.* 24:419-424.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:69-87.
- Vitousek, P.M., P.A. Matson & D.R. Turner. 1988. Elevational and age gradients in hawaiian montane rainforest: foliar and soil nutrients. *Oecologia* 77:565-570.
- Watling, J.R., M.C. Ball & I.E. Woodrow. 1997. The utilization of lightflecks for growth in four Australian rain-forest species. *Funct. Ecol.* 11:231-239.
- Webster, G.L. 1995. The panorama of neotropical Cloud Forests, pp. 53-57. *En* : Churchill, S.P. *et al.* (eds). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests.* The New York Botanical Garden.
- Westoby, M. , Jurado, E. . & Leishman, M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Tree* 7:368-372.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108:163-174.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Wheelwright, N.T. 1986. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. *En* : Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds.). *Frugivores and seed dispersal.* Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108 : 163-174.
- Wheelwright, N.T. & A. Bruneau. 1992. Population sex ratios and spatial distribution of *Ocotea tenera* (Lauraceae) trees in a tropical forest. *J. Ecol.* 80:425-432.
- Whittaker, R.H. 1956. *Vegetation of the Great Smoky Mountains.* *Ecol. Monog.* 26:1-80.
- Young, K.R. 1995. Biogeographical paradigms useful for the study of tropical montane forests and their biota. *En* : Churchill, S.P. *et al.* (eds), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests.* pp. 79-87. The New York Botanical Garden.
- Zipperlen, S.W. & M.C. Press. 1996. Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest tree species. *J. Ecol.* 84:863-876.
- Zizka, L.H., A.H. Teramura & J.H. Sullivan. 1992. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *Am. J. Bot.* 79:863-871.